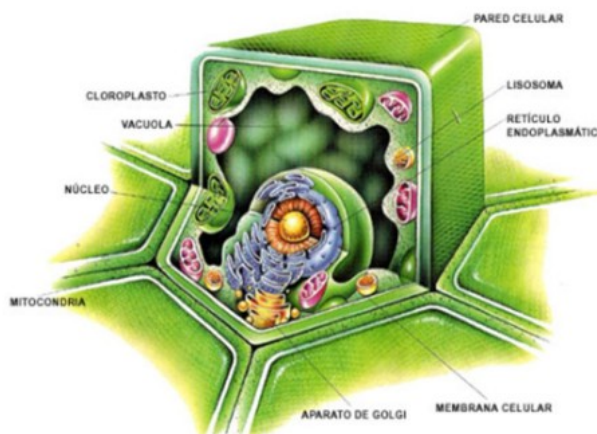


1.SARRERA: PARETA ZELULARRA

Funtzioak. Osagaiak. Biogenesia. Pareta motak.

Pareta zelularra, landare zelula guztien inguruan ageri den egitura zurruna da, besteak beste, babesa eta forma ematen diona. Landare zelula mota ugari existitzen direnez, pareta zelular mota asko ere aurki daitezke naturan, egitura ezberdinekin, eta ondorioz, funtzio ezberdinekin. Zelularen osagaiak ezagutzeak abantaila asko ekar ditzake, eta hona hemen adibide bat: lignina paretaren osagaietako bat da, zelulari zurruntasuna ematen diona baina aldi berean, papera egiteko industrietan prozesua zailagotzen duena. Lignina kantitatea ezagutuz, lignina gutxien daukan landarea hautatu daiteke papera egiteko. Pareta zelularra, zelularen produktuez dago eratua, zelulak berak jariatzen dituen produktuez, baina egitura bera hila da.



Gai honen barruan, pareta zelularren funtzioak, osagaiak, biogenesia eta esan bezala, pareta motak aztertuko dira.

FUNTZIOAK.

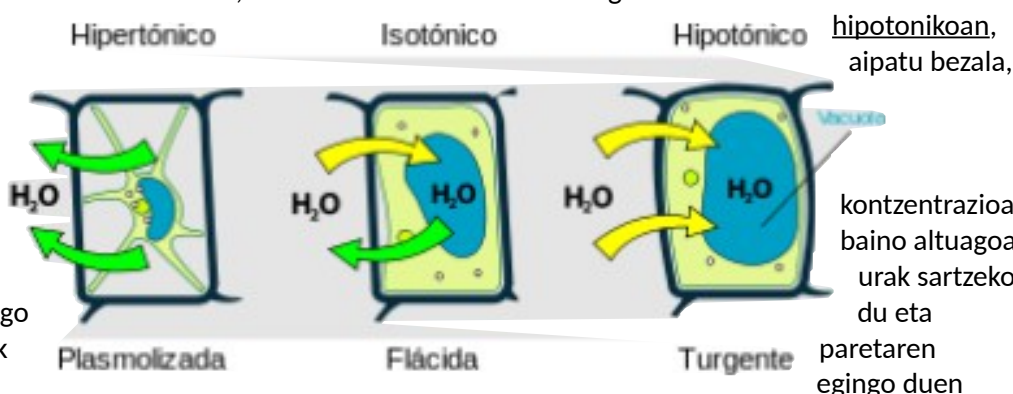
Funtzio garrantzitsuenen artean, **zurruntasuna (1)** dago. Beharrezkoa al da pareta zelularra? Egon daiteke pareta zelularrik ez duen landare zelularrik? Honi erantzuna emateko, oreka osmotikoaren inguruan egin behar da hausnarketa:

Jakina den bezala, landare zelula guztiek dute bakuoloa, zelularen gehiengoa okupatzen duena eta biltegitratze funtzioa daukana. Mantenugaiak edo erreserba sustantziak metatu arren, ura da proportzio handienez gordetzen duen molekula. Bakuoloa urez betea dagoenean, paretaren aurka egiten duen indarra oso potentea da, eta paretaren funtzioa egoera horretan, barrutik datorkion indarra eutsi eta konpentsatzea da. Euste prozesu horretan ematen dio paretak forma zelulari, eta forma bera mantenduko du bakuoloak urarekin egiten dion indarrak dirauen bitartean. Honekin lotuta, paretak landarearengan betetzen duen beste funtzio bat ur mugimenduaren erregulazioa (2) da.

Ingurune hipertoniko batean, zeinetan kanpoko kontzentrazioa barnekoa baino altuagoa den, ura bakuolotik irteten da eta urak sortzen duen indarrak ez dagoenez, paretak ez du inongo indarrak jasan edo eutsi behar, eta ez dio zelulari forma emango.

Ingurune
lehenago
barneko

kanpoko
denez,
joera izango
bakuoloak
kontra



indarra handia izango denez, paretak, indar hori eusten duen bitartean forma emango dio zelulari.

Ingurune isotonikoan, ordea, barne eta kanpo kontzentrazioak orekatuta daudenez, uraren fluxu netoa emango da eta bakuoloak ez duenez indarrrik eragingo paretaren aurka, honek ez du bere forma emateko funtzioa beteko, oreka egongo delako. Oreka egoera honetan, pareta zelularrak ez dionez formari eusten, esan genezake pareta beharrezkoa ez dela.

Soilik egoera honetan posiblea da pareta zelularrik gabeko landare zelulak, PROTOPLASTOAK, bizirautea, bakar-bakarrik egoera isosmotikoak dirauen bitartean.

Beti ulertu behar dugu paretaren “forma ematearen” propietate hau inguruneke oreka osmotikoa eta kontzentrazioak kontuan hartuta.

Zurruntasunarekin erlazionatuta, esan genezake pareta zelularrak **exoeskeleto (3)** gisa jokatzeko duela, kanpotik zelula eutsiz eta forma emanez. Pareta zelularren erdiko lamelak, ehun mailan zelulak elkarrekin itsatsita mantentzea baimentzen du. Paretaren propietate oso garrantzitsua, zurruntasuna emateaz gain, **malgutasun eta elastikotasun (4)** puntu bat eskaintzea ere bada, eta honi esker zelulak elkarri lotuak mantendu daitezke. Elastikotasun maila, paretaren konposizioaren arabera izango da.



Garrantzia handia ere badauka **garraio (5)** ehunetan, xileman eta floeman alegia. Xilemaren funtzioa sustraietatik xurgaturiko mantenugai mineralak eta ura landare osoan zehar hostoetaraino garraiatzea da, eta prozesu horretan ura grabitatearen aurka mugitzen da, izugarritzko tentsioa sortuz xilemako paretetan. Xilemako zelulak oso erresistenteak izan behar dira halako indarra jasateko, eta horregatik dute zelula hauek pareta zelular oso garatua. Floeman ere pareta espezializatua ageri da, funtzioa modu egokian betetzeko.

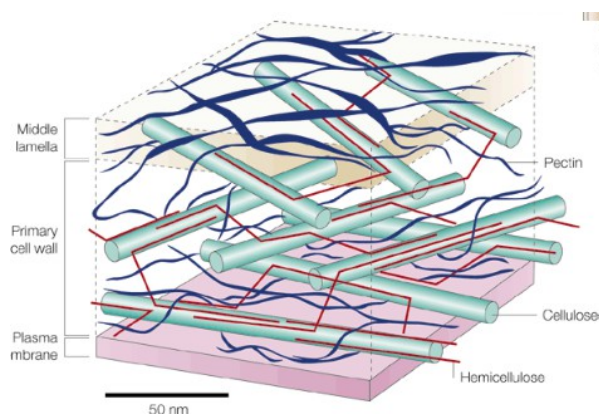
Pareta zelularrak ere **babesa (6)** eskaintzen dio zelulari, batez ere patogenoen aurka, bai birus, bakterio zein onddoen aurka. Horrez gain, makromolekula handien sarrera ekiditen du, barreiadurarako hesi bezala jardunez.

OSAGAIAK.

Pareta zelularren konposizioa asko aldatzen da funtzioaren eta garaiaren arabera; zelularen garapenean zehar bi pareta mota ager daitezke (zelula batzuetan soilik bat), **pareta primarioa** eta **sekundarioa**. Bakoitzak bere propietateak ditu eta funtzioaren arabera daude espezializatuak.

Organismoaren arabera ere, konposizio hau alda daiteke, adibidez, alga baten eta onddo baten pareta zelularrak ez du egitura ezta konposizio bera izango.

Hala ere, pareta zelularren konposizioan eskema orokor bat egitekotan, bi osagai nagusi daudela esan daiteke: **karbohidratoak** eta **proteinak**.

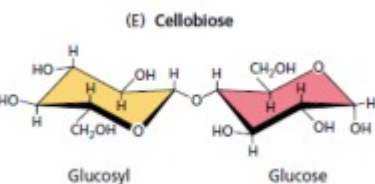


Karbohidratoen barnean, hiru makromolekula nagusi agertzen dira: zelulosa, hemizelulosa eta pektinak. Proteinen barnean, bi azpitalde bereiz daitezke: jarduera entzimatikoa duten proteinak eta egitura funtzioa duten proteinak.

Karbohidrato eta proteinez gain, pareta zelular batzuetan lignina topa dezakegu, konposatu fenoliko bat, zuraren agerpenean inplikatur dagoena. Proportzio baxuagoan ere, beste motatako konposatuak ager daitezke, hala nola, ezkoak, suberina eta kutina.

1.KARBOHIDRATOAK

- **ZELULOSA:** funtsezko karbohidratoa da, eta glukosazko monomeroak beta(1-4) loturaren bidez daude itsatsirik. Bi glukosen artean, lotura mota horrekin, zelobiosa izeneko disakaridoa eratzen da eta molekula honen kateek eratzen dituzte zelulosa kateak. Zelulosa kateak bata bestearen gainean kokatzen dira, hidrogeno loturen bidez lotuak, eta modu honetan mikrozuntzak eratzen dira, oso estuki



loturiko zelulosa kateak. Mikrozuntz paketatuek zuntzak eratzen dituzte, egitura askoz konpaktuagoak sortuz. Zelulosa kateek ez dute adarkadurarik sortzen, kateak linealak dira.

Oso egitura zurrinak eratzen dituzte, eta paketazio maila altuaren ondorioz, guk ez dugu entzimarik zuntz

horiek apurtu eta digeritu ahal izateko

(gure urdailean ez dago zelulasarik).

Elikagaietan jaten ditugun "fibrak" zelulosazko zuntzak

dira, eta dena kanporatzen dugu, ez dugulako digeritzeko modurik.

Munduan finkatzen den karbonoaren %50a zelulosaren sintesirako da. Hala ere, landare pareta mota asko dago. Onddoek adibidez, kitinazko pareta zelularra dute, ez zelulosazkoa. Kitina N-azetil glukosaminaren polimeroz dagoenez osatuta, nitrogenoa errazago finkatzen dute.

Landareen pareta soilik karbonoz dagoenez osatuta, haien zat zailagoa da nitrogenoa finkatzea eta laguntza behar dute (noduluak, esaterako).

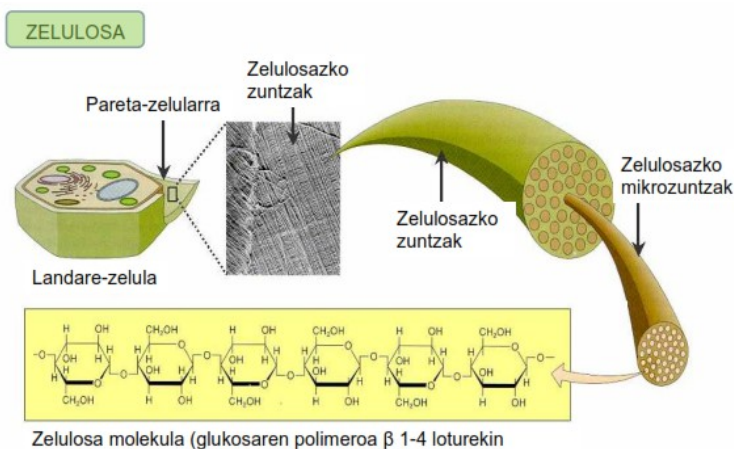
Landareen pareta soilik karbonoz dagoenez osatuta, haien zat zailagoa da nitrogenoa finkatzea eta laguntza behar dute (noduluak, esaterako).

Landareen pareta soilik karbonoz dagoenez osatuta, haien zat zailagoa da nitrogenoa finkatzea eta laguntza behar dute (noduluak, esaterako).

- **HEMIZELULOSA:** oinarritzko katean glukosak, manosak eta xilosak ageri ohi dira monomero gisa, pentosak eta hexosak, alegia. Konposatu adarkatua da, eta alde lineala eta alde adarkatua ezberdintzen dira.

Hemizelulosa konposatuaren funtzio nagusia zelulosa zuntzak elkarren artea lotzea da. Alde linealean, monomeroak beta(1-4) loturaren bidez daude lotuta, eta adarkadurak beta(1-6) loturaren bidez.

Adarkaduretan eta alde linealean agertzen diren monomeroak ez dira zertan berdinak izan behar, eta monomero batez baino gehiagok egon daitezke osatuak, adibidez:



xiloglukanoan, atal linealean glukosa monomeroak beta(1-4) loturaren bidez agertuko dira eta atal adarkatuan, xilosak beta(1-6) loturaz. Patroi hau hemizelulosa molekula osoan zehar errepikatuko da.

Beste adibide bat

glukanoarabinoxilanoa da:

oinarrizko kate linealean, xilanoa beta(1-4) loturen bidez ageri dira.

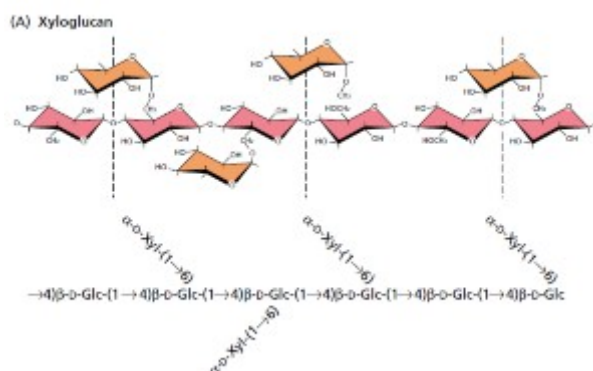
Adarkaduretan ordea, beta(1-6)

loturen bidez glukanoak eta

arabinosak agertuko dira.

Hemizelulosaren konposizioaren

arabera, ezaugarri ezberdinak eskeiniko dizkio paretara zelularrari, malguago edo zurrunago bihurtuz.



Ikerketa asko ari dira egiten hemizelulosen egitura eraldatu ahal izateko. Hemizelulosak ez badaude hain adarkatuak, zelulosen artean ez da horrenbesteko zurruntasunik egongo, eta zelulosaren deskonposaketa errazago eta arinago egingo da. Modu honetara, erregai fosilak bizkorrago lortu daitezke, deskonposizio prozesua arinago eman daitekeelako.

- **PEKTINAK:** pektinen funtzioa zelulosa eta hemizelulosa zuntzak gel moduan batu eta lotzea da. Pektina

heteropolisakarido mota bat da.

Karbohidrato molekulak dira, baina

hidroxilo taldearen ordez karboxilo

taldea aurkezten dute. Modu

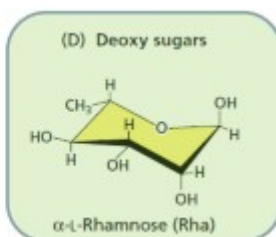
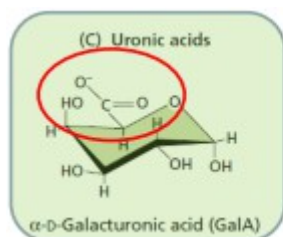
honetara azido uronikoak sortzen

dira. Pektinaren oinarritzko azido

uronikoa azido galakturonikoa da,

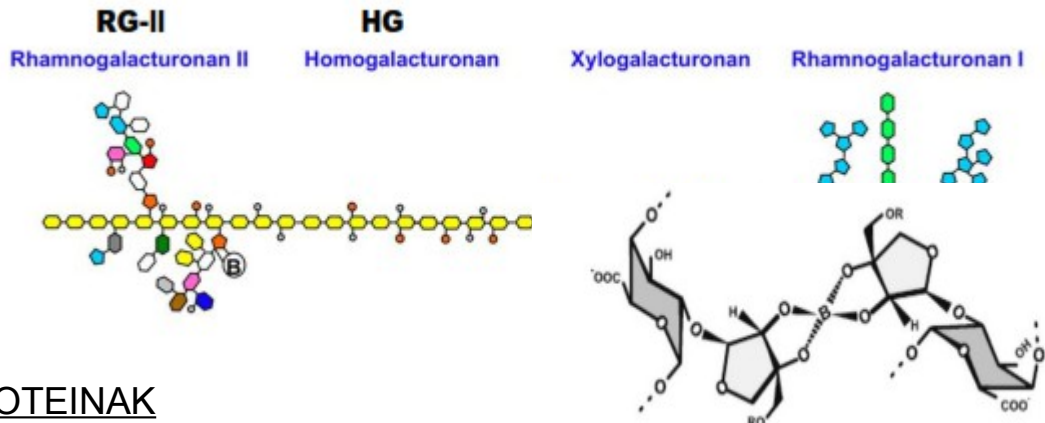
galaktosa karbohidratoa baina karboxilo molekularekin. Azido uronikoez gain,

desoxiazukreak ere sor daitezke (hidroxilo taldea galdu dutenak, ramnosak, adibidez).



Pektina moten artean honakoak ikusi ditugu klasean:

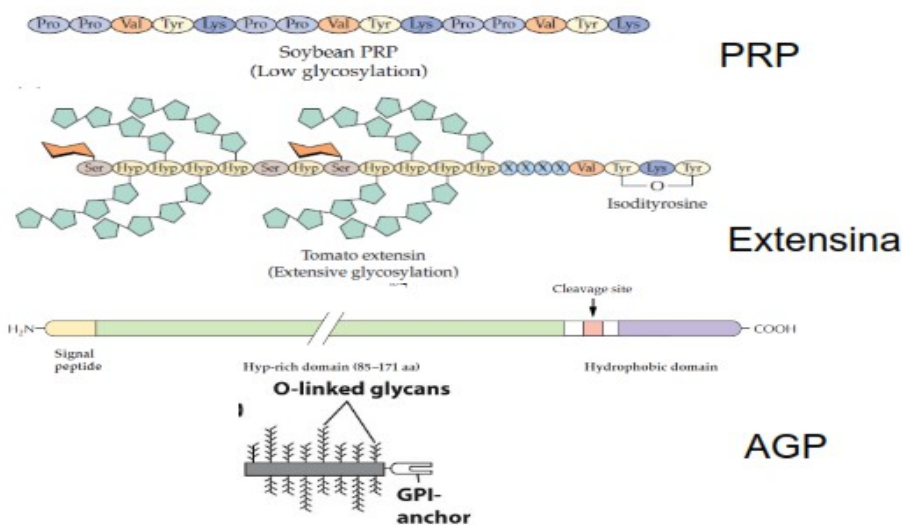
- **Homogalakturonanoa (HG):** soilik azido galakturonikoz osaturiko katea da, elkarren artean alfa(1-4) loturekin lotua. Azido taldeak, libre baldin badago, aukera ematen dio katioiekin loturak eratzeke, kaltzio do boroarekin adibidez, edo metilo taldeekin. Lotura jakin hauek momentu jakin batean, pHa jaisten denean, apurtu daitezke. Ioien eta azido galakturonikoen arteko lotura apurketa honek konsistentzia galera suposatzen du paretarentzat, gel egitura galtzen da, eta honek aukera ematen dio paretari hazkuntza emateko (honekin erlazionatuta daude **auxina** hormonak: ATPasak aktibatzean eta protoiak zelulatik paretara kanporatzean, pharen murrizketa hori ematen da, hazkuntza estimulatuz). Xilogalakturonanoa ere sor daiteke, xilosa monosakaridoa tartekatzen denean azido galakturonikoekin batera.
- **Ramnogalakturonanoa (RGI II):** azido galakturonikoa alfa(1-4) loturekin batua eta tarteka ramnosa eta arabinosa monosakaridoak agertzen dira, besteak beste. Boratoarekin loturak eta zubiak eratu ditzake, eta paretari zurruntasuna eskaintzen dio.



2.PROTEINAK

Aurretik esan bezala, bi proteina mota bereiz daitezke paret zelularrean: entzima funtzioa duten proteinak eta egitura funtzioa daukaten proteinak.

- EGITURA PROTEINAK: egitura proteinen artean beste bi mota bereiz daitezke: **GRPak** (Glysin Rich Proteins) edo glizinan aberatsak direnak, eta **HRGPak** (Hydroxiprolin Rich GlycoProteins) edo hidroxiprolinan aberatsak direnak. Azken talde honetan sartzen diren proteinak, hidroxiprolinaz gain beste konposatu batzuetan ere dira aberatsak:
 - PRPak** (Proline Rich Proteins): prolinan aberatsak diren egiturazko proteinak.
 - AGPak** (Arabinogalacton Proteins): arabinogalaktanoan aberatsak diren proteinak.
 - Extensina**, hidroxiprolinan bereziki aberatsa dena.



Proteina hauen funtzioa paret zelularrari egitura ematea da eta modu ez-zuzenean hazkuntzaz ere arduratzen dira. Paretaren proteina motaren arabera, hazteko gaitasun maila ezberdina izango du. Adibidez, zelula helduetan extensina proteinaren kontzentrazio altuek murriztu egiten dute paret horren hazteko ahalmena.

- PROTEINA ENTZIMATIKOAK: orokorrean, hazkuntzarekin erlazionaturik daude. Proteina hauen artean bi entzima nagusi bereizten dira:
 - XET** (Xiloglukano Endotrans Glikosilasa): xiloglukanoaren katea luzatzea eragiten du, eta honek zelulosazko zuntzak banatzea bultzatzen du.
 - Expansina**: luzapenaren arduraduna da. pHa murrizten denean, expansinak lotura ez kobalenteak apurtzen ditu eta hazkuntzan parte hartzen du.

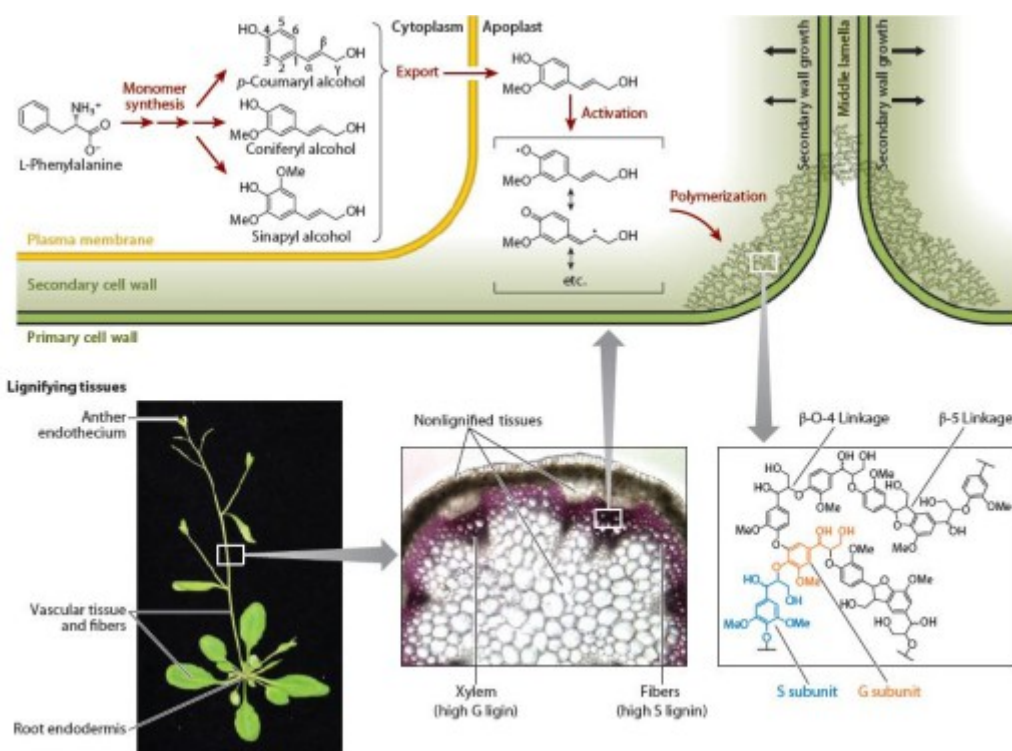
3.LIGNINA

Konposatu fenoliko bat da, aromatikoa. Landareetan, polisakaridoen ostean gehien agertzen den molekula da. Mundu mailan finkatzen den karbonoaren zati handi bat ligninaren sintesira bideratuta dago. Azido shikimikoaren bidezidorraren bidez sintetizatzen da, PEP (Fosfoenolpirubato) eta eritrosa 4-fosfatotik abiatuta.

Paretak daukan zurruntasuna, besteak beste, ligninari esker da.

Ligninaren monomero nagusiak honakoak dira: **kumarinikoa** edo H lignina, **koniferikoa** edo G lignina, eta **sinafilikoa** edo S lignina.

Monomeroak zelula barnean sintetizatzen dira eta ondoren kanporatu egiten dira paretarantz. Kanpoan daudela, aktibatu egiten dira deshidrogenazio erreakzio baten bidez, eta -OH taldeak hidrogenoa galtzen du. Behin deshidrogenatuak, 3 monomeroak zoriz polimerizatzen hasten dira.



Zorizko polimerizazio honek, landare zelula batetik bestera ligninaren egitura ezberdina izatea sortzen du. Monomero ezberdinek, lignina egitura ezberdinak sortuko dituzte eta honek liseriketaren egitura ezberdina izatea ere sortzen du.

Lignina pareta sekundarioan eratzen hasten denean, pareta primarioan urak daukan lekua hartzen du. Zelulosazko zuntzei lotzen hasten da, eta oso geruza hidrofobiko eta liserigaitza sortzen du.

4.BESTE KONPOSATU BATZUK

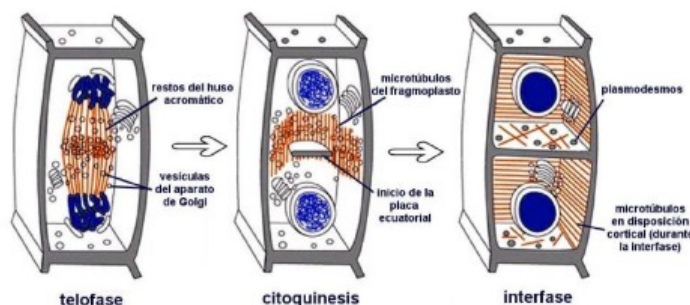
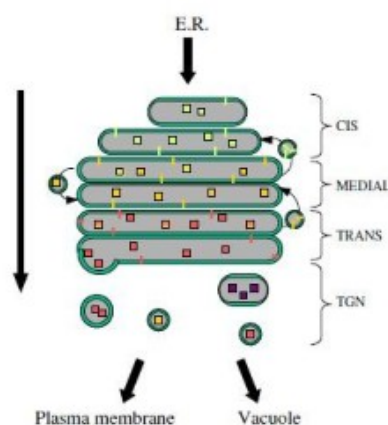
Kate luzeko gantz azidoak dira, oso hidrofobikoak, eta kanpo ingurunearekin kontaktuan daude. **Ezkoak**, **suberinak** eta **kutinak** bakarrik agertzen dira kanpo ingurunearekin kontaktuan dauden ehunetako zeluletan.

Ekisetetan eta gramineoen talde batzuetan, **silizeoa** agertzen da paretetan, eta honek kristalak eratzen ditu, gero moztan dutenak (horregatik gramineo batzuk hartzean moztan gara).

BIOGENESIA.

Pareta zelularren biogenesia beharrezkoa da lehenik mintza agertzea, gero pareta sortzeko. Pareta zelularra zatiketa zelularrean hasten da.

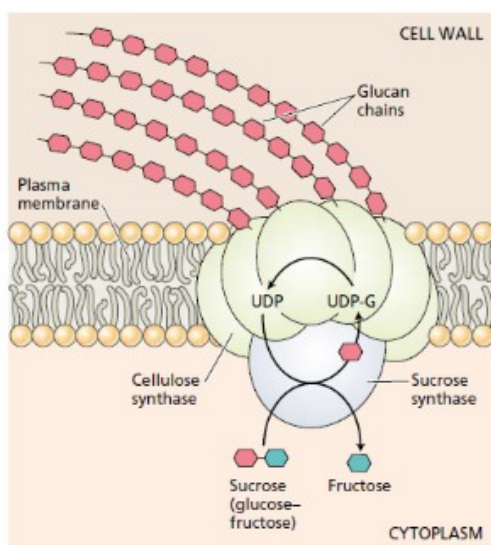
Proteinak Erretikulu Endoplasmatikotik lortzen dira, eta Golgi aparatua garraiatzen dira. Telofasean, zelula alaben bi nukleoak nahiko banatuak daude dagoeneko eta Golgitik datozen besikulak (proteina eta zenbait polisakaridorekin) fusionatzen hasten dira eta bi nukleoak artean metatzen dira, zatiketan parte hartzen duten mikrotubuluak laguntzaz. Besikula fusionatuek osatzen duten egiturari **fragmoplasto** deitzen zaio, eta zelularen erditik periferiarantz hedatzen da horizontalki, zelulen ertzetara heldu arte.



Esan bezala, proteinak eta zenbait polisakarido EE-tik eta GA-tik datoz, baina zelulosak ez du bide bera jarraitzen. Mintz plasmatikokoaren zenbait lekutan

konplexu entzimatikoa bat agertzen da, zelulosa sintetasa deitua. Zelulosa sintetasa mintzean txertaturiko proteina integrala da, erroseta formakoa eta mintzean zehar mugitzeko gaitasuna dauka.

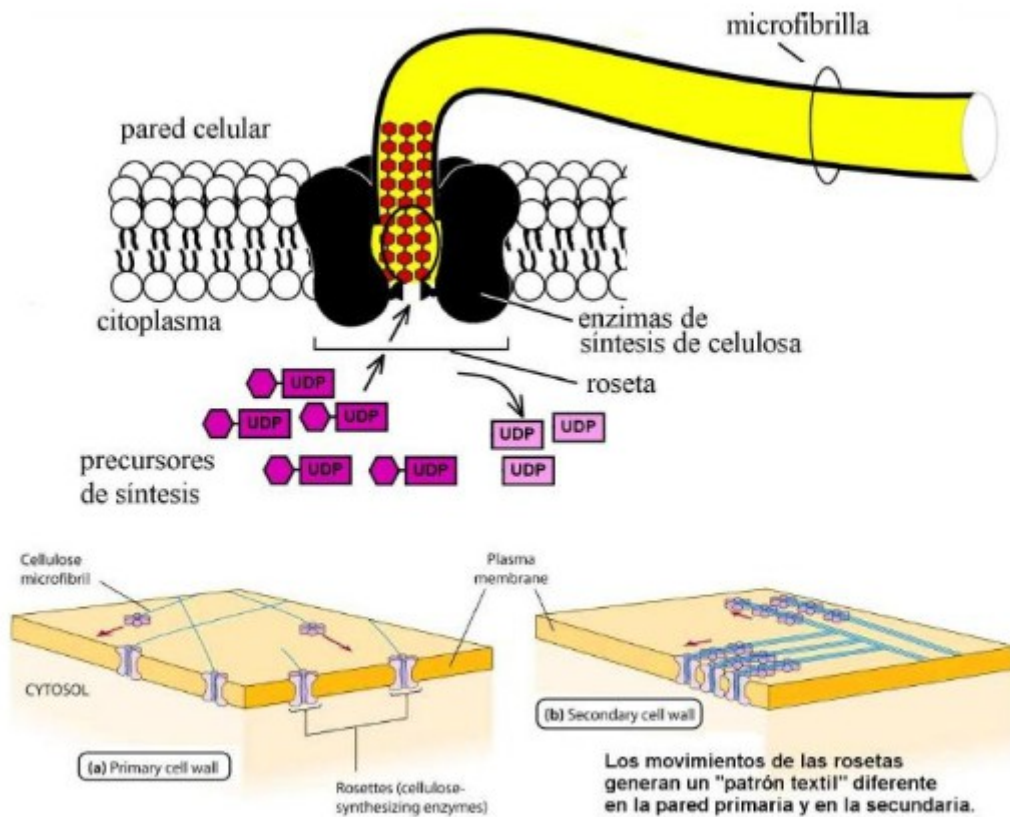
Zelulosa sintasarekin asoziatuta sakarosa sintetasa dago. Sakarosa bere konplexura iristean, honek hidrolizatu fruktosa eta glukosa lortzen dira. Glukosa hau zelulasa sintasari esker aktibatu egiten da UDP (Uridina difosfato) molekulari lotzean, eta behin aktibatuta, zelulosa kateak sortzen hasten da. Zelulosa hau mintzetik kanpoalderantz eratzen da. Konplexu honek, erroseta forma du eta bertatik ez da kate bakarra ateratzen, kate asko baizik.



Zuntzen orientazioa benetan garrantzitsua da. Ez da gauza bera zuntzak paraleloan edo era elkargurutzatuan agertzea, zurruntasunarekin oso lotua baitago. Orientazio hau, zelula barneko mikrotubuluek gidatzen dute. Zelulosa zuntzak mikrotubuluekiko paraleloki eratzen dira, eta esan bezala, oso baldintza garrantzitsua da zurruntasuna eta egitura ondo zehazteko.

Pareta eratzen ari denean, gerta daiteke hutsune edo zuloak sortzea. Hauei plasmodesmo deitzen aie, eta zelulen zitoplasma konektatu egiten dituzte. Pareta eratzen den heinean, mikrotubuluak tartekatuta geratzen dira eta behin pareta eratua dagoenean eta mikrotubuluak desagertzean, zuloak bertan geratzen dira, zelulak

elkar konektatuz. Zitoplasmaren jarraitasunari sinplasto deitzen zaio, eta zitoplasmen kontaktuan ez dagoenari (zelulen kanpoko aldeari) apoplasto.

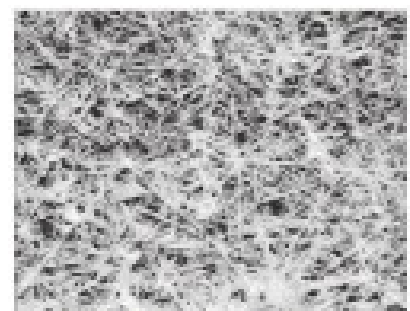


8

PARETA MOTAK.

Pareta primaria eta sekundarioa bereizten dira landare zeluletan, baina ez dute zertan beti biek agertu behar. Hainbat zeluletan, orokorrean funtzioaren arabera, soilik pareta primaria ager daiteke.

- ❖ **Pareta primaria:** zuntzak ez daude orientatuta eta honek elastikotasuna eskaintzen dio. Zelula gazteetan eta zatitzeko zein hazteko gaitasuna duten zelula guztietan pareta primaria agertzen da. Gogoratu hazkuntza emateko beharrezkoak direla pH aldaketak, eta pareta primarioak aldaketa horiek jasan ditzake.
- ❖ **Pareta sekundarioa:** geruza jakin bateko zuntzak modu paraleloan daude orientatuta, eta azpiko zein goiko geruzak paraleloan ere egon arren, aurreko geruzarekiko perpendikularki daude kokatuak. Pareta sekundarioak konpaktazio maila oso altua dauka. Hazteko gaitasuna galdu duten zeluletan eta zelula hiletan agertuko da pareta mota hau, adibidez, xilemako trakeida eta trakeetan. Esklerenkiman ere agertzen da, egitura funtzioa betetzen duten zeluletan.



Pared Primaria

Pareta primarioa da beti lehena sortzen, landare zelula guztiek daukatena. Pareta sekundarioa eratzen denean, mintzetik gertuen geratzen da eta primarioa kanporantz desplazatzen du. Zelulen artean lamela agertzen da, zelulak elkarren artean itsasten dituen.

Xilema eta floemako paretek zurruntasun ezberdina dute. Floeman ez dao ligninarik, ez dira hain gogorrak



eta urte batetik bestera degradatu

egiten dira. Degradatzearen ondorioz, zuhaitz enborren zehartebakiak behatzean, geruza fina ikusi daiteke, floema geruzak kolapsatzen direlako.

Zenbat eta klima hobeagoa izan, eraztun handiagoak behatu daitezke, gehiago hazten direlako baldintza faboragarrietan.

Paretaren osagai ezberdinek mugatu egiten dute ehun baten sendotasuna eta zurruntasuna.

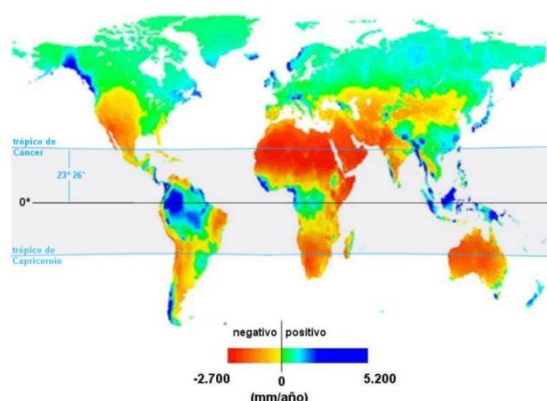


Pared Secundaria

2. GAIA. URA LANDAREAN ETA LURZORUAN.

UR-POTENTZIALA ETA BERE OSAGAIK

Uraren eskuragarritasuna landare batentzako, lurzoruan dagoen ur kantitatearen arabera eta prezipitazio, lurrunketa eta transpirazio tasen bidez aldatzen da.



Irudian ikusten den bezala, oso aldakorra da zonaldearen arabera

→Positiboa: prezipitazio gehiago dago galtzen den ura baino.

→Negatiboa: prezipitazio gutxiago dago galtzen den ura baino.

Uraz gain ze beste faktore behar ditu landareak hazteko? Argia, tenperatura egokia, mineralen eskuragarritasuna...

Argiaz gain, ura mantenugai mugatzailea da. Lehorten eta aldaketa klimatikoaren garaian:

- Ur galera murriztea
- Uraren beharra txikitzea
- Nahiz eta mantenugai gutxi egon, sustraiak luzatuz, maila freatikora hel daitezke eta ur gehiago lortu.

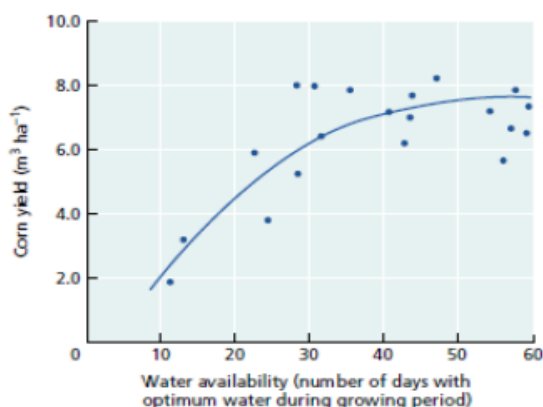
Ikusten dugunez, ura guztiz beharrezkoa da landareentzako, urak landareen fisiologian duen garrantzi handia dela eta. Zenbat eta ur gehiago izan, geroz eta hazkuntza gehiago, baina puntu bateraino. Ur asko egotea kaltegarria izan daiteke landare batentzat, istildura (itotzea) eraginez.

Ur galera murriztu nahi badugu, jakin behar da nondik galtzen den ura, zergatik galtzen den, nola dagoen erregulatua, zeren arabera ematen den uraren fluxua (gorantz), ...

1. Uraren ezaugarriak eta funtzioak

Ura guztiz beharrezkoa da landareentzako, urak landare fisiologian duen garrantzi handia dela eta.

Grafiko honetan, X ardatzean uraren eskuragarritasuna ikusten dugu eta Y ardatzean

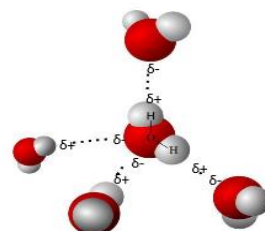


hazkuntza edo produktibitatea. Ikusten da, zenbat eta ur gehiago egon, gero eta hazkuntza gehiago dagoela, baina puntu batean asetzen da.

Ur asko egotea kaltegarria izan daiteke, istildura (itotzea) eragin dezakelako. Esan beharra dago, landare guztiek ez dutela asetze puntu berdina, beraz landare ezberdinen asetze puntuak inguruarekiko eta klimarekiko informazioa eman diezaguke.

EZAUGARRIAK

Molekula neutroa baina polarra: Oxigenoa partzialki negatiboki kargatuta dago, hidrogenoak partzialki positiboki kargatuta dauden bitartean. Hidrogenoa atomo elektronegatibo indartsu bati lotuta dagoen bitartean beste molekula bateko atomo elektronegatibo indartsu batekin hidrogeno zubiak eratu ditzake, adibidez ur likidoaren molekula ezberdinen arteko hidrogeno zubiak. Kapilaritateari esker ura mugitu daiteke grabitatearen aurka, baina ez du guztiz funtzionatzen 100 metro dituzten zuhaitzetan, esaterako. Gradiente elektrikoaren bidez ere mugitu liteke, baina kasu honetan, molekula neutroa da. Gradiente kimikoaren edo presioaren arabera ere mugitzen da.



- **H zubiak** eratu ditzake beste ur molekulekin edo beste motako molekulekin, honi esker, disolbatzaile bikaina da beste molekula polarrekin. Kapilaritate fenomenoak gauzatu molekulen arteko loturen ondorioz.
- **Kohesio indarrak:** Molekulen arteko loturak mantentzeko indarra.
- **Atxikidura (adhesio) indarrak:** Urak, beste molekulekin loturak emateko gaitasuna dauka.
- **Gainazal tentsioa:** Urak, kapilaritate fenomenoak gauzatzen du. Likido baten molekulen arteko indar intermolekularrak hodiarekin duen adhesio indarrak baino txikiagoak badira, likidoak gora egingo du hodiarekin duen kontaktu guneetan. Honi esker urak gora egin ahalko du landareen garraio sisteman.
- **Bero-ahalmen espezifiko altua:** Ur gramo baten tenperatura gradu bat igotzeko energia asko behar da.
- **Lurruntze-bero sor altua:** Behar den energia-beroa ur likido egoeratik gas egoerara pasatzeko. Hau, molekulako duen hidrogeno zubi proportzio altuagatik ematen da. Lurruntze-bero sor handi hori dela eta, ura orekatzaile termiko oso ona da landareentzako (ez da berdina Bilbon egotea edo Gasteizen egotea, kostaldean egoteak, zenbat eta hezetasun handiagoa egon (ur molekula gehiago airean) tenperaturak konstanteago mantenduko dira...) Honi esker orekatzaile termiko ezin-hobea bihurtzen da.

(NOTA garrantzitsua: Transpirazioa mekanismo oso garrantzitsua da landareentzako!)

FUNTZIOAK

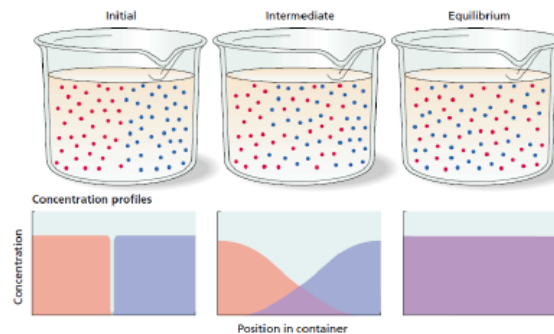
- **Landarearen osagai nagusia**, %80-90 ura da. Adibidez, haziak askoz deshidratatuak daude (%10-15 da ura), baina haien kasuan ere hozidura emateko ura beharrezkoa da.
- Forma eta **finkotasuna mantentzen** du (paretarekin erlazionatuta): Zelula hanpatu edo puzten da, baina ez da apurtzen. Hostoetan urak hanpadura funtzioa dauka, hostoak forma zuzenean, tente, mantenduz. Ur falta dela eta, pareta eta mintza askatzea gerta daiteke, hostoaren forma aldatuz.
- **Hazkuntza bultzatu**: paretaren aurka sortzen duen presioak zelularen hazkuntza eta orokorrean landarearena estimulatzen du.
- **Estomen funtzionamendua erregulatu**: Zelula oklusiboek ioi asko eskuratzen badituzte, ura barrura sartuko da estomak zabalduz. Ura ez badago, estomak itxi eta CO₂-a ezingo da sartu. Honek ere modu ez zuzenean ere hazkuntza bultzatzen dezake.
- **Disolbatzaile eta garraiatzaile bikaina**: aurretik aipatutako adhesio eta kohesio indarrei esker, disolbatzaile polar eta garraiatzaile bikaina da.
- **Erreakzio medio** moduan zein **erreaktibo** bezala funtzionatu dezake: Erreakzio guztiak uretan gertatzen dira eta zenbait funtzioetan erreaktibo bezala erabiltzen da. Fotosintesian adibidez, uraren hidrolisia ematen da. Beste hainbat erredox erreakzioetan ere parte hartzen du urak. Erreaktibo moduan erabiltzen den ur kopurua, landareak xurgatzen duenarekin alderatuz oso gutxi da, xurgatutako kantitate gehiena transpirazioz galtzen du eta, hartutakoaren %95 transpirazioaz berriro askatzen da.
- **Orekatzaile termiko** oso ona da: Landareak hostoetan garraio ehunak dituzte eta estometatik ura lurrunduz galtzen da. Ura likidotik gasera pasatzeko energia-bero asko behar du, honi esker hostoen tenperatura erregulatzen delarik. Estomak itxita badaude, hostoaren tenperatura asko igotzen da. Ur eskasi fenomenoak egoten direnean hau gertatzen da, tenperatura igoz entzimak desnaturalizatzen dira eta horrek arazo landarearentzat asko ekar ditzake.

2. Uraren mugimendua

Ura hiru modutara mugitu daiteke.

- **DIFUSIOA**: Kontzentrazio gradientek eragindako mugimendu geldoa (molekulak banan-banan izaten dira kontuan). Energiarik gabe.
- **MASA-FLUXUA**: Molekula asko, taldeka, distantzia luzeko mugimenduak egiten dutenean. Energia behar da.
- **OSMOSIA**: Kontzentrazio zein presioaren arabera mugimenduak.

DIFUSIOA edo **BARREIADURA**: Difusioak molekulen garraioa distantzia oso laburretan azaltzen du, lurzorutik sustraira adibidez. Ur molekulak banan-banan mugitzen dira kontzentrazio gradientek eraginda, handitik txikira.



Fick-en legeak urak difusio bidez mugitzeko duen ahalmena azaltzen du.

1ª Ley de Fick

$$J = -D \frac{dC}{dx}$$

J = Flujo neto de los átomos

D = Coeficiente de difusión

$\frac{dC}{dx}$ = **Gradiente de concentración**

Unidades: $J \left(\frac{\text{átomos}}{\text{m}^2 \cdot \text{s}} \right) = D \left(\frac{\text{m}^2}{\text{s}} \right) \frac{dC}{dx} \left(\frac{\text{átomos}}{\text{m}^3} \cdot \frac{1}{\text{m}} \right)$

dm/dt= mugitutako substantzia kantitatea denbora unitateko

D= difusio koefizientea

dC= kontzentrazio gradientea bi puntuen artean

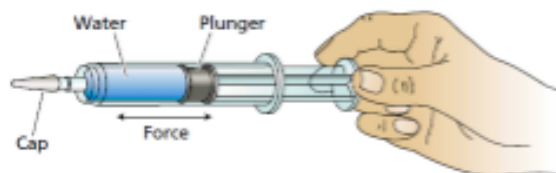
dx= distantzia bi puntuen artean

Mugimendu honek azaltzen du irudian agertzen den zelularen barneko mugimendua, distantzia laburrak azaltzeko (50mikrometro/0.6 segundutan) baina 8 urte beharko lituzke metro bat mugitzeko. Hau jakinda, ikusten da landareak egin behar duen esfortzua xurgatutako partikulak garraiatzeko.. Landarean ematen da mugimendu mota hau, baina ez du azaltzen landarean orokorrean ematen diren ur fluxuak. Plasmodesmoetan barrena ematen den mugimendua difusioz ematen da, adibidez.

Kontzentrazioaren eta distantziaren menpekhoa da mugimendu hau, eta difusio koefiziente bat existitzen da, mintzaren ezaugarrien arabera aldatzen dena. Mintz zelularrak eta paretak asko moteltzen dute difusio abiadura. Plasmodesmoek eta ur-kanalek ordea zelulen arteko ur difusioa azkartzen dute. Badaude kanal batzuk ioiak mugitzeko balio dutenak, “acuaporina” deituriko kanalak, ura mugitzeko funtzioa dutenak.

MASA FLUXUA: Distantzia luzeko ur mugimenduak azaltzen ditu, ur molekulak taldeka mugitzen direlarik, ez banan-banan. Presio hidrostatisa eta grabitate aldaketan araberakoa da mugimendua. Adibidez, ur jauzi bat, gure odol sistemaren ura... (dena

Masa fluxuan, **Poiseuilleren legea** betetzen da, non presio aldaketek uraren mugimendua eragiten duten. Presio aldaketa hauek positiboak (indarra ematen denean) edo negatiboak (xileman gertatzen direnak, goitik tiratzean) izan daitezke. Masa-fluxua tutu batean, tutu horren diametroarekiko proportzionala da



The diagram illustrates osmosis in plant cells across three conditions:

- Hipertónico (Plasmolizada):** In a hypertonic environment, water (H_2O) moves out of the cell, causing the cell to shrink and the vacuole to collapse.
- Isotónico (Flácida):** In an isotonic environment, there is no net movement of water (H_2O), and the cell remains flaccid.
- Hipotónico (Turgente):** In a hypotonic environment, water (H_2O) moves into the cell, causing it to swell and become turgid. The vacuole is labeled "Vacuola".

3. Ur-potentziala eta bere osagaiak

Urak beti mugituko da ur potentzial gradiente bat jarraituz. Molekulak potentzial kimiko altutik baxura mugitzen dira eta molekularen garraio garbi bat emateko indar guztiek potentzial kimikoa osatzen dute. Molekula batek mugitzeko duen ahalmena zeren menpe dago?

- Kontzentrazioa
- Presioa
- Grabitatea
- Karga: Uraren kasuan, karga ez dauka garrantzirik molekula neutroa delako.

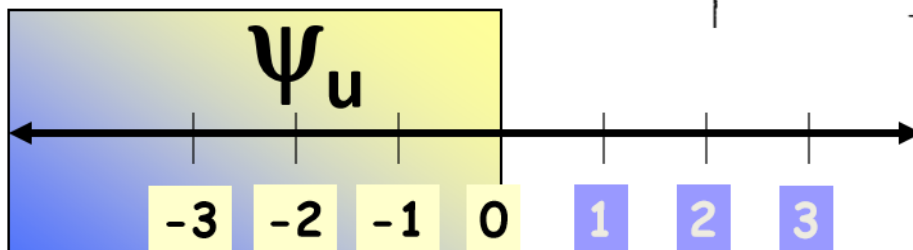
ψ_u = Ur potentziala

Ur potentzialaren unitateak presio unitateak izango dira, urak mugitzeko duen gaitasuna adierazten dutenak. Landarearen organoaren arabera ur potentziala faktore desberdinen pean egongo da. Ura bere potentzial gradienteari jarraituz (potentzial altutik baxura) mugituko da, energia gastatu gabe. **Ura beti era pasiboan landare guztian zehar mugitzen da, ur potentzialaren gradiente baten arabera. Beti ur-potentzial altutik baxura, negatibotik negatiboagora.**

Ez badago ur potentzialaren gradienterik, ez da emango inolako ur mugimendurik. BETI ur potentzial altutik baxura mugituko da** (salbuespenak, konplikazioak). Ur puruan, uraren potentziala (mugitzeko kapazitate maximoa), 0 da. Bertan ez dagoenez soluturik, presio atmosferikoa dago,...0 da. Ur potentzialaren balioak beti izango dira negatiboak, erreferentzia gisa, maximoa, 0 kontsideratzen delako.

Ur potentziala (ψ_u)

- Ur puruan $\psi_u = 0$ MPa; landare ehunetan,
- lurzoruan $\psi_u < 0$ MPa



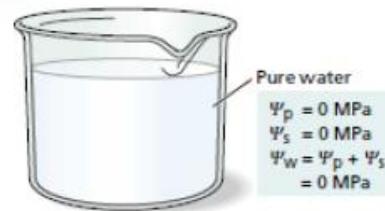
$$\psi_u = \psi_o + \psi_p + \psi_m + \psi_g$$

Ur potentziala faktore ezberdinen arabera aldatzen da, zeintzuk aurrerago banan-banan azalduko ditugun.

Ψ_o = Potentzial osmotikoa

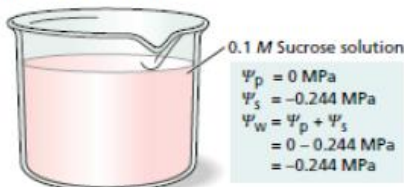
Mintz erdi-iragazkor batez banandutako bi guneen arteko kontzentrazio desberdinek eragindako presioa adierazteko, potentzial osmotikoa erabiliko dugu. **Beti balio negatiboak** izango ditu. Uretan disolbatuta dauden solutuen kontzentrazioaren menpekkoa. Zenbat eta ur horretan solutu gehiago egon, potentzial osmotikoa negatiboagoa izango da. Potentzial osmotiko negatiboak esaten digu urak mugitzeko kapazitate gutxiago daukala.

(A) Pure water



Ur potentzial zeroa (maximoa): ur purua. Honen ur potentziala 0 izango da, maximoa hain zuzen ere, mugitzeko daukan ahalmena osoa izanik (0MPa).

(B) Solution containing 0.1 M sucrose



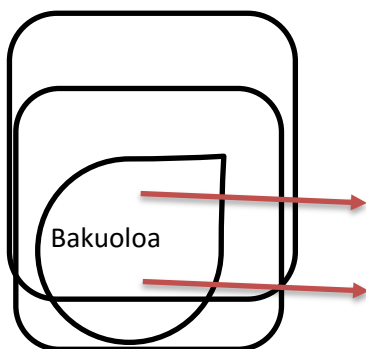
Ur puru honi gatza botatzen badiogu, ur potentziala jaitsi egingo da. Izan ere, uraren parte bat gatz molekulei lotuta geratzen da, mugitzeko daukan ahalmena murriztuz.

Adb: Zergatik botatzen diogu gatza errepedeari?

Uraren zati bat gatzarekin lotuta baldin badago, ez da egongo nahikoa ur aske izoztu ahal izateko, eta ez du gatzik gabe daukan ahalmen hori izango. Horrela izozte puntua jaitsiko da eta ura ez da han erraz izoztuko.

Ψ_p = Pareta potentziala

Presioarekin lotuta dago: landare-zelulek osmosi bidez hartzen dute ura, hauek hanpatuz. Hanpadura maximoan zelulak ez dira apurtzen, pareta dutelako. Zelula barruan dagoen urak, kanporanzko presio bat egingo du, pareta-potentziala bezala ezagutzen dena.

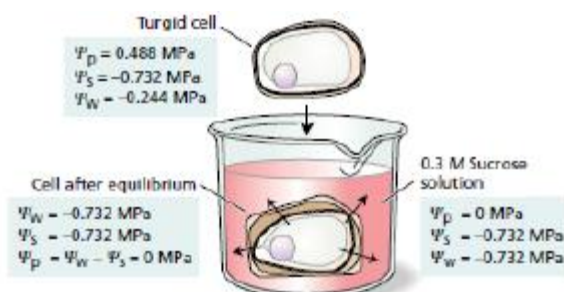
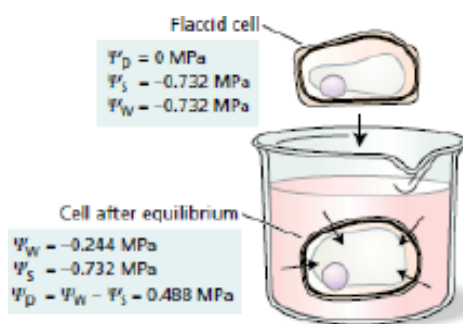


Ur asko baldin badago, urak paretaren aurka indar bat egiten du. **Gezi gorriak** adierazten duen norabidean, protoplastoak urari energia batekin mugitzen du, baina paretak uraren presio hori geldituko du.

Pareta potentziala, balio altutik baxura mugitzen dela badakigu. **Pareta potentzialak askotan balio positiboa du bizirik dauden zeluletan.** Xilemako zeluletan, aldiz, tentsio bat ezartzen denez gorantz tiraka Eguzki energiaren ondorioz, balio negatiboak har ditzake pareta potentzialak.

Zelula disoluziotik kanpo dagoenean, paretak ez du presiorik egiten, 0MPa-eko presioa eragiten duelako.

Irudi honetan ikusten dugu zelula hori disoluzio horretan sartzean, ura sartu eta zelula puztuko dela. Horrek presio bat dakarkio zelulari. Ur potentziala kanpoan eta barnean berdina da orekatzen delako ura barrura sartuz. Orduan, bere potentzialean paretak egindako presioa izango du. Beraz, batuketa eginez, ur potentziala zerora hurbildu da, paretak nolabaiteko energia positiboa egiten duelarik. Zelulak ura galtzen baldin badu, zelulak turgente egoteari utzi (paretek ezin dutelako presio hori egin) eta zelulak flazidotu egingo dira landarearen itxura aldatuz.



Solutu gehiago botatzen badiogu disoluzio urari, ura zelulatik ateratzeko joera izango du, aurretik orekan zegoen, baina azukreak gehitzean hori aldatuko da. Hau egitean, ur potentziala aurrekoarekin konparatuz negatiboagoa bada,

paretak egingo duen indarra galduko da. Noiz arte? 0 arte jaitsi daiteke, eta hau gertatzean, zelula PLASMOLISIAN sartzen dela esango dugu, hanpadura galduko duelarik. Horrek hazkuntzan sekulako eragina izango du, urak ez duelako inolako indarra egiten.

Balio hau oso garrantzitsua da landare belarkaretan.

Ψ_m = Potentzial matriziala

Lurzoruko partikulek, tamaina desberdinekoak izanik, ur gehiago edo gutxiago erretenituko dute. **Balio negatiboa** izango du beti eta lurzoruko partikulen kuantitate eta tamainaren arabera izango da. Potentzial osmotikoaren antzekoa da. Osmotikoan partikula txikiak hartzen dira kontuan, eta honetan, handiak (buztina, area...). Garrantzitsua da lurzoruan, landarean ez.

Ψ_g = Potentzial grabitazionala

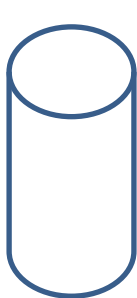
Grabitateak eragindako potentzialari deritzo. Landare belarkaretan ez du garrantzi handirik, batez ere zuhaitzetan izango du garrantzia. Izan ere, altuera handiko zuhaitzek indar handia egin beharko dute grabitatearen aurka mantentzeko.

- Ur potentziala non neurtzen denaren arabera, faktore ezberdinek izango dute garrantzia:

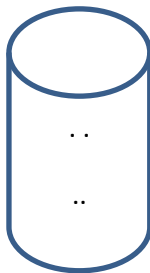
A) Lurzoruan

Lurzoruko ur potentziala hainbat faktoreen menpekoa da, hala nola, solutuen, lurzoruko partikulen tamaina eta kopuruaren, eta ur kantitatearen menpekoa. Ur kopurua txikiagoa denean, ur potentzialaren balioa murriztu egiten da, nahiz eta solutu kantitatea berdina izan.

$$\Psi_u = -\Psi_o - \Psi_m$$



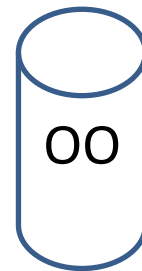
$$\Psi_o = 0$$



$$\Psi_o = -0,2 \text{ mPa}$$



$$\Psi_o = -0,4 \text{ mPa}$$



$$\Psi_m = -0,2 \text{ mPa}$$

*area partikulak

Ur-potentzialak ur-eskuragarritasuna markatzen du eta ez ur kantitatea. Lurzoruan dauden partikulek, hauen tamaina eta ioiek mugatuko dute uraren eskuragarritasuna. batzuetan nahiz eta landareari ura bota, landarea ez da hazten; baliteke arrazoiak uraren eskuragarritasuna osobaxua izatea, hau da, molekula asko egotea disolbaturik eta ur hori harrapatzea.

B) Zelulan

Zeluletan pareta potentzialak ere hartzen du parte. Pareta potentzialak sortzen duen indarra uraren mugimendua bultzatuko du, horregatik ur potentzialaren balioa positiboa izango da. Hala ere, pareta potentzialaren balioa positiboa edo negatiboa izango da landarearen organoaren arabera.

$$\Psi_u = -\Psi_o + \Psi_p$$

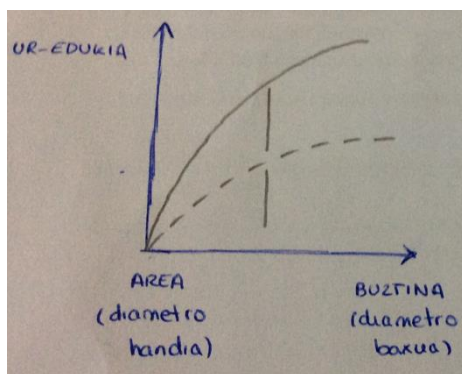
ARIKETA

4.- Zein faktorek mugatzen dute lurzoruko uraren eskuragarritasuna landarearentzat? Landareek lurzoruko ur guztia erabili dezakete? Nola deitzen da landareak eskuragarri daukan ura? Eta eskuragarri ez duen ura?

- **Ur grabitazionala:** Landareak ezin du erabili ur grabitazionala. Euria egiten duenean, lurzorura ura erortzen da baina grabitatearen eraginez jaisten da berantz, eta sustraiak oso sakon eta luzeak ez badira ezin da ur hori erabili.

- **Ur kapilarra:** Ur kapilarra, partikulen artean geratzen dena, landareek erabili dezaketena. Hau izango da uraren erabilgarritasuna zehazten duen faktorea. bi kontzeptu daude honen inguruan, hauen arabera ur-eskuragarriasunaren balioa aldatzen da:

- **Eremu kapazitatea:** Lurzoru bat eremu kapazitatean dagoenean, ur kapilarraren kapazitate maximoan egongo da. Komenigarria da lurzorua eremu kapazitatean egotea, landareek xurgatu dezaketen ur kantitate maximoa egongo delako. Esan bezala, ur erabilgarritasuna maximoa izango da. Esan beharra dago lurzorua ez dagoela istilduta, ez dago dena uraz josia. Bakarrik ur kapilarra dago, lurzorua ez dago saturatuta.
- **Behin betiko zimeldura puntua:** Lurzoruko ur potentzialaren balio bat da, zeinetik aurrera, nahiz eta lurzoru horretan ura egon, ez dago landarearentzako ur erabilgarrik. **Potentzial matrizialarekin lotuta**, eremu kapazitatearen tartea aldatzen da. Partikulen tamaina handia bada eta beste tamainetako partikulak ez badaude, ura eroriko da. Horregatik eremu kapazitate eta zimeldura puntuaren arteko aldea txikia izango da. Partikulen tamaina txikiagoa izaten den heinean, bi eremuen aldea handiagoa izango da. Lurzorua gazituta egoteak, edo materia organikoak eta mikroorganismoek ere eragingo du uraren eskuragarritasunean.

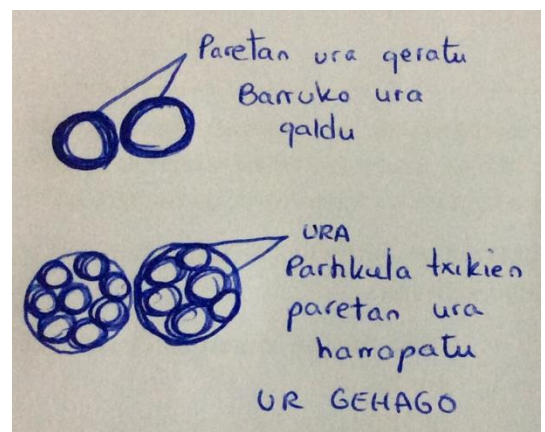


BUZTINA(behean)

Grafikoa. Y ardatza: ur edukia. Area daukan lurzoruan ur asko egongo da baina ur asko galduko da ere, areak ez baitu kapazitate handirik ur hori hartzeko.

Buztinak ura lortzeko gaitasun handiago du. Irudian ikusi daiteke desberdintasuna.

AREA (goian)

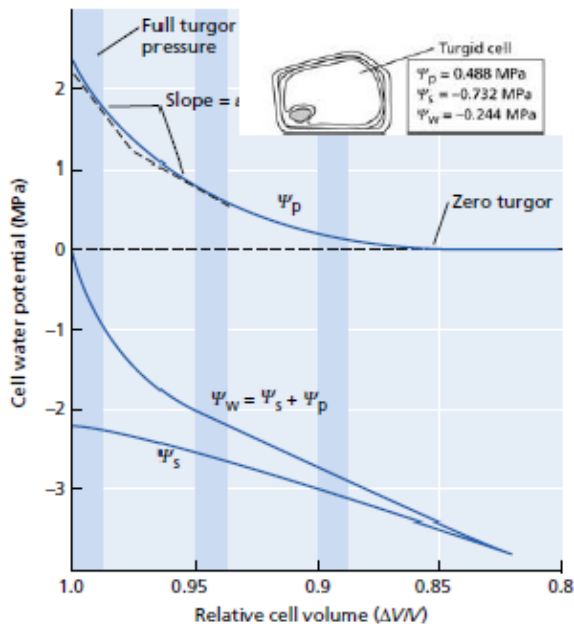


Areako ura erraz galdu daiteke, ur hori galtzen den heinean landareak ezingo du erabili; ur kapilarra (ur eskuragarria) oso gutxi izango da. Area partikulak airean egoteko gaitasuna dute ere. Lurzoruan aire partikulak egotea oso garrantzitsua da landareek ere arnastu behar dutelako eta.

Istildura: lurzorua gutziz ure bete/ase. Hau landareentzako arazoa da. Zergatik? Oxigenorik ez badago, eta uretan disolbaturiko oxigenoa nahikoa ez denez, landareak ez du oxigeno nahikorik arnasteko eta ito egiten da.

-Konduktibitate hidraulikoa: Xileman zeharreko ur-mineralen garraioa kalkulatzeko faktore oso garrantzitsua da.

ZENBAIT EGOERA OSMOTIKO



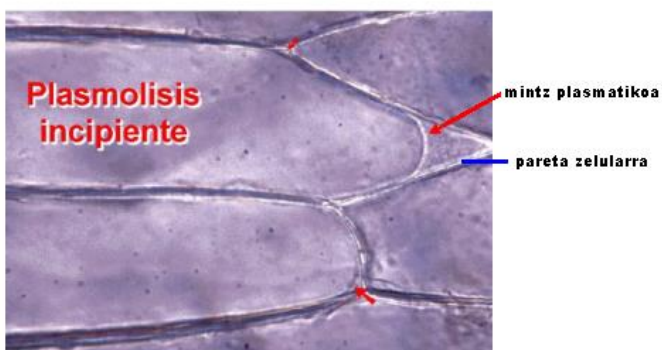
-Behin betiko zimeldura puntu honetan, pareta eta mintza askatzen dira eta paretak ez du presiorik egiten, hau da, pareta potentziala = 0Mpa

Gogoratu zimeldura puntua landareak xurgatuko duen ur maximoa dela. Bi puntu hauen artean dagoen ura izango da eskuragarri egongo dena landarearentzat.

-Ur potentziala, guztiz hanpatuta dagoenean 0 edo 0-tik hurbil kokatzen da.

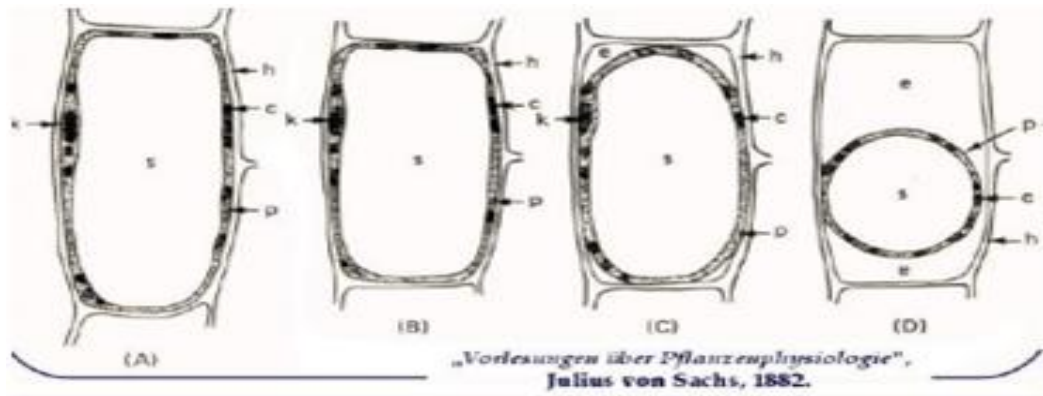
Zenbat eta ur kantitatea txikiagoa izan, potentzial osmotikoa txikiagoa izango da, eta aldi berean paretak egingo duen presioa murriztu egingo da.

- Azkenengo lerroa: Xileman, zelulek ez dute mintzik, eta beraz, pareta potentzialak egiten duen efektua ez da berdina izango. Masa fluxu bidez gorantz joango da goitik egiten den presioaren bidez. Hemen, pareta potentziala negatiboa da. Gainera, garrantzitsua da zelula hauek pareta zurruna izatea, ez kolapsatzeko (presio gehiegi eragitean pajita estutzen den moduan).



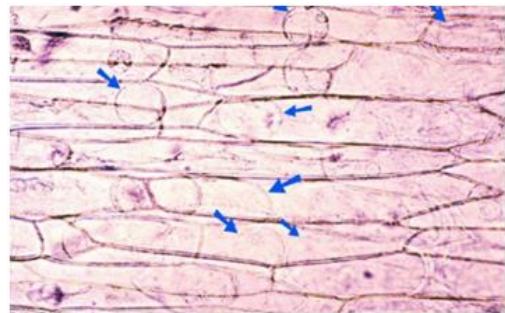
Irudi honetan, plasmolisi hasieran zelan mintza paretatik askatzen den ikusi daiteke.

Irudi honetan, gezi urdinez markatutako zirkuluak askatutako mintzak, bakuoloak, organuluak, etab. dira, plasmolisiaren fase aurreratuago batean.



Hirugarren irudian prozesu osoa adierazten da.

Ur potentziala $-0,1$ eta $-1,6$ mega pascal (MPa) artean ($-0,1$ sustraietan eta $-1,6$ hostoetan; hori dela eta ura balio altuenetik baxuenera mugituko da, hau da, sustraietatik hostoetara) dagoen bitartean landarea ondo haziko da. Balio hauek landarearen araberakoak izango dira; zenbat eta



altuago izan landarea, hostoetako potentziala negatiboagoa izan beharko da potentzial gradientea mantendu ahal izateko uraren mugimendu egokia emanaz. Ur potentzialak ez badu beharrezko gradientea, landareak arazoak izango ditu oinarritzko funtzioak betetzeko.

*Pareta potentziala 0 denean, ur potentziala eta potentzial osmotikoa berdinak dira.

Uraren mugimendua fisikako legeen menpekoa da. Grabitateak landare batetik bestera duen eraginaren diferentzia mesprezagarria da, landare beraren maila desberdinen arteko grabitate diferentzia izanik esangarria dena.

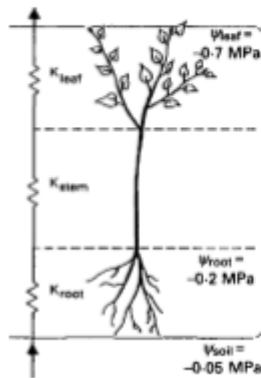
Ohmen legeak, mugimendua azaltzen du, bideko erresistentzia guztiak kontutan hartuta. Konduktantzia erresistentziaren kontrakoa da.

Potentzial gradienteari gain, estomek ere eragina dute ur mugimenduan. Itxita daudenean errestrikzio moduan arituko dira, eta zabalik daudenean konduktantzia handituko dute.

Maila bakoitzeko errestrikzio puntuak kontutan izan beharko dira, ur potentzial gradientea handia egonda ere ura ez da mugituko ez badu erraztasunik.

Potentzial gradienteaz gain, estomek ere eragina dute ur mugimenduan: itxita daudenean, errestrikzio moduan arituko dira, eta zabalik daudenean konduktantzia handituko dute.

Uraren mugimendua fisikako legeen menpekoa da



- Ura masa fluxuz eta barreiaduraz mugitu.
- Ura, ur-potentzial negatibotik negatiboagora mugitzen da, gradiente bat jarraituz.
- Landarean, ur-potentziala presioak eta soluteek eragindako potentzialaren menpekoa da

$$\psi_u = \psi_o + \psi_p (+ \psi_g)$$
- Landarean zeharreko uraren mugimendua, ur-potentzialaren gradiente zati erresistentziaren (Ohm-en legea) menpekoa da
 = ur potentzialaren diferentzia x konduktantzia

4. Ur-parametroen neurketa

Ur parametroaren neurketa burutzeko bi kontzeptu kontutan hartu behar dira, ur potentziala eta ur edukia, honetarako aintzat hartu behar dira pisu lehorra eta pisu hezea. Ur potentziala eskuragarritasuna adierazten du eta ez ur kantitatea. Ur edukia dagokionez, ehun batek duen ur edukia dagokio. Hala ere, parametro honek ez digu adierazten ur honen eskuragarritasuna, gatz kontzentrazio handia izan dezakeelako. Ur potentziala neurtzeak bere arazoak dauzka eta landare batzuetan ezin da burutu. Hori dela eta, ur edukia hurbilketa bezala erabiltzen da.

Ur edukia kalkulatzeko **PH-PL** = ura, formula honen bidez ur kantitatea lortzen dugu, hala ere lortutako balorea erlatibizatu beharra dago **PH** edo **PL**-rekiko. hurrengo formularen bitartez:

$$(PH-PL)/PH \text{ edo } (PH-PL)/PL$$

Ur eduki erlatiboari dagokionez, landare batek daukan ur kopurua izan dezakeen kopuru maximoarekiko parametroa da. parametro hauek jakiteko hurrengo prozesua burutzen da:

1. Bi hosto tamaina berekoak hartu, bat ondo ureztatua eta bestea ez, bie dagozkien datuak hartuz (pisu freskoa hain zuzen ere). Biak PL berdina edukiko dute. Egiten den prozesua, maximoa zein den jakiteko burutzen da.
2. Hostoa uretan sartzen da 24 orduz.

- 24 orduak igaro direla, berriro pisatzen da honela pisu turgentea lortzen dugularik.
- Aurretik neurtutako datuak eta 24 ordura lortu ditugun balioekin, hau da, hostoen pisu lehorra lortuta, hurrengo formula erabiliz ur eduki erlatiboa lortzen da:

PF-PS / PT -PS . Honela, landareak berez zeukan ura eta maximoa konparatzen ditugu, kontutan hartuta bien pisu lehorra (PS) berdina dela. Azkenik, ehunekotan jartzen da, emaitza x100 eginez.

$$CHR (\%) = \frac{PF - PS}{PT - PS} \times 100$$

- Azkenik, ehunekotan jartzen da, 4. pausuan lortu dugun emaitza x100 eginez.



(kontutan hartu behar da ur eduki erlatibo honek uraren erabilgarritasunaz ez digula informaziorik ematen)

PISU FRESCO	PISU LEHORRA	PISU TURGENTE A
0'2	0'02	0'3
$CHR\% = \frac{PF - PL}{PE - PT} = \frac{0'2 - 0'02}{0'3 - 0'02}$		
<div>LANDAREAK DAUKAN URA</div> <div>EHUN HORREK IZAN DEZAKEEN UR KANTITATE MAXIMOA</div>		

TENTSIOMETROAK

Ur potentziala neurtu daiteke, honek erabilgarritasunari buruzko informazioa emango digularik. Potentzial hau lurzoruan edo beste organoetan neurtu daiteke. Zenbat eta Ur gehiago atera, lurzoru horren ur-potentziala negatioagoa izango da, gradientea handiagoa izango delako.

Tentsiometroan presioa neurtzeko manometro bat dado.



Lurzoruan neurtzeko tentsiometroak erabiltzen dira, zeinak kristalezko tutuak dituzten eta luzera desberdinetakoak diren. Ur puruz beteta daude eta honen potentziala zero da. Tutuen bukaeran zeramikazko zati porodun bat jartzen da, ura tututik potentzialki galtzen delarik tututik; eta galtzen den ur kantitatearen arabera tutuan presioa jaitsiko da, neurtuko duguna izango delarik. Ingurune berezietan balizkoak dira, baina ingurune sikuetan adibidez ura oso erraz galduko da, eta -2ko potentzialean tutua apurtu daiteke.

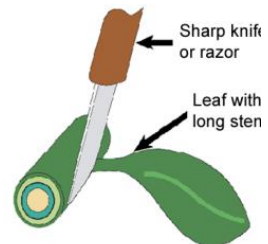
Scholander presio ganbara

Landarea jartzeko ganbara Presioaren markatzailea Balbulak

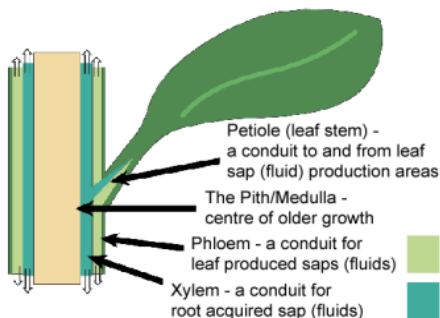


Hostoetan eta sustraietan egiten den neurketa kontzeptualki berdina da. Presio ganbara bat daukagu, organoa sartzen dugu eta nitrogeno bala bat dugu zeinetan N presiopean dagoen; eta hau lupa baten bidez ikusiko dugu. Bestalde, gorantz doan ur potentziala neurtuko dugu. Ur zutabe bat eratuz doa, jarraitua eta burbularik gabea (enboliak).

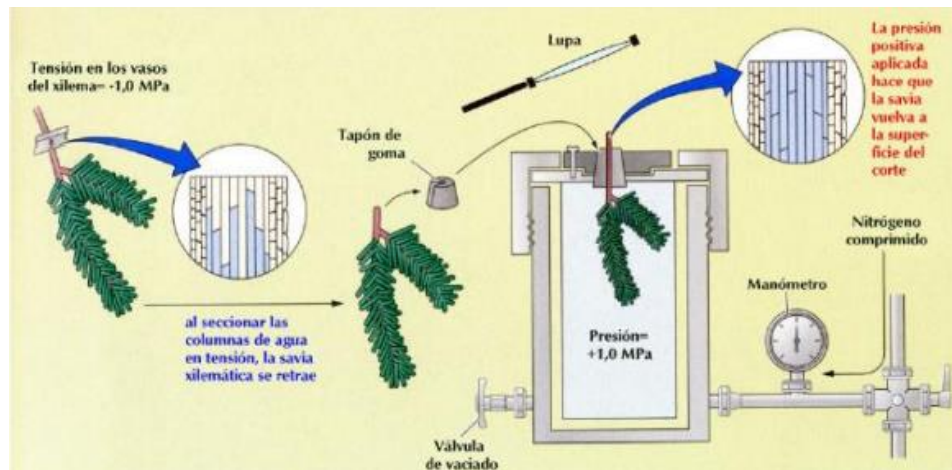
Zuzenean neurtzea oso zaila denez, hostoa peziolotik moztu da. Horrela jarraitasuna moztuko da eta momentu horretan zegoen presioa desagertzen da, behetik zetorren bultzada desagertu eta goitik tiratzen duen indarra soilik geratzen da. Horrela, goitik tiraka dagoen presioa soilik dagoenez, urak ehunaren barnealderantz sartzeko joera izanen du. (grabitateak ez du eraginik).



Oreka presioa = Hostoaren Ψ_u

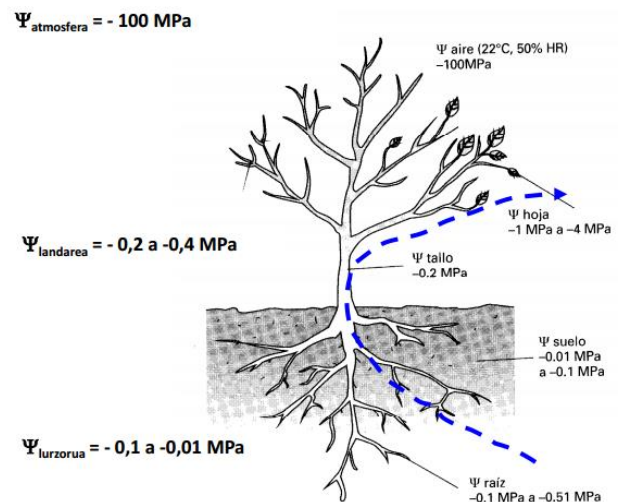


Ondoren, hostoa ganbaran sartzen da eta zigilatu egiten da, kanpoan pezioloak lupapean geratuko delarik, urik gabe. Gero, ganbaran presioa sartuko da gas moduan, eta ura gorantz joango da peziolotik atera arte. Luparen bidez ateratzen den tanta ikusiko da, eta tantaren presioa izanen da urak barnean zuen presioa. Izan ere, landarea moztu baino lehen pezioloko puntu horretan ura zegoen, eta hori oreka presioa izanen da, ur potentzialak zeukan balioaren berdina dena (balio honek landarearenaren kontrako zeinua izango du).



5.SPAC (Soil-Plant-Atmosphere continuum) kontzeptua

SPAC kontzeptua lurzoruko ura atmosferara heldu arte egiten duen bide jarrairi esaten zaio. Jarraitasun hori ez bada betetzen, hau da, momenturen batean lurretik airera doan ur fluxua eteten bada eta aire burbuilak agertzen badira fluxuan, landarearen funtzionamendu optimoa ekiditen da. Aire burbuila hauen agerpenari **enbolia** deritzo; eta fenomeno hau gertatzen da landareak behar duen bezain beste ur eskuragarri ez duenean. Bai lehorte baten ondorioz eta baita ura izozturik agertzen bada ere, sustraiek xurgatu ezin dutelarik.



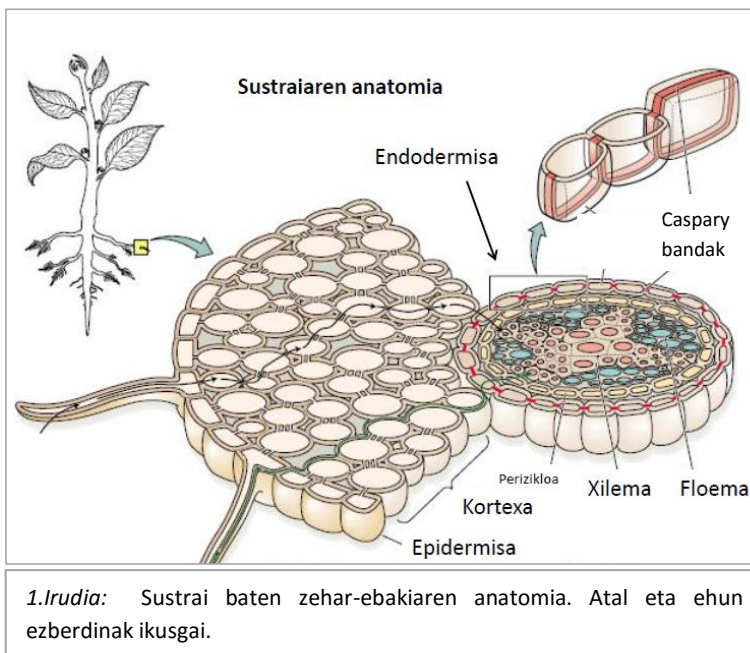
3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

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 plasmatikoa.
- 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**.

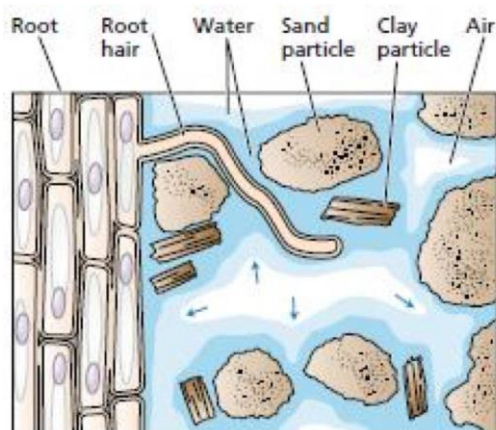
Uraren xurgapenari dagokionez, esan beharra dago, ura ez dela sustraiaren zati guztietan ematen, baizik eta **ile xurgatzaileak dauden gunean SOILIK** gertatzen da (ikus 2.irudia); Izan ere, hauetan topatzen da **erresistentzia minimoa** ileetako mintz/pareta finak eta lignina ezaren ondorioz.

Gainontzeko sustrai guneean: Zati helduak lignifikatuak daude eta dagoeneko ura xurgatzeko ahalmena galdu dute eta zati meristematiko 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



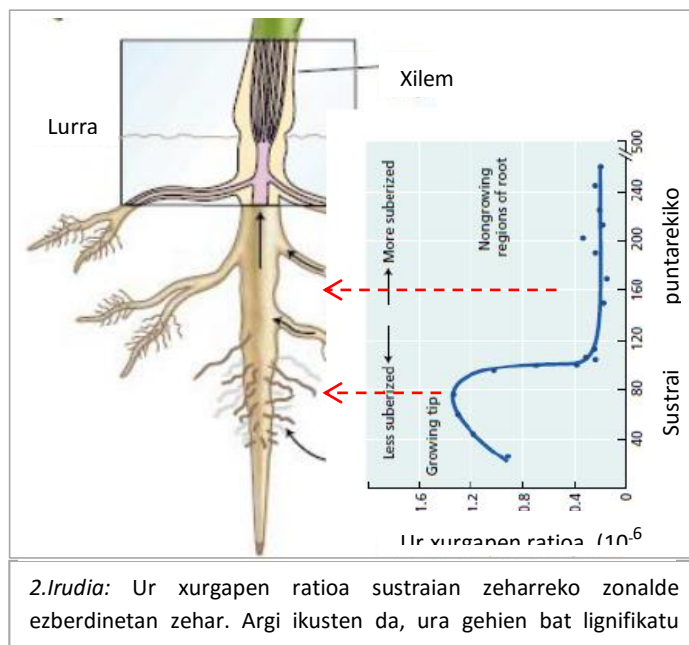
2. Sustraiaren **konduktantzia** (=ura sustraian zehar mugitzeko erraztasuna (erresistentziaren aurkako kontzeptua)). Jakinik, ura ile xurgatzaileen bitartez barneratzen dela sustraira, ile xurgatzaile hauen KOPURUA eta TAMAINA oso garrantzitsuak izango dira sustraiaren konduktantzian, ur gutxiago edo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

Sustraian zeharreko mugimendua, ur potentzialaren eta kanal
iragazkortasunaren menpekoa izango da, beste hainbat faktoreren artean.

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

Konduktantzia axialean, xilemako hodian 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.lrudia):

- a) Bide apoplastikoa: Ura zelula ARTETIK mugitzen da; hau da, zelulen PARETAN ZECHAR 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

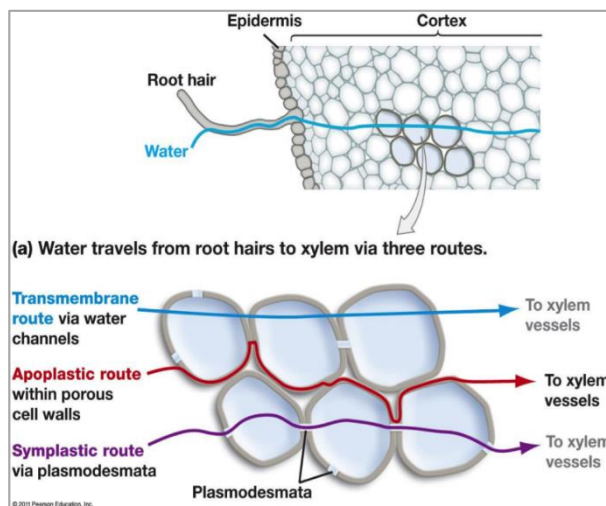
(*) Hala ere, endodermiseko Caspary bandara heltzean, geruza iragazkaitzak muga gisa jardungo du eta urak nahita nahiez zelula zeharkatu beharko du. Horrela, uraren **garraio selektiboa** gertatuko da puntu honetan.

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: Sustriaien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

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

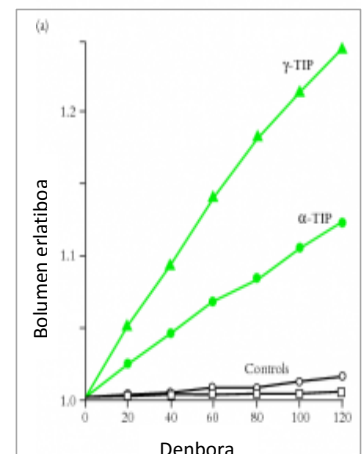
Zuzena: Ur molekulek mintz plasmatikoa BAKARKA eta zuzenean zeharka dezakete DIFUSIOZ.

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.

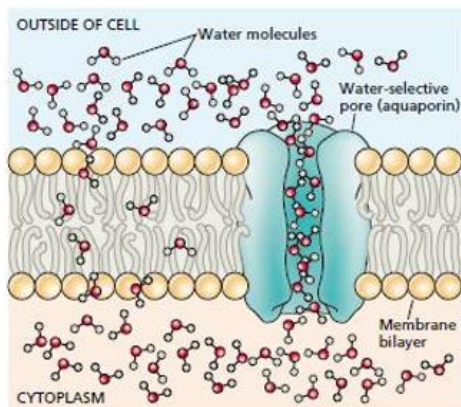
Kanal hauen erregulazioa (irekiera-itxiera) **pHa** eta **inguruko baldintzen** arabera da. Fosforilazio bitartez, akuaporina hauen eraenketa egin daiteke: noiz itxi eta noiz ireki kanala, hain zuzen ere. Landarea estres hidriko baten aurrean dagoenean, egokiena kanala ez fosforilatzea da. Modu honetan,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

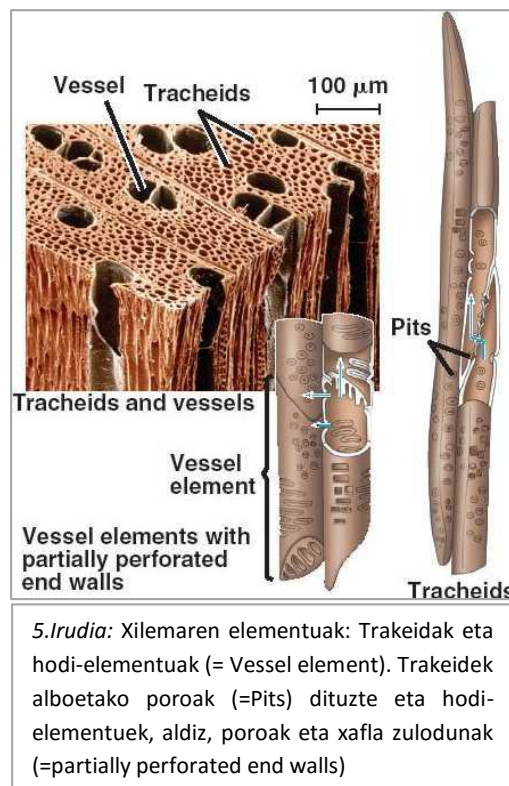
Zelularen barnealdean, ur potentziala negatiboa izan behar da, ura potentzial negatiboenetarantz mugitzen delako. Ura, xilemako zelulen bitartez masa fluxu bidez mugituko da, beraz, bertako indarrak esanguratsuena presioa izango da. Presioak ezarriko ditu uraren mugimenduaren ezaugarriak, eta presio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

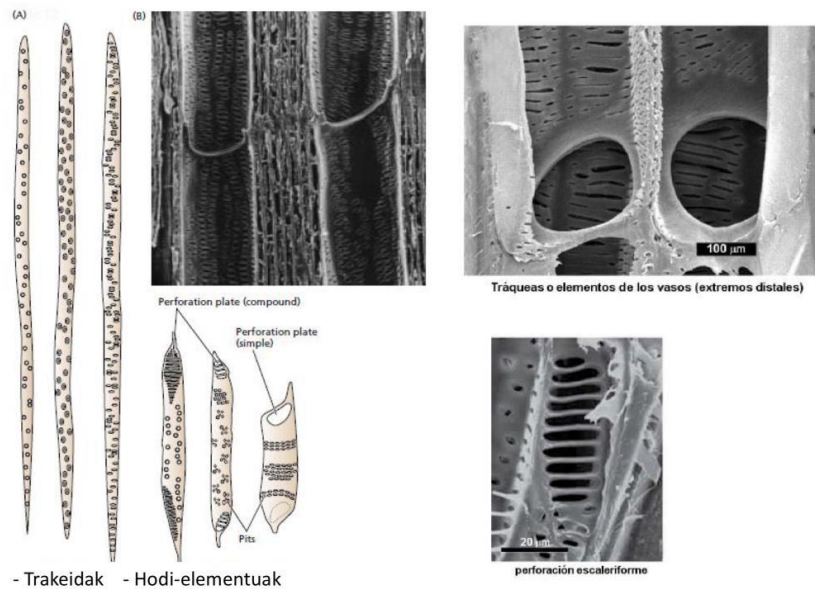


5.Irudia: Xilemaren elementuak: Trakeidak eta hodi-elementuak (= Vessel element). Trakeidek alboetako poroak (=Pits) dituzte eta hodi-elementuek, aldiz, poroak eta xafila zulodunak (=partially perforated end walls)

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:

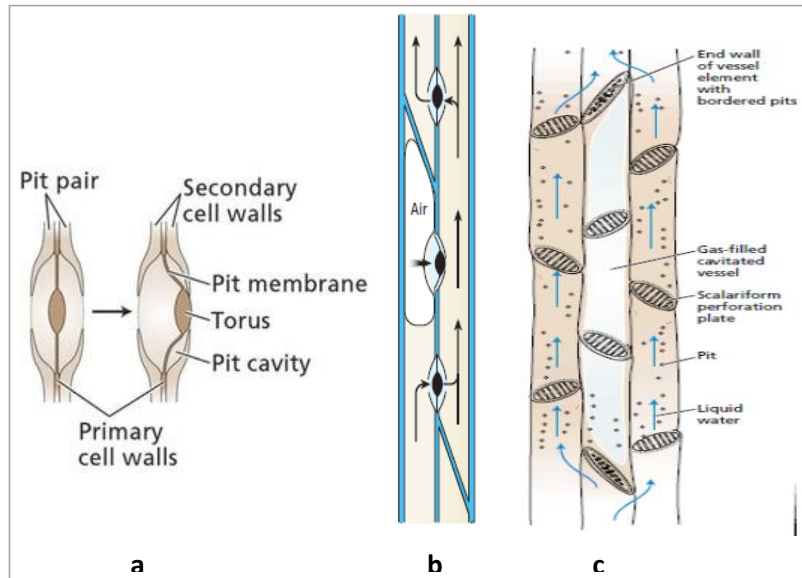
1. Uraren **kohesio-adhesio indarra**: Honi esker, ura kapilaritatez gorantz mugituko da xilemako tutuetatik zehar. Ur zutabe bat bezala.
2. **Transpirazioaren** ondoriozko **goranzko indarra**: Landarean zeharreko ur-potentzial gradientea dela eta (Ψ_u azpialdeko Ψ_u > hostoetako Ψ_u), ura hostoetarantz 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**

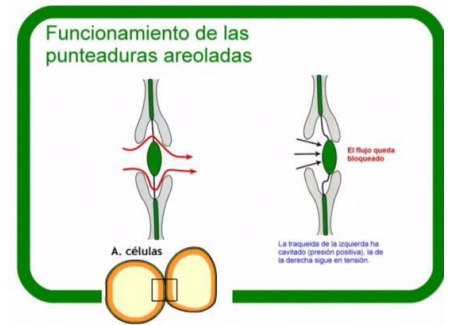


6. Irudia: **a)** Trakeida baten poroaren anatomia berezia: Erdialdean pareta sekundariorik ez eta lodigunea ("Torus"). Enbolia egoeran, lodigunea desplazatu eta aire-dun zelula isolatu egiten da. **b)** Kabitazio egoera trakeida batean: burbuila dagoen gunearen isolamendua eta uraren garraioa laterala.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

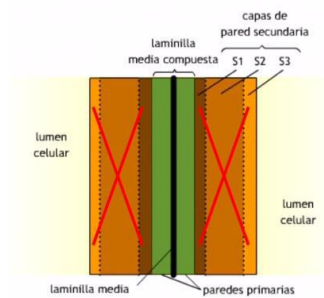
OZTOPATZEN du, uraren garraioa etenez. Gainera, elementu xilematikoak poroen bitartez elkar konektaturik daudenez, **gas xilema osoan zehar HEDATZEKO arriskua dago.**

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 bihur daitezke berriro.

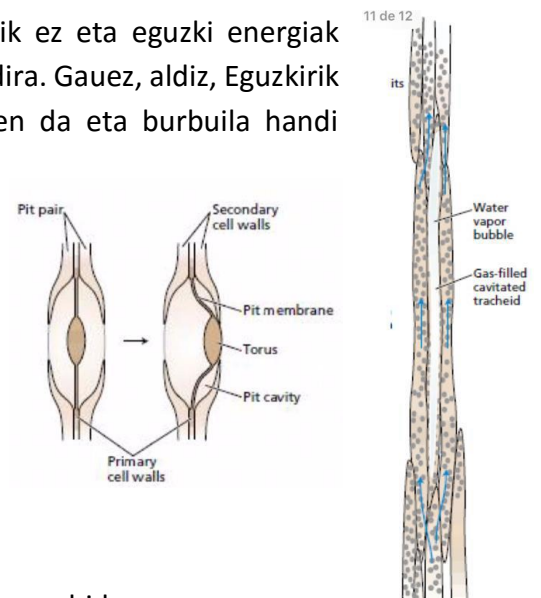
Temperaturak ere mugatzen du tentsio horren indarra. Hostoetan tenperatura altuak ez dira komunagarriak, zergatik? Tenperatura altu hori arintzen saihatuko da landarea ur-likido gasa bihurtuz. Baina honek energia gastu bat dakar.

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.

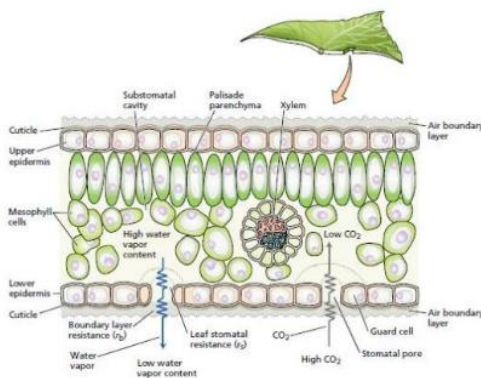


3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

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 paretan 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.

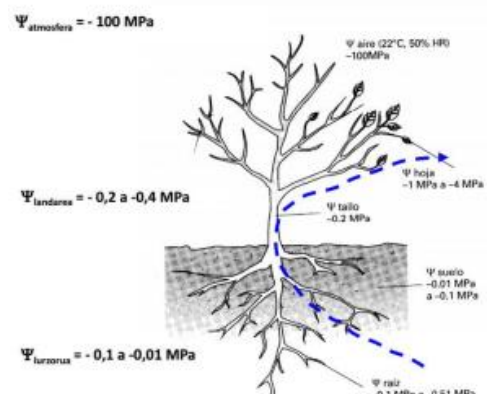
TRANSPIRAZIOAN PARTE HARTZEN DUTEN INDARRAK.

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 kantitatea hezetasun erlatiboaren (eta beraz, tenperaturaren) menpekoa da.

Hezetasun erlatiboaren kontzeptua definitzen zaila da. Aire masa batek ur-lurrun kantitate jakin bat gorde dezake, ur lurrun kantitate 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.

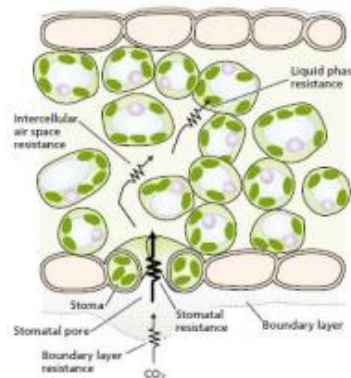
Uraren mugimendua, ur potentzial balio negatiboetatik, balio are negatiboagoetara ematen da, eta lurzoruan baino balio negatiboagoak aurkitzen ditugu atmosferako altueran gora egin ahala. Landareetan zehar, atal edo organo ezberdinen arabera, ur potentzialaren balioa aldatu egiten da. Sustraitik hostorako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



atmosferakoa 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 gaingitu beharko du, azkenik atmosferara heltzeko.

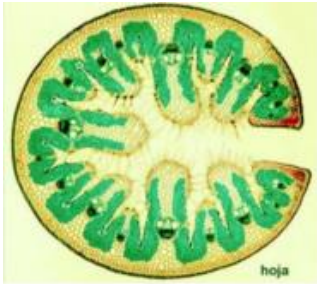


Zer mugatzen du muga geruzaren lodiera?

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.



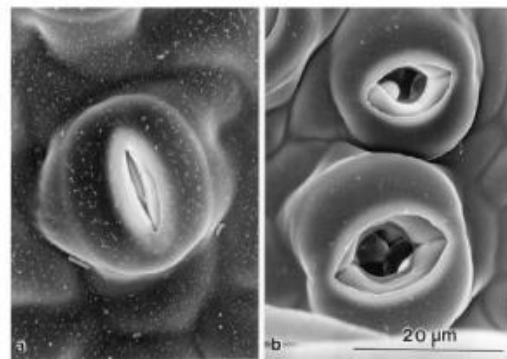
Gradiente txikitu eta ur galera murrizteko, landare batzuek beste estrategia batzuk garatu dituzte. Estrategietako bat, hostoak tolestea da eta tolesduraren ondorioz barrunbeak eratzen dira. Barrunbe hauetan dagoen airea egonkorra eta estatikoa da, eta kanpo ingurunearen eta landarearen ur potentzialaren arteko gradiente 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 estomatikoen bidezkoa da. Estomak orokorrean hostoen alde abaxialean (beheko aurpegian, eguzkiaren argitik babestuak) kokatzen dira eta espeziearen arabera estomek hartzen duten hosto azalera aldakorra da.

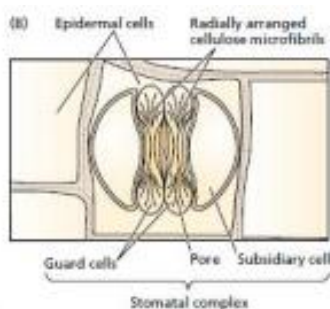


Ur galera ekidin ahal izateko, landareak berak erregulatu dezake estomen irekiera eta itxiera estrategikoa. Gauez, landareek ez dute fotosintesarik egiten, eta beraz, ez da CO₂rik behar hosto barruan; horregatik, estomak itxi egiten dira eta modu honetara saihesten dira beharrezkoak ez diren ur-galerak. 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.

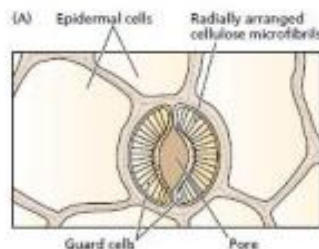
Bi estoma mota dago, landareen arabera: gramineoetan eta zenbait monokotiledoneoetan agertzen direnak eta gainerako monokotiledoneo, dikotiledoneo, gimnospermo, iratze eta goroldiotan guztietan agertzen direnak.

Batez ere, morfologian ezberdintzen dira. Bi estoma motetan, zelulosa mikrozuntzeken 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.

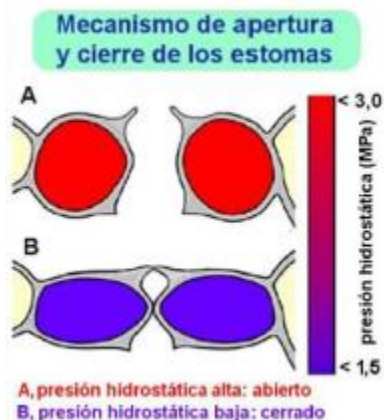
Dikotiledoneoetan agertzen diren guarda zelulek ordea, giltzurrun forma dute eta bi zelulen erdialdean poroa agertzen da. Horrelako guarda zelulek batzuetan zelula laguntzaileak izaten dituzte, baina bestela zelula epidermiko arruntez daude inguratuak. Guarda zelula hauetan ere, zelulosazko mikrozuntzekak 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

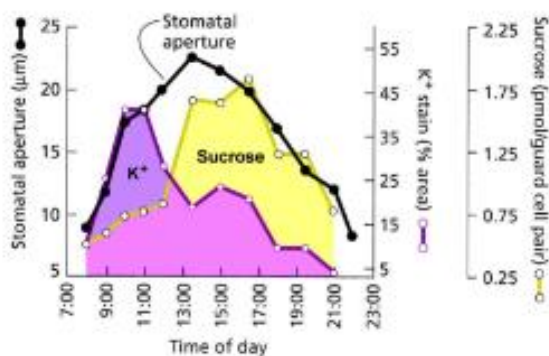
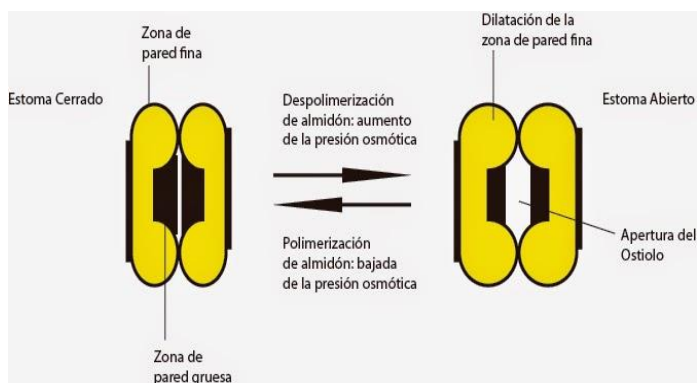
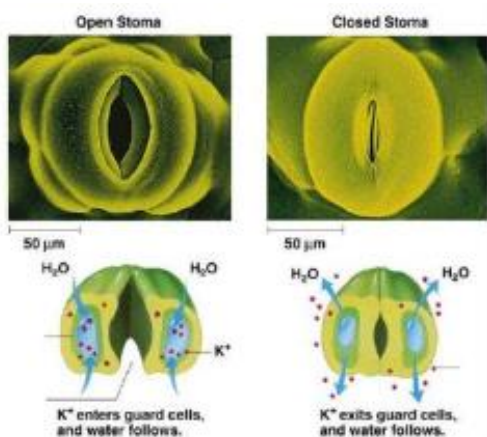


kanal beretik kloro ioiak barneratzen dira. Kargak orekatzeko asmotan, potasio ioiak ere zelula barnera sartzen dira. Ioien sarrera honen ondorioz, potentzial osmotikoa negatiboago bilakatzen da.

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 gradientea txikiagoa denez (eta beraz, ura galtzeko zailtasun gehiago egongo denez) estomak zabalik mantentzeko 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 gradientea 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 bakuolara 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.

5. Gaia: Nutrizio minerala. Mineral esentzialak. Urritasuna eta toxikotasuna

Sarrera

Zein mineral agertzen dira landareetan?

Nitrogenoa, Magnesioa, Fosforoa, Kaltzioa, Sufrea, Burdina, Potasioa, Kloroa,... ikusten ugunez, mineral asko.

Lurzorutik hartzen diren mineralak ongarrien bidez gehitu daitezke agortzen badira. Landareen ekoizpen edo hazkuntza hobetzeko gaur egun ongarri kimiko eta organikoak erabiltzen dira. Ongarri gehienek Nitrogenoa, Fosforoa eta Potasioa dute. Ongarri hauek meategietatik (Potasioa adibidez, forma askotan ager daitekeelako, edo Fosforoa) sor daitezke. Gehien bat ongarri kimikoak erabiltzen dira zeinek merkatu handia sortu duten eta diru asko mugitzen duten.

Leguminosoek bakarrik erabili dezakete lurzoruko nitrogeno molekularra eta hau finkatu, gainerako landareek nitrogenoaren barnerapena soilik nitrato edo amonio eran barneratu dezakete, eta bi konposatu horiek materia organikoaren deskonposiziotik sortzen dira. Batzuetan ez denez nahikoa sortzen den konposatuen kantitatea, ongarri askok Habber-Bosh erreakzioaren bitartez lurzoruko nitrogeno molekularra amonio bihurtzen du, eskuragarritasuna eta kantitatea handitu ahal izateko.

Ongarriak garestiak dira eta agortu daitezke. Adibidez, potasioa eta fosfatoa, agortzen diren meategietatik datoz. Gainera, ongarri kimikoek askotan arazoak dakarte. Horrez gain, gehiegizko ongarrien erabilerak bat-bateko nitrato kontzentrazioa dakar landarearen barnean, eta landareak kanporatu egiten ditu, nitratoak lixibiatu egiten dira eta ibaietara doaz, bertako eutrofizazioa sortuz, beste hainbat prozesuren artean. Hau ekiditeko, beharrezkoa da jakitea zenbat nitrato behar duen landareak, soilik hori gehitzeko eta ez gehiago; beharrezkoa da jakitea zein den landarearen nitrato-asetze puntua, hori baino gutxiago gehitzeko.

Honen aurka zer egin daiteke?

- Jakin beharko dugu landareak zenbat N behar duen ongarriari hori baino gehiago ez gehitzeko.

- Alternatiba egokia ongarri organikoak erabiltzea, baina honen arazoa da landareak konposatu organiko hauek inorganiko moduan xurgatzen dituela, ezin ditu modu organikoan xurgatu. Horretarako, lurzoruak bakterio eta onddo saprofitoak behar ditu, materia (konposatu) organikoak degradatu eta landareak inorganiko gisa xurgatu ahal izateko.

1. Landareen konposizio minerala

Landareen %80-%90 tartean H eta O-ak osatzen dute (H_2O) eta gainontzeko %10-a materia da, pisu lehorra.

Pisu lehor hau mantenugai minerelek (%7-10) eta horretatik C, H, O -ak (%90-93) osatzen dute. Mantenugai mineralak lurzorutik hartzen diren mineralak dira eta bi taldetan banatzen dira esentzialak eta ez esentzialak.

- Esentzialen artean P, N, S, Mg, Ca, Mo, Cl, Na, Fe, K, Mn, Zn, Si, Cu, B, Ni daude (16) eta landarearen hazkuntza egokia emateko beharrezkoak dira. Portzentai ezberdinetan agertuko dira landarean, baina guztiak guztiz beharrezkoak. Materia lehorren gainerako %7-10aren barruan sartzen dira mineral esentzial hauek. Oso portzentai txikian egon arren, behar-beharrezkoak dira, eta ez da bizi ziklorik, hazkuntzarik ezta ugalketarik emango landarean mineral esentzial hauek falta direnean.
- Ez esentzialak Ag, Cd, Co, Al... dira eta landarean 60 elementu ezberdin aurkitu dira. C, H, eta O aldiz, landarean agertu (%90-93) eta beharrezkoak izan arren, ez dira mantenugai mineralen taldean sailkatzen.

Landareak C-a fotosintesitik lortzen du eta H eta O lurzorutik. Mineral esentzialak baita lurzorutik lortzen dira. Gai honetan mineral horietaz harituko gara. Mineral hauek nahiz eta proportzioan oso gutxi izan, landareen hazkuntzarako ezinbestekoak dira.

The image shows a periodic table of elements. It is color-coded by groups: Alkalinos (yellow), Alcalinotérreos (orange), Metales de transición (pink), and Lantánidos (light blue). It also includes a legend for physical states: Solid (white), Liquid (green), Gas (blue), and Synthetic (black). The table includes element symbols, atomic numbers, and names. A note at the bottom left states: 'Note: The subgroup numbers 1-10 were adopted in 1984 by the International Union of Pure and Applied Chemistry. The names of elements 112, 114 and 116 are the Latin equivalents of those numbers.' A note at the bottom center states: 'Atomic masses in parentheses are those of the most stable or common isotope.'

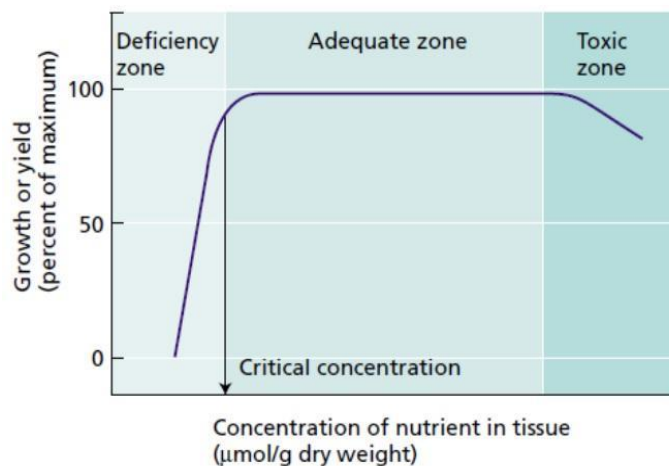
2. Mineral esentzialak eta hazkuntza kurba

Irizpide ezberdinen arabera esan dezakegu mineral bat esentziala dela:

- 1) Minerala ez bada agertzen landareak ezingo du bere bizi-ziklo osoa bete, hazia ez da garatuko. Ezin izango da bizi.
- 2) Mineral hori zuzenean dago inplikaturik landarearen metabolismoan. Metabolismo primarioaren funtzio zuzen batean inplikaturik dago, alegia.
- 3) Elementu esentzial baten funtzioa ezin du beste elementu esentzial batek bete, batak ezingo du bestea ordezkatu.

Hiru baldintza hauek betez gero, mineral esentzial bat izango dugu.

Mineral esentzialek honako kurba hau erakusten dute.



- **Defizientzia zona:** Mineral esentzial denek fase hau igaroko dute eta zona honetan mineralak esentzialtasuna erakutsiko du. Mineral honen kontzentrazioa geroz eta txikiagoa bada, orduan eta landarearen hazkuntza txikiagoa izango da eta **kontzentrazioa igotzean hazkuntza handituz** joango da.
- **Hazkuntza optimoko fasea (adequate zone):** kontzentrazio kritikora heltzean, nahiz eta mineralaren kontzentrazioa handitu hazkuntza ez da emendatuko, produktibitatea konstante mantenduko da.

Ongarria botatzean zenbat eta gehiago bota orduan eta produktibitate gehiago edukiko dugu, baina puntu jakin batera arte. Puntu edo muga horretan ez da gehiago haziko, elementu hauek lurzoruan galduz eta hauek aprobetxatu ezinez. Hori dela eta, gehiegizko ongarriak erabiltzea ekonomikoki garestia izango da eta ingurumenaren ikuspuntutik beharrezkoa ez izateaz gain, kaltegarria bilakatu daiteke.

Toxikotasun fasea: mineral batzuen kasuan agertuko da toxizitate puntu bat, non gehiegi gehituz gero, landarearentzat egoera kaltegarria sortuko den. Mineral batzuk badute eta beste batzuek ez. Horregatik, bi talde bereiz daitezke, mineral esentzial ez toxiko eta mineral esentzial toxikoak, hurrenez hurren.

Kurba hau, jasangarritasuna eta toxikotasunarena, berdinak dira mineral guztientzat baina mugak ezberdinak dira, eta kurbaren luzera ezberdinak dira.

Mineral ez esentziales, ostera, beste kurba mota bat jarraitzen dute, landarearen hazkuntza ez baita haien kontzentrazioen arabera. Ez esentzialen artean ere kontzentrazio batetik aurrera toxikoak direnak eta ez toxikoak bereiz ditzakegu. Mineral ez esentzial toxiko ezaguna Kadmioa da (Cd) eta horregatik, metal astun gisa sailkatzen da.

3. Mineral esentzialen sailkapena

Hiru irizpide nagusi erabiltzen dira elikagai mineral hauek sailkatzeko: kontzentrazioa, funtzio biokimikoa eta elementuen mugikortasuna.

➤ **Kontzentrazioaren arabera**ko sailkapena:

- **Makromantenugaiak:** kontzentrazio handitan agertzen dira ehunetan: **N, P, Ca, Mg, S, Si** eta **K**
- **Mikromantenugaiak:** kontzentrazio baxutan behar dira eta kontzentrazio txikitik agertzen dira ehunetan. Beste mineral guztiak C, O eta H kenduta: **Cl, Fe, Zn, Cu, Na, Ni, Mo, B**. (Adb: Boro honen %95-an pareta zelularrean agertzen da eta pektinen arteko loturak ahalbidetzen ditu).

➤ **Funtzio biokimikoa**ren arabera: lau talde bereizten dira

- **Konposatu organikon osagai izatea:** N eta S. Hauek eraldatu daitezke.
- **Entzimen egitura eta funtzioan parte hartu eta gradiente osmotikoaren erregulazioa** (kofaktoreak): **Cl, Na, K, Ca, Mn** eta **Mg** (errubisko entzimaren erregulatzailea). Mineral hauek, ez dira eraldatzen lurzorutik zurgatu eta gero, forma ionikoan mantentzen dira. Elikagai hauek entzimen egitura eta funtzioa erregulatzen dute, eta potentzial osmotikoa ere erregulatzen dute.
- **Elektroi garraio kateetan partehartzaileak**, oxidazio-erredukzio erreakzioak: **Fe, Cu, Zn, Mo, Ni**. Elektroi garraioa baimentzen dute bai kloroplasto zein mitokondrioetan.

- **Energia metaketa eta egiturei egonkortasuna eman:** P (energia metaketa) eta B eta Si (egitura funtzioa).

5.2 TAULA Landareen mantentugai mineralen funtzio biokimikoaren arabera sailkapena	
Nutrizio minerala	Funtzioak
1. taldea	Karbonodun konposatu osagai diren mantentugaiak
N	Aminoazidoen, amiden, proteinen, azido nukleikoaren, nukleotidoen, koentzimen, hexosaminen eta abarren osagaia.
S	Zisteinaren, zistinaren, metioninaren osagaia. Azido lipoikoa, A koentzima, tiamina pirofosfatoa, glutatona, biotina, 5'-adenililulfatoa eta 3'-fosfoadenosinaren osagaia.
2. taldea	Energia metatzen edo egituraren osotasunari eusten garrantzitsuak diren mantentugaiak
P	Azukre fosfatoen, azido nukleikoaren, nukleotidoen, koentzimen, fosfolipidoen, azido fitikoaren eta abarren osagaia. Gakoa da ATP-erreakzioetan.
Si	Silizio amorfo gisa metatua pareta zelularretan. Pareta zelularren ezaugarri mekanikoetan (besteak beste, zurruntasunean eta malgutasunean) eragiten du.
B	Konplexuak osatzen ditu manitolarekin, mananoarekin, azido polimanuronikoarekin eta pareta zelularren bestelako osagaiekin. Zelulen luzaketan eta azido nukleikoaren metabolismoan parte hartzen du.
3. taldea	Forma ionikoan jarraitzen duten mantentugaiak
K	40 entzima baino gehiagoren kofaktorea da. Zelulen hanpadura lortzeko eta zelulen elektroneutraltasunari eusteko katioi nagusia
Ca	Pareta zelularren tarteko lamelaren osagaia. ATParen eta fosfolipidoen hidrolisian parte hartzen duten entzima batzuek beharrezkoa dute kofaktore gisa. Mezulari sekundario gisa jotatzen du metabolismoaren erregulazioan.
Mg	Beharrezkoa dute fosfatoaren transferentzian parte hartzen duten entzima askok. Klorofila molekularren osagaia da.
Cl	Beharrezkoa da O ₂ -aren parte hartzen duten fotosintesi-erreakzioetarako.
Mn	Beharrezkoa da deshidrogenasa, deskarboxilasa, kinasa, oxidas eta peroxidasa batzuen jarduerarako. Katioiek aktibatutako beste entzimen eta O ₂ -aren askapen fotosintetikoan parte hartzen du.
Na	C ₄ eta CAM landareen fosfoenolpirubatoa leheneratzen parte hartzen du. Potasioaren ordezkaria da, funtzio batzuetan.
4. taldea	Erredox erreakzioetan parte hartzen duten mantentugaiak
Fe	Fotosintesian, N ₂ -aren finkapenean eta arnasketan parte hartzen duten zitokromoaren eta hemorik gabeko burdin proteinen osagaia.
Zn	Alkohol deshidrogenasaren, glutamato deshidrogenasaren, anhidrasa karbonikoaren eta abarren osagaia.
Cu	Azido askorbiko oxidasaren, tirosinasaren, monoamino oxidasaren, urikasaren, zitokromo oxidasaren, fenolasaren, lakasaren eta plastoquinonaren osagaia da.
Ni	Ureasaren osagaia da. Bakterio N ₂ -finkatzaileretan, hidrogenasaren osagaia da.
Mo	Nitrogenasaren, nitrato erreduktasaren eta xantina deshidrogenasaren osagaia da.

- **Mugikortasunaren arabera:** Landarea haztean sustraietatik mineralak jaso eta xilemaren bitartez hostoetara eramango ditu eta mineral honi esker hostoa garatu egingo da, hosto berriak zahar bilakatuz. Behin hostora lehenengo aldiz heldu direla, ikus daiteke elementu horrek mugikortasuna duen ala ez.

- **Elementua mugikorra** izanez gero, hosto zaharretako mineralak birziklatu ahalko dira, hosto gazteetara garraiatuz eta berrerabiliz: **N, P, Mg, Na, Cl, Zn, Mo, K, Si**
- **Elementua ez mugikorra** baldin bada, hosto zahar horietan metatuko da eta gainontzeko hosto berriek sustraietatik jaso beharko dute elementu hau: **Ca, S, Fe, B, Cu**. Hauek ez dira gai hostoetatik xilemara berriz joateko.

Beste elementu batzuk ezingo dira talde hauetan sailkatu, erdiko mugikortasuna aurkeztuko baitute.

Mugikortasun honek garrantzi handia du elementu baten esentzia ikertzeko orduan. Landarearen defizientziari buruz informazioa ematen baitigu.

Elementu ez mugikor baten esentzia badago lurzoruan, hosto zaharrek jasoko dute, baina elementu hau ez da goragoko hosto gazteetara helduko, ez da translokaturiko. Ondorioz, eskasia honen sintomak hosto berrietan agertuko dira. Elementu mugikor baten esentzia badago aldiz, hosto zaharretatik hosto gazteetara eramango da lurzortik eskuratutako gutxi hori eta horregatik, hosto zaharrek erakutsiko dute sintoma.

Adibidez, nitrogenoaren defizientzia baldin badago, hosto zaharretan nabarrituko da lehendabizi, bertara heltzen delako lehenik eta han agertuko direlako sintomak. Bestalde, burdinaren defizientzia baldin badago, hosto berrietan agertuko dira sintomak, ezin direlako hosto zaharretatik berrietara mugitu eta lurzoruan ez dagoelako horrenbeste.

4. Mineral eskuragarritasuna baldintzatzen duten faktoreak

Faktore hauek ulertzeko, lehendabizi elementu bakoitza zein formatan xurgatzen den jakin behar da. Forma jakina lurzoruko pH-aren adierazle izan daiteke eta batzuetan elementua lurzoruan egon arren, ez da forma eskuragarria izango eta landareak ezingo du xurgatu:

- Nitrogenoa: garraiatzaile espezifiko batzuetatik xurgatuko da nitratoa NO_3^- (oxidatua) edo amonio NH_4^+ (erreduzitu) eran. Azkenengo hau energetikoki hobe izango da 8 elektroia daudelako dagoeneko.
- Sufrea: sulfato bezala $\text{H}_2\text{SO}_4^{2-}$
- Cl^- , Ca^{+2} , Na^+ eta K^+ : ioi bezala
- Fosforoa (P): HPO_4^{--} , H_2PO_4^-
- Molibdenoa: molibdato bezala

Faktoreak:

1) **pHa:**

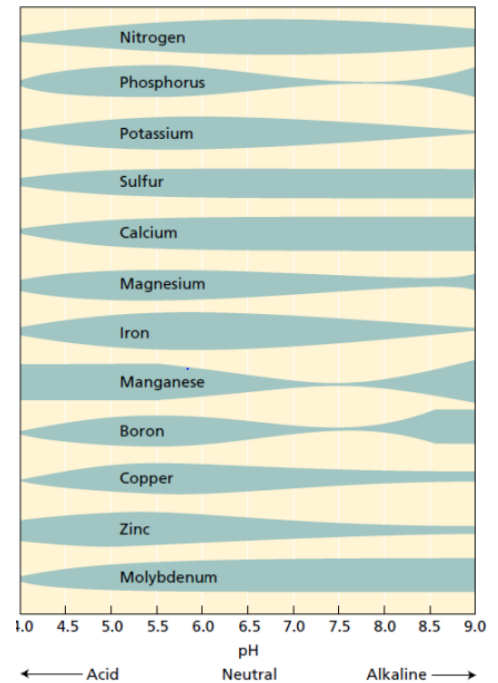
Forma ioniko eta landareak dituen proteina garraiatzailearen arabera, metalen eskuragarritasuna mugatua dago. Forma ioniko hauek ezberdinak izango dira pHaren arabera.

Beheko irudian x ardatzean pHa dago adierazita eta gainean aldiz, pH aren arabera mineral bakoitzaren eskuragarritasuna. Bandako gunerik lodienean izango du eskuragarritasun handiena. Normalean eskuragarritasun maximoa pH=5-6 tartean lortzen da.

Burdinak adibidez pH oso basiko zein oso azidoetan kelatoak eratu ditzake, kelato egitur hauetan daudenean mineralak ez daude landarearentzako eskuragarri. Horrez gain, pH aldaketan ondorioz, zenbait konposatu toxiko eskuragarri egin daitezke. Esaterako, pHa murrizten bada aluminioaren eskuragarritasuna emendatzen da, honek sustraian xurgapena oztopatzen duelarik.

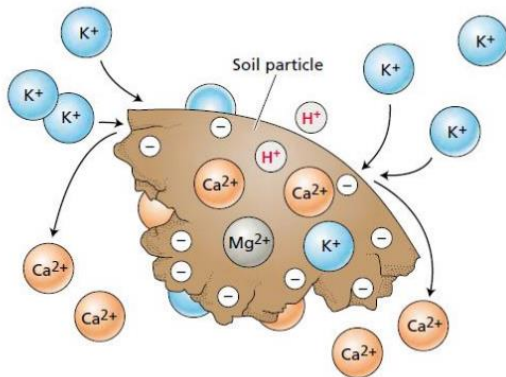
2) **Arroka amaren konposizioa eta meteorizazio abiadura**

Meteorizazioa mineralen edo arroken deskonposizioari deritzo. Meteorizazio abiadura ezberdinek mineralen eskuragarritasun ezberdina ezarriko dute, logikoa denez. Hau da, ez da eskuragarritasun bera mantenduko lurzoruan granitozko harri batekoa bada edo kareharri batekoa. Izan ere, azkenengo honek meteorizazio abiadura oso azkarra du eta ondorioz, bere mineralen eskuragarritasuna handia izango da.



3) **Errizosfera**

Errizosfera sustraian inguruan agertzen den mikroorganismo guztien multzoari deritzo. Zenbat eta mikroorganismo gehiago egon, orduan eta materia organikoaren deskonposizio ugariagoa izango da; eta, beraz, landareentzako mineral gehiago eskuragarri.



Irudia. Lurzor-partikula bateko gainazalako katioi-trukearen printzipioa. Gainazalean karga negatiboa duelako absorbatzen ditu katioiak lurzor-partikula batek. Lurzorura katioi bat gehitzeak —adibidez, potasioa (K^+)— beste katioi batzuk—esaterako, kaltzioa (Ca^{2+})—alboratu ditzake lurzor-partikularen gainazaletik, eta sustraiek xurgatzeko moduan utzi.

4) **Ioien truke ahalmena edo absorzioa**

Lurzoru batek ioiak absorbatzeko eta trukatzeko duen gaitasunari katioiak trukatzeko gaitasun deritzo edo ioien truke ahalmena. Lurzoru mota ezberdinek, katioi truke gaitasun ezberdinak izango dituzte.

Adibidez: buztin lurzoruan katioiak absorbitu edo metatzen dira. Buztina negatiboki kargatuta dago eta ondorioz, ioi positiboak absorbitzeko gaitasuna du (K^+ , Ca^{2+} , Na^+ ...), horrek eragiten du mineral hauek eskuragarri ez egotea landarearentzat. Hala ere, azkeneko hau ez da guztiz egia, izan ere biltegi hauei esker, absorbatutako mantengai mineralak beste katioi batzuekin ordezkatu daitezke, lehen aipatu dugun **katioi-truke** izeneko prozesu horretan; esaterako, kaltzio molekula bat askatu daiteke eta honen tokian bi

potasio molekula lotu, edota alderantziz. Gainera, pH azidoetan protoiak ere lotu daitezke, horrela katioiak askatuz eta landarearentzako erabilgarri izanik. Fenomeno hau garrantzitsua da euri asko egiten duen guneeetan, izan ere lixibiazioa gertatzen da, hau da, ioiak uretan disolbaturik galtzen dira; baina, kargatutako lurzoru bat badago, zenbait ioi lotuko zaizkio eta ez dira lixibiazioz galduko. Horregatik esaten da biltegi funtzioa duela buztinak.

Negatiboki kargatutako lurzoruak ere aurki ditzakegu, esaterako, **kalonita**. Kasu honetan kloroa bezalako ioi negatiboki kargatuak lotuko zaizkio.

5) Sustraien garapen maila

Sustraiak zenbat eta garatuago izan, orduan eta azalera handiagotik izango du zabaltzeko, mineral gehiagorekin topatzeko eta hauek eskuratzeko.

5. Mineral esentzialen defizientzia. Sintomak

Defizientzia sintomak deskriba daitezke hosto eta zurtoin mailan (ageriko aldean) edo landare osoan.

- Hostoetan: Hiru sintoma nagusi daude:
 - **Klorosia**: hostoek berde kolorea galdu eta hori kolorea hartzen dute. Arrazoia klorofilen galera dela uste da.
 - **Nekrosia**: orbain beltzak, erredurak balira bezala.
 - **Deformazioa**: zapalak izateari utzi, tolestu, kiribildu...



Klorosia



Nekrosia



Deformazioa

- Landare osoan: Ematen den sintoma landarearen hazkuntza murriztea da. Murrizketa hau ez da homogeneoa izaten.

- **Tamaina**: tamainaren murrizketa ez homogeneoa, ratio erlatiboan aldaketak ematen dira. Ratio honen arabera bi posibilitate egon daitezke:

$$\text{ratioa} = \frac{\text{ageriko partea}}{\text{sustraiia}}$$

- **Sustraien murrizketa, ageriko partea normal**: K, Mg, Fe, Mn defizientzia ematen denean gertatzen da. Mineralen eskasia karbohidratoen xilemarako garraioa inhibitzen dute eta ondorioz sustraietara ez da karbohidratorik heltzen.
- **Ageriko partearen murrizketa, sustraien parte normala**: P, N, S, Zn defizientzia ematen denean. Sustraietara karbohidrato asko ailegatzen dira hauek hazteko eta mineral gehiago eskura dezaketen.

Normalean sintomak konbinatuta agertzen dira eta zaila izaten da jakitea zein den mineral defizientea, bat baino gehiago izaten direlako.

Espezie batetik bestera sintoma maila aldakorra izango da.

Mineral defizientea zein den jakiteko **analisi kimikoa** egiten da, hau da, zuzenean neurtzen da gune batean, adibidez hostoan, dauden mineralen kontzentrazioa. Kontzentrazio hauek landareak egoera normal batean egonik dituenekin konparatuz jakin daiteke zein den eskasian dagoen minerala.

Mineralen eskasia eta bakoitzaren sintomak:

1) **Nitrogenoa (N)**:

- funtzioa: osagaien egitura, proteina eta azido nukleikoetan batez ere. Baita ere nitrogeno organiko bezala, aminoazidoetan, eta inorganiko bezala, amoniako eta amonio.
- %50 baino gehiago pisu molekular handiko molekuletan
- solugarria den nitrogenoa organiko moduan (aa, amidak, aminak)
- Sintomak:
 - Klorosia, hosto klorotikoak ikusten dira hosto osotik homogeneoki, orbanik gabe. Hosto zaharretan aurkituko dugu, nitrogenoa elementu mugikorra baita.

2) **Azufrea (S)**:

- Egitura funtzioa, zenbait aminoazido, koentzima eta sulfolipidoetan aurkitzen da eta fitokelatinaren osagaia da.
- Fitokelatina sustraietan aurkitzen den kelato bat da, metal astunak baitzen ditu. Modu honetan landarea metal astun ugariko lurzoruan bizitzeko gai izango da.

- Sintomak (goiz detektatzen badira desberdindu daitezke):
 - Nitrogenoaren antzekoak (klorosia), baina kasu honetan hosto gazteetan, elementu ez mugikorra baita.
 - Nitrogeno eta sufreaken arteko defizientzia ezberdintzeko analisi kimikoa beharrezkoa izango da. Ez baditugu goiz detektatzen ezin dira bereiztu.

3) Fosforoa (P):

- Fosfato moduan
- ATP moduan (energia handiko loturak eratuz)
- Egitura funtzioa → fosfolipidoen osagaia denean
- Metabolismo energetikoan funtzio gakoa: fotosintesia eta arnasketa.
- Sintomak:
 - Hasieran hostoek berde kolore iluna, eta amaieran kolore gorrixka hartzen dute (ez beltza, ez nekrosia) eta azkenean, hostoak sikatu egiten dira. Oso ezberdinak Nren sintomekin konparatzen baditugu.

4) Boroa (B):

- Funtzio ugari, horien artean: pareta zelularren osagai izatea (oso garrantzitsua, hemen sekulako hazkuntza), zelularen zatiketa eta luzapenean parte hartzen eta hozidurarekin, zein hormonon erregulazioarekin lotuta dago.
- Ikusi da boroaren gehikuntzak onura asko ekartzen dizkiola landareari, eta beste mineralen eskasiei aurre egiteko ahalmena ematen dio.
- Sintomak:
 - Zurtoin labur eta nahiko zurrinak eta hauskorrak.
 - Puntu nekrotiko bereizgarriak hosto gazteetan eta zaharretan.

5) Silizioa (Si):

- Printzipioz ez da mineral esentziala, landareetan hazkuntza eman daitekeelako siliziorik gabe. Berez, bizi-ziklo osoa ematen da, neurri txikiago batean den arren. Hau da, nahiz eta esentziala ez izan, silizioak hazkuntza asko faboratuko du.
- Salbuespena: Ekizeto familiakoentzat (azeri buztanak) esentziala da.
- Batez ere, paretan agertzen da. Polifenolekin lotzean kristalak eratuko dira eta zurruntasuna emango dio, ligninaren funtzioa betez. Gainera, erretikulu endoplasmaticoan eta zelulen zirrikituetan metatu egiten da.
- Metal astunen kasuan, silizioa gehituta hauetako zenbaiten toxikotasuna murriztu daiteke.
- Egitura funtzioa: Ligninaren ordeztu bezala agertu daiteke, zurruntasuna emanaz. Zelulen arteko zirrikituetan metatu.
- Sintomak:
 - Ez dago urritasun sintomarik, siliziorik gabe landareak bizi ziklo osoa bete baitezake.
 - Oso zaila honen falta izatea. Lurzoruan silizio asko dago eta.

6) Potasioa (K):

- Osmoerregulatzaile funtzioa dute (estomen erregulazioan parte hartu) eta landareen mugimenduan parte hartu, turgentzia erlazonaturiko mugimenduak. Landareak bi mugimendu egin ditzake: tropismoaren bidezkoa eta nastiaren bidezkoa. Tropismoetan bi punturen arteko hazkuntza diferentziala ematen da, mugimendua ahalbidetuz, nasteitan ez da hazkuntza diferentzialik ematen, soilik bapateko ur mugimendu bortitzak, mugimendua ahalbidetzen dutenak).
- Zenbait entzimen aktibatzailea
- Sintomak: hosto gazteetan emango dira biak, potasioa elementu mugikorra delako.
 - Hasieran klorosia puntu askotan
 - Klorosia eta gero, Hosto zaharren ertzak eta puntak sikatzeko dira.

7) Kaltzioa (Ca):

- Pareta zelularrean eta mintz plasmatisikoaren osagaia
- Oso garrantzitsua, pareta zelular berriak egiteko erabiltzen da, bereziki zelula zatitu berriak banatzen dituen tarteko lamela sintetizatzeko.
- Mitosi-ardatzean.
- Bigarren mezulari oso garrantzitsua da, hainbat seinale transdukziotan parte hartzen du. Zitoeskeletoko kaltzio kontzentrazioa erregulatzea ezinbestekoa da. Oso garrantzitsua da kaltzio kontzentrazioa zitosolean tarte oso estuki baten bitartean egotea.
- Sintomak: aldaketa nabariak espeziaren arabera. Hosto gazteetan agertzen dira:
 - Klorosi orokor bat eman daiteke nekrosi baino lehen
 - Puntu nekrotikoak, konkretuki, meristemoko eskualde gazteen muturren nekrosia.
 - Deformazioak hosto gazteetan

8) Magnesioa (Mg):

- Klorofilaren osagaia
- Magnesio ioiek zeregin zehatza dute arnasketarako, fotosintetiko eta DNA eta RNAREN sintesiko entzimen aktibazioan
- Errubisko, fosfoenol pirubato karboxilasa (PEPc) eta glutamato sintasa entzimen aktibatzailea
- Energiari lotuta: ATP konplexuaren osagai eta ADP-tik ATP lortu
- Sintomak:
 - Hosto-nerbioen arteko klorosia → hosto zaharretan lehenik
 - Urritasunak denbora asko irauten badu, hostoen horitzea edo zuritzea
 - Hostoen absizio-goiztiarra ere eman daiteke

9) Kloroa (Cl):

- Estomen erregulazioan parte hartu
- Uraren fotolisiaren eragilea
- Lurzoruan oso zaila da kloro defizientzia topatzea, oso ugaria baita
- Sintomak: kloro gehiegi dago defizientzia egoteko, hau da, oso arraroa da Cl urritasua izatea.
 - Hosto muturren zimeltzea
 - Klorosi eta nekrosi orokorra

10) Manganesoa (Mn):

- Elektroi garraio katearen osagaia fotosintesian , 2. Fotosisteman
- Krebs zikloko zenbait entzimen aktibatzailea
- Sintomak (hosto gazte zein zaharretan):
 - Deformazioa: hosto zapalak ez
 - Nerbioen arteko klorosia, nekrosi-orban txikien garapenarekin lotuta

11) Burdina (Fe):

- Erredox erreakzioetan parte hartzen duten entzimen gune katalitikoaren osagaia: zitokromoa, katalasa eta peroxidasa
- Sulfoferroproteinen osagaia: Fd
- Sintomak:
 - Nerbioen arteko klorosia→ hosto gazteetan, elementu ez mugikorra baita

12) Zinka (Zn):

- Auxinen sintesian parte hartzen du, triptofanoaren sintesian beharrezkoa (auxinen aitzindari dena)
- klorofilaren egonkortzailea da
- Adierazpen genetikoaren erregulatzailea da, parte hartzen duelako RNA polimerasaren aktibitatean, RNA mezularia sortzeko prozesuan.
- Zenbait entzimen aktibatzailea ere bada
- Sintomak:
 - Orbain marroxxak, gero nekrotikoak bihurtuko direnak
 - Auxinekin erlazionatuta dagonenez
 - Hazkuntza arazoak
 - Adabegiak laburtu eta hauen hostoak erroseta eran
- Lehortzea
- Fruitu arboletan ohikoak

13) Kuprea. (Cu):

- Fotosintesi eta arnasketarekin erlazionatuta, oxidazio-erredukziko prozesuetan parte hartzen duten entzima eta proteinetan

- Fotosintesiko plastoianina
- Arnasketa mitokondrialeko zitokromo c oxidasa
- Sintomak:
- Orbain nekrotikoak
- Hostoen malformazioak eta hosto kurbatuak

14) Nikela (Ni):

- Entzima bakarrean behar da, UREASAn, ureidoen metabolismoan eta uraren hidrolisian parte hartzen duen entziman, hain zuzen.
- Defizientzia oso arraroa da, lurrean normalean beti egoten delako eta gainera, landareak oso kantitate txikian behar duelako.
- Sintomak: oso zaila eskasiak ematea oso kontzentrazio txikiak behar direlako.

15) Molibdenoa (Mo):

- Nitrato erreduktasa eta nitrogenasa entzimen kofaktorea
- Urritasuna ematea zaila, baina gertatzekotan nitrogeno eskasiarenak bezalakoak, Nitrogenoa ezingo delako finkatu.
- Sintomak: oso zaila eskasiak ematea oso kontzentrazio txikiak behar direlako.

6. Defizientzia sahiesteko mekanismoak

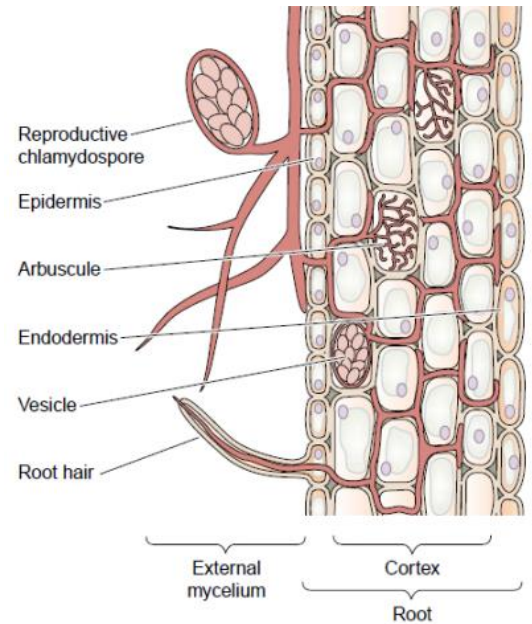
Landareak mugitu ezin direnez, lurzoruan mineralen urritasuna ematean, mekanismo batzuk garatu dituzte honi aurre egiteko:

- 1) **NODULUAK**: landare leguminosoek lurzoruko bakterioekin osatutako sinbiosia, zeinaren bidez atmosferako nitrogenoa finkatzea lortzen duten.
- 2) **MIKORRIZAK**: landare eta onddoen arteko sinbiosia. Sinbiosia izateak adierazten du parte hartzen duten bi organismoek onurak lortzen dituztela. Landareak onddoari bizilekua eta karbohidratoak eskaintzen dizkio, eta onddoak landareari xurgapen azalera handiagoa. Honez gain, onddoek mineral eskuragarrien kontzentrazioa emendatzen dute. Hifen inguruan, hifosfera dago, eta bertan bakteria asko dagoenez, materia organikoa degradatzeko probabilitate eta ahalmen handiagoa dago. Mikorrizatu gabeko sustraien inguruan errizosfera dago, eta bertan ere bakteria komunitateak daude mineralen eskuragarritasuna handituz, esaterako, nitrogenoaren eta fosforoarena. Onddoek exoenzima batzuk kanporatzen dituzte, fosfatasa batzuk, fosforo eskuragarriaren kontzentrazioa emendatuz.

Mikorrizak motak:

a. Endomikorrizak:

- Onddo-hifak kortexeko zelulen artean hazten dira, eta zelula kortikaletan ere sartzen dira. Bi egitura osatzen dituzte:
- Arbuskuluak, onddo hifa sustraiaren kortexa zeharkatzean, ez dute zelularen mintza apurtzen; horrez gain, zelularen mintzak hifa inguratzen du eta egitura hauek sortzen dira. Hauen funtzioa mantenugai-trukean aritzea da.



- Besikulak: biltegi funtzioa dutenak

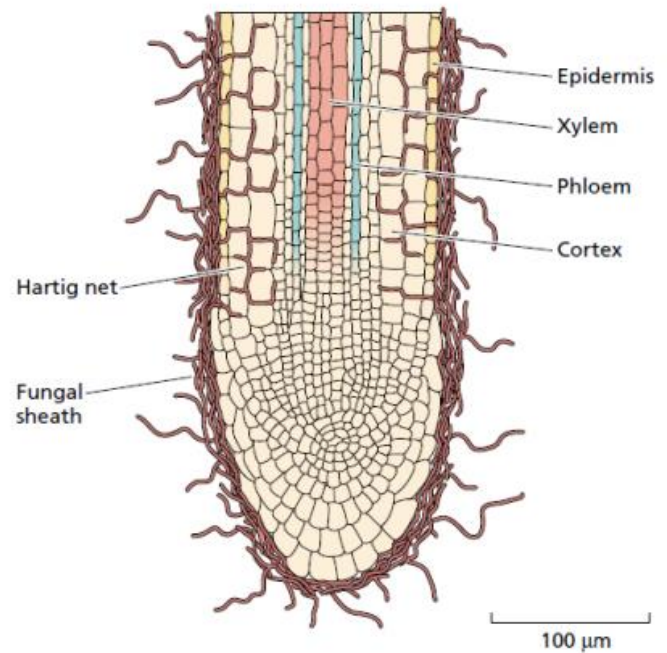
- Landareetan %90ean ematen dira, hau da, landare gehienek endomikorrizak dituzte (landare apaingarriak, nekazaritzan garrantzia). Oso abantailotsuak dira landararentzat, ia mikorrizatu gabeko landare bat baino lau bider azkarrago garraiatzen dutela fosfata.
- Gehienak derrigorrezko sinbionteak izaten dira, ezin dira isolatu ezta aske bizi ere
- Onddo hauen fruitu gorputza mikroskopikoak dira
- Sustraietan barneratzen dira hifak, kortexa zeharkatuz, baina ez dute endodermisa igarotzen.
- Sustraiaren morfologia ez da aldatzen, ile xurgatzaileak mantentzen dituzte.

Mikorrizak onddo arbuskular baten eta landare-sustrai baten arteko asoziazioa.

b. Ektomikorrizak:

- Hifak sustrai zelulen artean garatzen dira, baina hauetan barneratu gabe (arbuskulurik ez).
- Sustraiaren morfologia aldatzen da. Ile xurgatzaileak desagertzen dira, onddoak deuseztatu egiten ditu eta hifek hartzen dute xurgapen funtzio hori.
- %5-10-ean agertzen dira, endomikorrizak baino urriagoak dira eta goi-mailako landareetan azaltzen dira.

- Fruitu gorputz makroskopikoak garatzen dituzte onddoek, esaterako, boletusa. Horregatik, garrantzi handia dute bai basogintzan zein perretxikogintzan.
- Onddoak ez dira derrigorrezko sinbionteak, hau da aske ere bizi daitezke.
- Sustriaren inguruko hifen multzoa=Hartig sarea=Mantua: xurgapen azalera emendatuko dute, azalera horretan mikroorganismo gehiago sartzen direlarik. Kasu honetan errizosferaz gain, hidrosfera ere izango dute. Hidrosfera hau hifekin kontaktuan dagoen lurzoru zatiak osatzen du. Mikroorganismo gehiago hartzen baditu sustriaren azalerak materia organikoaren degradazioa handiagoa izango da eta, beraz, landareak ioi eta materia inorganiko gehiago izango ditu eskuragarri.



Orokorrean onddoak emendatu egiten du bai nitrogeno zein fosforo xurgapena.

Fosforoaren kasuan, onddoek fosfatasa exoenzimak askatzen dituzte fosforo organikoa inorganikora pasatzen duena, horrela landareak xurgatzea ahalbidetuz.

Nitrogenoaren kasuan onddoak glutamina sintasa eta nitrato erreduktasaren kontzentrazioa emendatzen du eta era horretan nitratotik nitritora oso azkar pasatzen da. Nitrito horretatik erreduzituz landareak amonioa lortzen du, ondoren amino azidoak ekoizteko erabiliko duena.

Zink, kupre eta sufreaken eskuragarritasuna ere emendatzen ditu.

3) LANDARE HARAGIJALEAK: Tropiko, Taiga zein Tundrako lurzoru txiroetan landare oso espezializatuak bizi dira, mekanismo oso espezifikoak garatu dituztenak mineralen lorpena lurzorutik at bermatzeko.

Landare karniboro hauek ingurune txiroetan bizitzeko moldapenak aurkezten dituzte. Barnean sulkua dute, ura zein entzima hidrolitiko osatua. Intsektuak erakartzen dituzte eta behin sartzean barnean harrapatuta geratzen dira. Bertan, intsektua degradatzen da entzima hidrolitikoaren bitartez eta hauetatik hartzen dituzte beharrezko konposatu mineralak.

Landare txikiago batzuk kanpokaldean izaten dituzte ur tantatxo batzuk, baina helburu berberarekin, hau da, intsektua erakarri, itsatsi eta bertan hidrolizatzen dute honen mineralak aprobetxatuz.



Landare karniboroak



Landare txikia

Oso mekanismo espezializatuak dira, kolore zein forma oso deigarriak garatu dituzte.

7. Mineralen toxikotasuna. Sintomak

Zenbait mineral kontzentrazio altuetan kaltegarriak dira landarearentzako.

- Beste talde batzuetan sailkatzen direnak: Cd, Al, Pb, Cr eta I
- Mineral esentzialen artean, metal astunak: Fe, Zn, Cu, eta Mn
- Na eta Cl nahiz eta esentziala izan eta metalak ez izan, kontzentrazio altutan toxikoak izan daitezke.

Mineral hauek kontzentrazio altuetan toxikoak dira landarearentzako, izan ere, askotan entzimen inaktibazioa eragiten dute eta gainera, kloroplastoko eta mitokondrioko elektroien garraio katean parte hartzen dutenez mintzak desegonkortzen dute. Ondorioz, metabolismo energetikoa ere desegonkortzen da, eta, azkenean, landarearen hazkuntza murrizten da.

Toxikotasunari aurre egiteko mekanismo ezberdinak garatu dituzte landareek, guztiak energetikoki garestia izanik (ATP gastua).

- 1) Konpartimentalizazioa: metal toxikoa bakuoloan metatu eta horrela ez die entzimei kalterik eragiten. Prozesu honek energia gastua suposatzen du, baina era berean onurak ekar diezazkioke landareari, uraren xurgapena bultzatu baitezake. Konpartimentalizazioaren ondorioz barneko potentzial osmotikoa negatiboa egingo da eta

honekin batera, baita ur potentziala ere. Ur potentziala murrizten bada kanpo eta barne arteko gradientea emendatuko da, honek uraren xurgapenean lagundu dezakeelarik.

- 2) Espezifitatearen emendioa (= xurgapena selektiboagoa egitea): Garraiatzaileetatik tamaina antzekoa duten zenbait konposatu barneratzen dira. Hauen espezifikotasuna emendatzen bada, oztopatu daiteke mineral toxikoen sarrera.
- 3) Bahitzea: Bai barnean zein kanpoan kelatoak eratu. Horrela landareak ezingo ditu metal horiek erabili. Barnera sartzean zitosolean geratuko dira bahituta. Hortan aritzen diren molekulei fitokelatinak esaten zaie eta egonkortasuna lortuko dute. Beste zenbaitetan konposatu batzuk kanporatzen dira, metala landarean barneratu aurretik bahitzeko.
- 4) Kanporaketa aktiboa: Behin barneratuta metalak aktiboki kanporatzean datza, baina ez da aurrekoak bezain errentagarria, kanporatzean landarearen inguruan geratzen delako eta berriro barneratu daiteke.

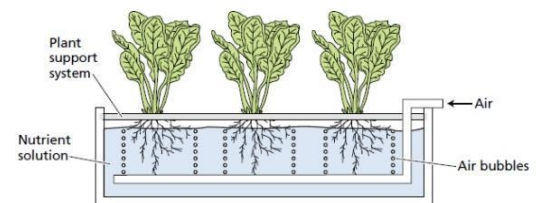
Metalak ez diren konposatu toxikoak landarean kontzentrazio kaltegarrietan aurkitzea nahiko arraroa izaten da. Hala ere, badaude bi konposatu aipatzekoak direnak, Na eta Cl (gatzak). Elementu hauek toxikoak izateaz gain ur eskuragarritasuna murrizten dute eta arazo larria bihur daitezke. Izan ere, gatzek ura erretentitzen dute, landarearentzako eskuragarri ez utziz. Gainera, beste ioien artean konpetentzia sortzen dute. K^+ eta Na^+ ioi biak garratzaile berdinetatik barneratzen dira (modu honetan konpetentzia egoera bat sortzen da), antzeko tamaina dutelako. Beraz, sodio gehiegi egoteak potasio defizientzia sortuko du, ondorioz, zenbait entzimen inaktibazioa emango delarik. Era berean, kloroa nitratoaren garraiatzaileetatik sar daiteke, nitrato urritasuna sortuz gune gazietan. Beraz, modu ez zuzenean gune gazietan landareek potasio eta nitrogeno eskasiaren sintomak pairatuko dituzte. Gazitasuna mundu mailako arazo larria da.

Gatzen toxikotasunekiko kontra garatu dituzten mekanismoak metalekikoen antzekoak dira. Bakuoloetan metatze, kanporatzea...

8. Toxikotasun, eskasi eta antzekoen ikerketa

Kultibo hidroponikoa

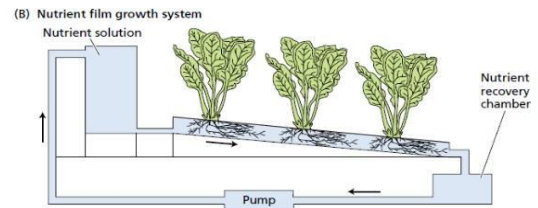
-Purua: Landareak irletan kultibatzen dira. Urak guk nahi ditugun mineral guztiak izango ditu eta guk nahi dugun kontzentraziotan. Sustraien aldean, ezin da argirik sartu bakterioak ez hazteko. Uretan oxigeno burbuilekin oxigenatzen da, landareak arnasketa egin dezan. Oxigenoa ere landareak urez saturatzea ekiditen du. Landare hauek ur eskuragarritasun maximoan daude, asko hazi daitezten.



- **Mantenugai geruzaren bidezko hazte- sistema**

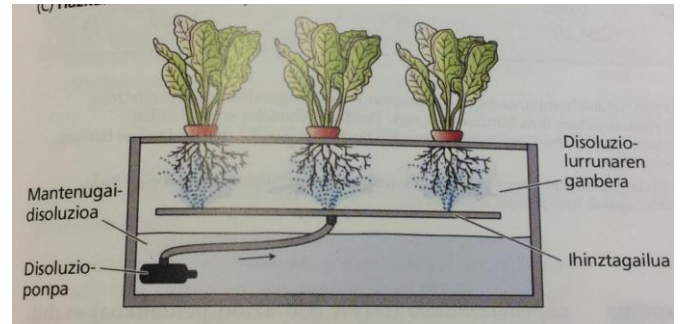
- Ura eta guk nahi ditugun mineralen kontzentrazioak jarri landareari

- Aire burbuilak: ura etengabe aireztatuta mantendu, oxigenoaren eskuragarritasun altua mantenduz.



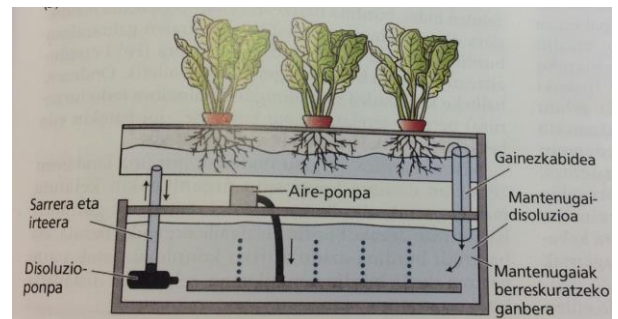
- **Hazkuntza-sistema aeroponikoa:**

Etengabe biratzen dagoenez, uraren parte bat lurrunduko da (mineralak dituelarik) eta ondorioz, hezetasuna emendatuko da.



- **Gora eta beherako sistemak**

Ponpa batek noizean behin betetzen du landare sustraiak dituen ontzia mantenugai-disoluzioz



-Lurzoru artifizialak

Area (puritak ez askatu ezer ez) eta kultibo hidroponikoko ura eta elikagai mineralak. Dena kontrolatu.

-Lurzoru naturalak

Analisi kimikoa: lurzorua ez da eraldatzen, baina kontrolak ezartzen zaizkio. Ioi bakoitzaren kontzentrazioak neurtzen dira. Horrelakoetan erabiltzen diren diluzioak:



Hoagland mantenugai diluzioa

Landareek azkar hazteko behar dituztela dakigun elementu mineral guztiak ditu Hoagland disoluzio eraldatu batek. Elementu horien kontzentrazioak toxikotasun-sintomarik edo gazitasun-estresik gabe izan daitezkeen handienak izango dira.

Normalean diluzio hau erabiltzen da mantenugai urriak dituzten landareetan. Lurzorutik hartzen diren mineralak ongarrien bidez gehitu daitezke agortzen badira. Gorotzak, gatzak,...gehitu daitezke ongarri moduan.

Nitrogenoa adibidez, KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ eta $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ -tik lortuko da eta konposatu horietatik gainera, potasioa, kaltzioa eta fosforoa lortuko dira. Hauetako bat faltaz gero, nitrogeno defizientzia sortuko da.

Normalean, gehien behar diren elementuak potasioa, fosforoa eta nitrogenoa direnez, ongarrietan NPK-ak aurkitzen dira.

Potasioa produzitzea zaila izatez gain, landareak hau agortzeko aukera handiak izan ohi ditu. Ondorioz, mehategietatik eskuratu beharko da.

Nitrogenoa energetikoki ez da komenigarria, izan ere, nitrogenoa kimikoki finkatuko da Haber Bosch-en bidez: $\text{N}_2(\text{g}) + 3\text{H}_2(\text{g}) \rightarrow 2\text{NH}_3(\text{g})$

6. Gaia: GARRARIO IONIKO ZELULARRA. IOIEN XURGAPENA ETA GARRAIOA LANDAREAN

1-Elikagaien mugimendua. Orokortasunak

Badakigunez, urak sustrai zelulen mintz plasmatikoa difusioz zeharka dezake, baina ioien kasuan hori ezinezkoa da partikula kargatuak direlako. Hori dela eta, landare zelulen gune espezifikotatik soilik garraiatuko dira. Normalean, karga eta kontzentrazio gradientearen (gradiente elektrokimikoa deritzona) kontra garraiatuko dira ioiak, beraz energetikoki kostu handia suposatzen dute prozesu horiek.

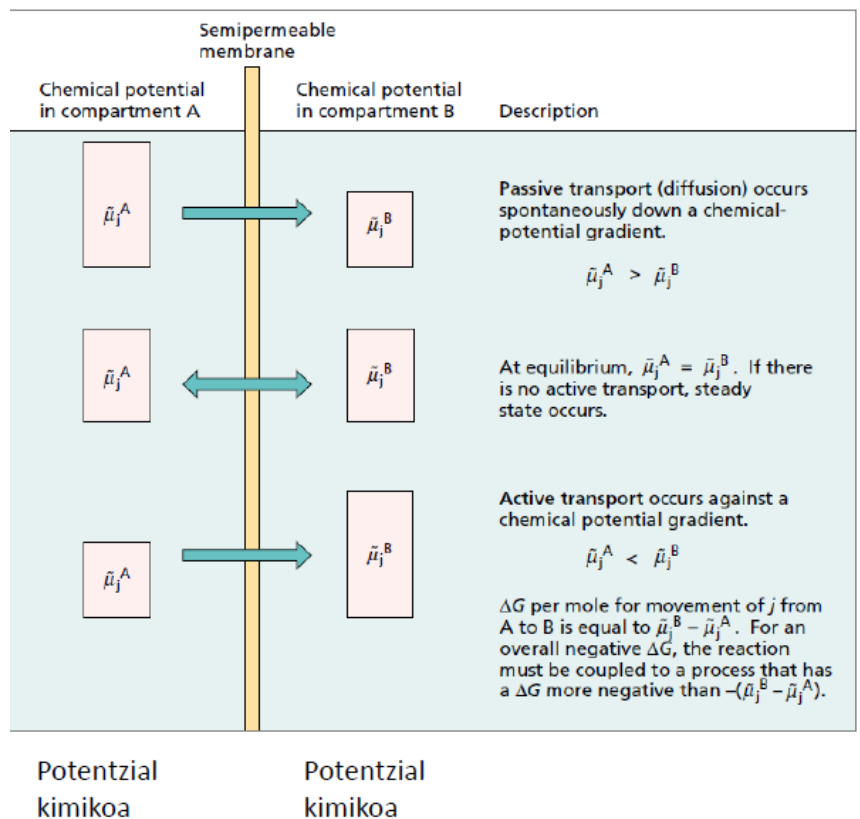
Lurzorutik sustraietarako ioien garraioa distantzia laburrekoa dela kontsideratzen da, baina landare ertain eta handietan distantzia luzeko garraioa ere eman behar da xilemaren bitartez.

2-Potentzial kimikoa; Nerst-en ekuazioa

Potentzial kimikoaren definizioa: Partikula baten gain eragin dezaketen indar desberdinen multzoa, partikula horren mugimendua baldintzatzen dutenak. Potentzial kimikoa baldintzatzen duten faktoreak (landarean) honakoak dira: kontzentrazioa, karga eta presio hidrostatikoa (Karga dutenez potentzial elektrokimikoz hitz egin behar da).

Irudi honetan, bi medio desberdin mintz erdi-iragazkor baten bitartez bananduta daude, hiru kasu desberdin daudelarik.

1. Kasua: A konpartimendua kontzentratuago dago B konpartimendua baino. Beraz, partikulek B konpartimendura mugitzeko joera izango dute eta kasu honetan, garraioa noranzko horretan ematen dela ikus dezakegu. Ondorioz, partikulen garraio pasiboa emango da A konpartimendutik B konpartimendura garraio elektrokimikoa jarraituz, inolako energia gasturik gabe



1. irudia: Potentzial elektrokimikoaren (μ) arabera, mintz erdi-iragazkor batean zehar ematen diren partikulen mugimendu ezberdinak.

2. Kasua: A eta B konpartimenduen kontzentrazioak berdinak direnez, ez dago gradiente elektrokimikorik, partikulak orekan dauden bi noranzkoetarako mugimenduak berdina izanik. Ez da garraio aktiborik emango eta ondorioz, ez da energia gasturik egongo.

3. Kasua: B konpartimendua kontzentratuago dago A konpartimendua baino, beraz partikulek B konpartimendutik A konpartimendura mugitzeko joera izango dute, baina ikus daitekeenez alderantzizko mugimendua ematen da garraio aktiboari esker, energia gastua suposatuz.

- **Nerst-en ekuazioa:**

Nerst-en ekuazioaren bitartez jakin dezakegu landarearen konpartimendu baten kontzentrazioa suposatuz orekan dagoela kontzentrazio ezaguneko beste konpartimendu batekin.

$$E = \frac{RT}{zF} \cdot \ln \frac{C_i}{C_e}$$

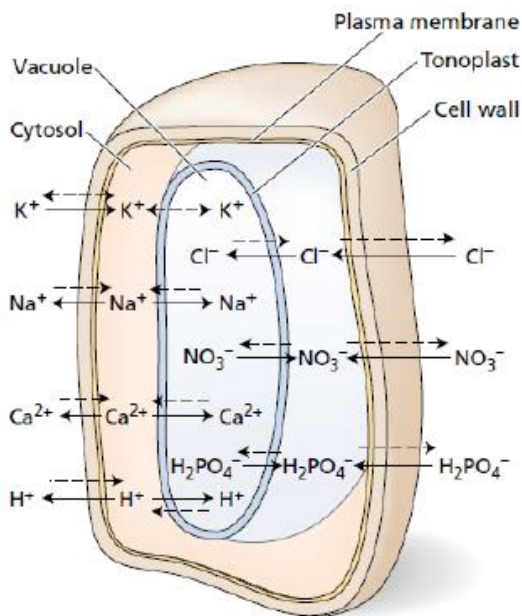
- Donde E es el potencial eléctrico en mV
- z es la valencia con su signo
- F constante de Faraday: $96485 \text{ C} \cdot \text{mol}^{-1}$
- R constante universal de los gases: $8,3143 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$
- C_e y C_i concentraciones externa e interna ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)

Oreka: potentzial elektrokimikoa 1 konpartimenduan = potentzial elektrokimikoa 2 konpartimenduan.

2. irudia: Nerst-en ekuazioa eta parametroen azalpena.

TABLE 6.1 Comparison of observed and predicted ion concentrations in pea root tissue			
Ion	Concentration in external medium (mmol L^{-1})	Internal concentration (mmol L^{-1})	
		Predicted	Observed
K^+	1	74	75
Na^+	1	74	8
Mg^{2+}	0.25	1340	3
Ca^{2+}	1	5360	2
NO_3^-	2	0.0272	28
Cl^-	1	0.0136	7
H_2PO_4^-	1	0.0136	21
SO_4^{2-}	0.25	0.00005	19

1. taula: Esperotako eta behatutako ioien kontzentrazioen konparaketa sustrai ehunetan.



3. irudia: Landare zelula baten mintz plasmatikoko eta tonoplastoko kanal, garraiatzaile eta ponpak.

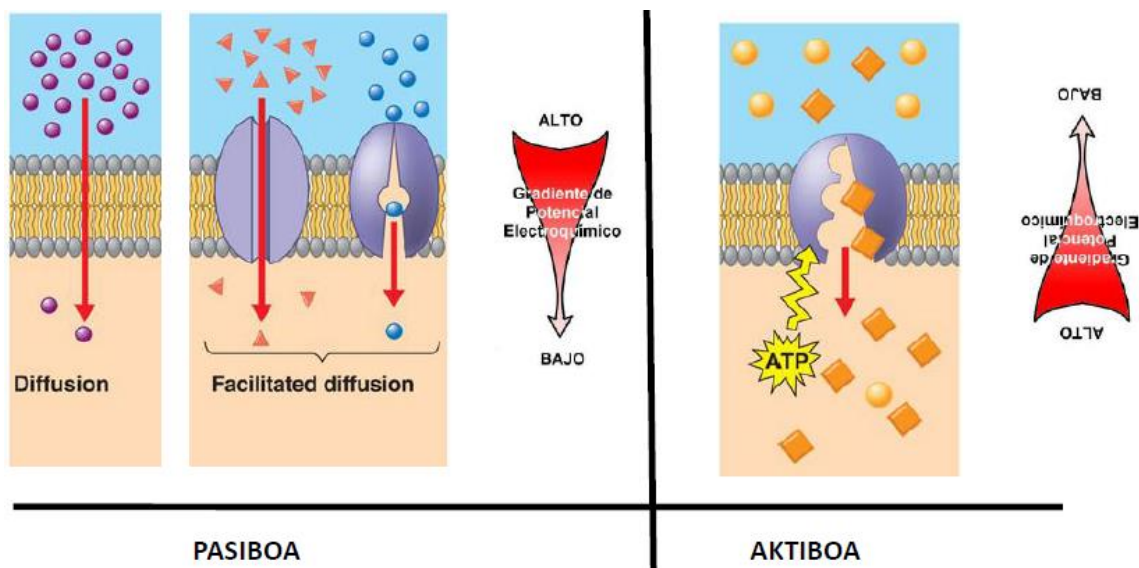
loi negatiboen kasuan esperotakoak baino kontzentrazio handiagoak behatu dira, hau zeluletan garraio aktiboa ematen delako da substantzia hauek barneratzeko.

Positiboen kasuan kontzentrazio gradientearen alde sartzen dira, baina gero garraio aktiboz kanporatzen dira.

Oso erregulatuta dago ioien elkartrukea, eta honetarako sustraietan energia asko gastatzen da. Ioi desberdinen kargen elkarrekintzak mintz potentziala eragiten du, apoplastoa gehienetan positiboki dagoelarik eta zelularen barnealdea negatiboki kargatuta.

Landare zelulek ere mintz potentzial bat erakusten dute ioien barne eta kanpo kontzentrazioen arabera. Barruan negatiboki kargatuta egongo da mintza.

3-Garraio aktiboa vs pasiboa:



4. irudia: Garraio pasibo eta aktiboaren eskema.

Dakigunez, ioiak beti kanaletatik edo garraiatzailetatik pasatzen dira garraio pasiboz edo aktiboz, segun eta landare zelulen beharrak eta gradiente elektrokimikoa zein den. Difusioa ez dugu kontutan hartuko ioiekin (karga izatean) ez delako ematen.

- Garraio pasiboa: Ioiak gradiente elektrokimikoaren alde (altutik → baxura) mugitzen dira energia gasturik gabe. Garraio pasiboa gradiente elektrokimikoaren alde ematen denean, garraiatzaile espezifiko batzuetatik,

difusio erraztua deitzen zaio. Ioiak kanaletatik edo garraiatzaileetatik pasa daitezke.

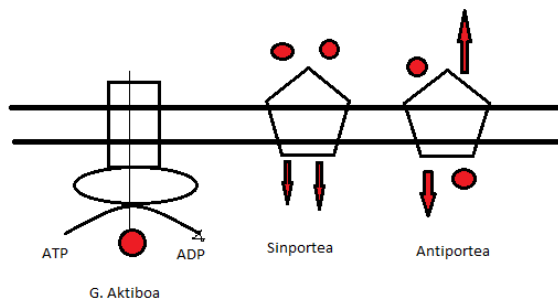
- Garraio aktiboa: Ioiak gradiente elektrokimikoaren kontra mugitzen dira energia gastuarekin. Bi mota bereizten dira.

1. *Primarioa*: ATP-a zuzenean gastatzen da, hau da, ioia garraiatzeko momentuan bertan gastatzen da energia. Garraio mota hau garraio uniporte bezala ezagutzen da. Beti dago lotuta ATParen hidrolisiarekin.
2. *Sekundarioa*: Ioi bat gradiente elektrokimikoaren alde mugitzen da eta indar hori gradiente elektrokimikoaren aurka doan beste ioi bat garraiatzeko erabiltzen da, hau da, bi ioi mugitzen dira. ATParen hidrolisian askaturiko energiari esker, molekula morea barnealderetik kanpoaldera igaro da (landareetan orokorrean hidrogenoa da). Irudiko molekula moreak potentzial elektrokimiko bat sortuko du kanpoaldean, eta bere gradientearen alde mugituko da berriz barnealderantz. Gradiente horretan sortutako indar horrek ahalbidetzen du beste molekula bat (gradientearen KONTRA mugitzen dena) ere mintzean zehar mugitzea. Esaten da ez dagoela ATParen hidrolisiarekin zuzenean lotuta.

Bi eratakola izan daiteke garraio sekundarioa:

2.1 : Sinportea: Bi ioiak noranzko berean garraiatzen dira.

2.2: Antiportea: Bi ioiak aurkako noranzkoan garraiatzen dira.



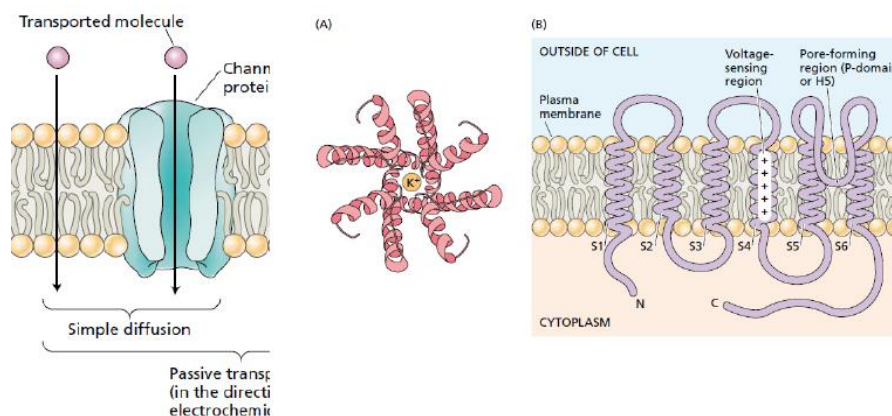
4-Parte hartzen dute garraiatzaile motak. Kokalekua eta adibideak

4.1-KANALAK

Hasteko, ioiak garraio pasiboz soilik garraiatzen dira proteina hauetan zehar, beraz ez da energia gasturik behar, bertatik pasatzen diren molekulak beti pasatzen dira gradiente elektrokimikoaren alde. Transmintz proteina hauek nahiko selektiboak dira, tamainak, bai kanalaren zein garraiatzen den molekularen kargak (kanalak proteinak direnez, aminoazidoz osatuak daude eta bertako aminoazidoen artean kargak sortzen dira, garraiatzen diren molekulak mugatuz) baldintzatzen dute kanalen selektibotasuna.

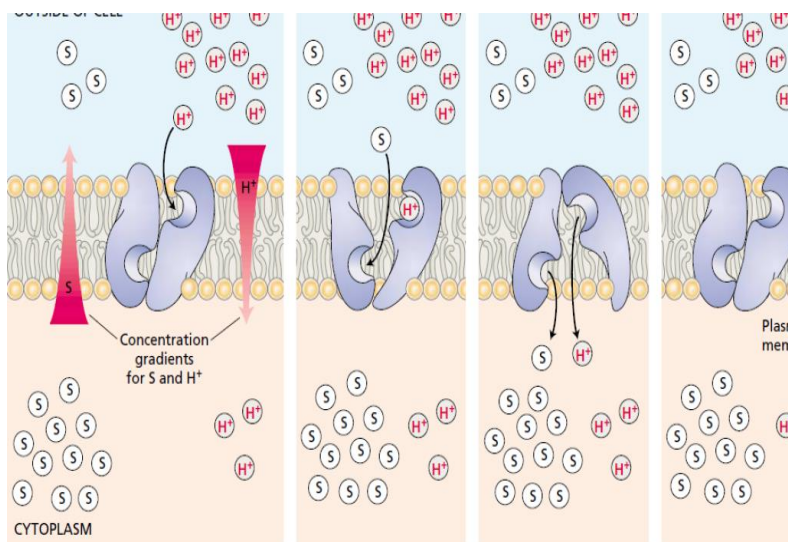
Kanal hauek ez daude beti zabalik. Hormonen arabera, mintz potentzialaren arabera, argiaren arabera edo fosforilazioaren arabera aktibatu/inaktibatu egiten dira. Kanaletatik ematen den garraioaren abiadura oso altua da, 10^8 ioi segundoko pasa ahal direlarik. Kanala osatzen duten aminoazidoen polartasunak eta kanalaren poroaren diametroak baldintzatuko du ze ioi pasatuko diren eta zein ez.

Kanaletatik mugitzen diren molekulak ura (akuaporina proteinaren bidez) edo ioi molekula txikiak dira.



4.2-GARRAIATZAILEAK

Garraiatzaileen bitartez, kanalen moduan, garraio pasiborako balio dute, beti gradiente elektrokimikoaren alde. Hala ere, garraiatzaileek ere bidera dezakete garraio aktibo sekundarioa. Ez daukate pororik, hau da, transmintz proteina hauek garraiatu nahi den ioiarekin lotzen dira konformazio eraldaketa bat jasanez eta honi esker, garraiatzaileak beste aldean aska dezake ioia. Kanalak baino askoz ere selektiboagoak dira, horregatik garraioa askoz ere motelagoa da, segundoko 100-1000 ioi inguru garraiatzen direlarik. Ioi bakoitzarentzako dago garraiatzaile mota bat.

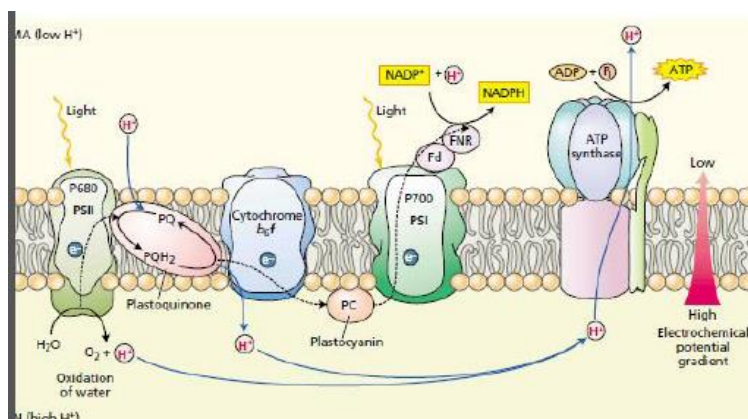


6. irudia: Landare zelula baten garraiatzaileak eta garraio mekanismoa.

Irudian garraio sinportearen adibide bat ikus daiteke, protoia gradientearen alde garraiatzen da eta honek sufrea gradientearen aurka garraiatzea ahalbidetzen du.

4.3-PONPAK

Ponpek soilik bideratzen dute garraio aktiboa. Energiari esker, molekulak garraiatzen dira beren gradiente elektrokimikoaren kontra. Landareetan orokorrean protoiak garraiatzen dira modu honetara, eta ponpa hauek bakuoloan eta mintz zelularrean agertzen dira. Landararentzako guztiz



beharrezkoak dira (estomen irekiera/itxiera, mineralen barnerapena, auxinen bidezko hazkuntzan ATPasen aktibazioari esker, protoiak kanporatu eta pareta zelularren hazkuntza ematen da). Ikusi da ponpa hauen falta, alelo letala dela, landare horiek ez dira bideragarriak. ATPrik gabe, garraio eta hazkuntza hauek ezinezkoak dira. Batzuetan, gradienteari esker sortzen da ATPa, eta beste batzuetan ATPa erabiliz sortzen da gradientea.

Adibide honetan landare zelula batean mintz plasmatikoa eta bakuoloan dauden kanalak, garraiatzaileak (sinporte eta antiporte) eta ponpak aztertuko ditugu.

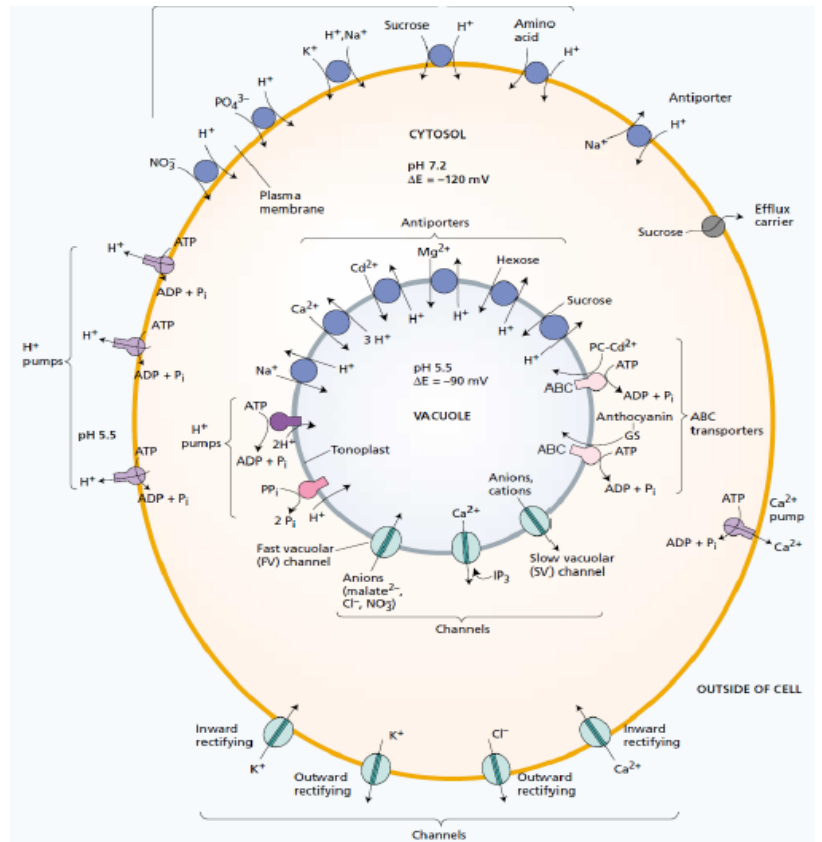
Mintz plasmatikoa K^+ eta Ca^{2+} sartzeko kanalak eta K^+ eta Cl^- kanporatzeko kanalak daude. Bestetik, NO_3^- , PO_4^{3-} eta K^+ sartzeko garraiatzaileak daude. Eta azkenik, protoi ponpak daude hauek kanporatzeko ATP gastatuz eta kaltzioa ateratzeko ponpak ere badaude.

Zelula kanpo eta barne kontzentrazioaren arabera partikula bat kanalen edo garraiatzaileen bidez garraiatu daiteke. Adibide honetan, potasioaren kanpo kontzentrazioa altua denean kanalen bidez sartu dezake, baina zelula barneko kontzentrazioa kanpoko baino altuagoa denean garraio sinportez sar daiteke zelulara.

H ponpek hidrogenoa kanporatzen dute ATP gastatuz. Hau oso garrantzitsua da honen bidez gradiente elektrokimikoa sortu daitekeelako, baita protoia kanporatuz beste zenbait partikula erakarriko direlako zitosolera.

Kaltzioa ateratzeko ponpak ere badaude zelulan. Ioi hau seinalizazio prozesuetan oso garrantzitsua denez, beharrezkoa da honen kontzentrazioa eraentzea.

Bakuoloaren tonoplastoan mintz plasmatikoa gertatzen diren antzeko ioi mugimenduak ematen dira. Ponpak, garraiatzaileak eta kanalak agertzen dira bertan, biltegi gisa jokatzen duenerako elementuak metatu ahal izateko, landareak nahiz eta momentuan behar ez izan arren mantentzekoak eskuratzen ditu gero bakuoloan metatuz.



8. irudi: Landare zelula bateko mintz plasmatikoko eta tonoplastoko ponpak.

Informazio gehigarria:

Mintzean: ATPasak, protoien mugimendua ahalbidetzen dutenak zitosoletik apoplastora. Beste ATPasa bat dago ere kaltzioa kanporatzeko. Izan ere, kaltzioak hainbeste funtzio dituenez, guztiz beharrezkoa da balio batzuen artean mantentzea kaltzioaren kontzentrazioa. Nitrato eta fosfato garraiatzaileak (fosfato kanalak ere badaude), askotan era sinportean ematen da garraioa.

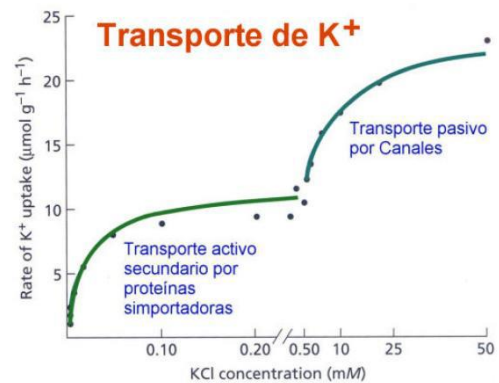
Bakuoloan: kanalak, ATPasak (protoiak SARTU bakuolo barnera) eta garraiatzaile antiporte asko sodioa eta kaltzioa barneratuz, baina sarturiko protoiak kanporatuz aldi berean. Beste asko ere badaude.

Garraiatzaileen analisi zinetikoa:

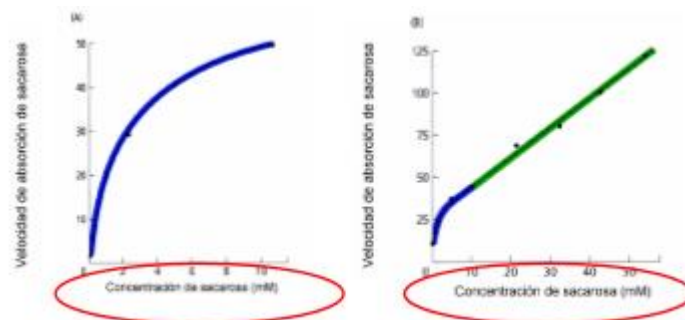
Garraiatzaile zein kanaletatik elementu limite bat sartu daiteke. Hauek proteinak izanik, saturazio puntu bat dute, horregatik bi garraio hauek mugatuta daude, eta grafikoan bi maximo ikus ditzakegu saturazio puntuei dagozkienak.

Irudian agertzen den lehenengo kurba hori garraio aktiboa da. Izan ere, hasieran, kanpoko potasio kontzentrazioa (X ardatza. Gogoratu esperimendua dela eta guk igotzen dugula kanpoko potasio kontzentrazioa) txikia da eta gradiente hori ez dagoenez oso finkatuta, garraio aktiboa eta energia beharrezkoak dira. Potasio kontzentrazioa kanpoaldean igo ahala, gradientea berez sortuko da eta ez da egongo garraio aktiboaren beharrik. Lehenengo kurbaren marra horizontala garraiatzaileen saturazioaren ondorioa izango da. Bigarren kurba zinetikoan kanalek parte hartuko dute, baina momentu jakin batera heltzean, hauek ere saturatuko dira.

Sakarosaren bigarren kurbak adierazten du molekula honen garraioa difusioz ematen dela puntu jakin batera heltzean. Lehenengo kurbak adierazten du ATParen bidezko garraioa ematen dela, baina modu ez-zuzenean; izan ere, esperimenduak egin dira ATPasen inhibitzaileak erabiliz eta ikusi da kurba horretan ez daukala eraginik, eta beraz, ATPasen inhibizioak ez duela eragiten molekula honen barnerapenean.



9. irudia: K⁺ garraiatzaileen analisi zinetikoa.



Distantzi laburreko garraioa mugatzen duten faktoreak:

Jadanik 5. gaian ikusi ditugun hainbat faktorek mugatzen dute distantzia laburreko garraioa.

- Kanal, garraiatzaile eta ponpen kopuruak garrantzia izango du.
- Mineralen kontzentrazioa
- ATP eskuragarritasuna
- Inguruneko tenperaturak (gehien bat baxuak), argiak (arnasketa, fotosintesia), urak eta atmosferako CO₂ eta sustraietan dagoen O₂ eskuragarritasunak.
- pH-a

Faktore guzti hauek erregula daitezke.

5-loien garraioa ile xurgatzaileetatik hazirarte

Mineralak behin sustraietan sartuta urak jarraituko duen bideak jarrai dezakete, hau da, bide sinplastikoak (kortexa eta Caspary bandak zeharkatuz) jarrai ditzakete xilemara pasa arte (bide honetan mintzak zeharkatzen direnez kanal eta garraiatzaileek parte hartu ahal dute).

Bide apoplastikoan zelulen kanpotik burutzen da garraioa, beraz, Caspary banda zeharkatu baino lehenago urak mintz plasmatikoa zeharkatu behar du kanalak eta garraiatzaileak erabiliz.

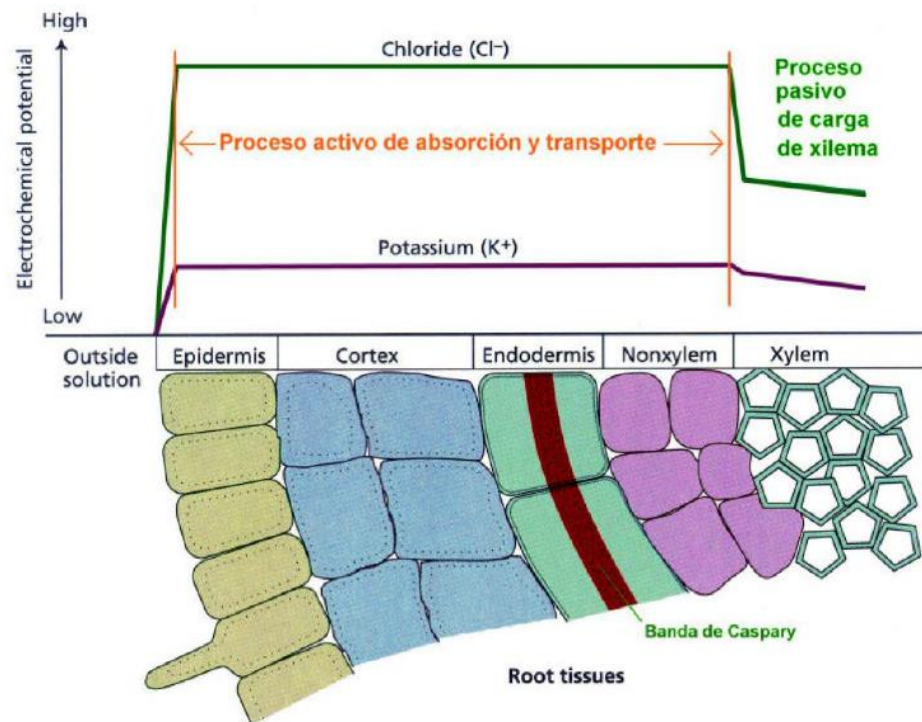
Behin uretan disolbaturiko mineralak xileman daudela, kontzentrazioaren arabera burutuko da garraioa. Horren arabera posible da ioi batzuk atzera bueltatzea. Xilema osatzen duten zelulak hilda daudenez, ur hori transpirazioz gorantz mugituko da.

Ponpak, kanalak eta garraiatzaileek ere distantzia luzeko garraioan parte hartzen dute. Organo desberdinen artean, mantenugaien banaketa emateko mintz plasmatikoko H-ATPasak guztiz beharrezkoak dira.

ATPa guztiz beharrezkoa da ioien garraiorako. Ikusi bezala, ponpa, kanal edo garraiatzaileetatik sartuko dira ioiak. Behin xilemara heltzean, uretan disolbatuta garraiatuko dira hostoetara heldu arte. Bi mintz zeharkatu behar dira, kanpoaldetik sustraietara sartzeko, eta zeluletatik irten eta xilemara sartzeko. Ez da guztiz seguru jakiten azken zeharkapen hori (zeluletatik xilemara) garraio pasiboaren bidez ematen dela, jada kontzentrazio txikiagoa dagoelako. Soilik azken pausu honetan ematen da garraio pasiboa, aurreko mugimenduetan aktiboa da.

Mineralen garraioan erregulazio puntu ezberdinak daude, ez da soilik sustraietatik hartzen direla eta landarearen barnean daudela. Behin xileman egonda, organo guztietan kanala, garraiatzaileak eta ponpak egotea beharrezkoa da, mineralak behin hostoetan egonda beste hostoetara edo fruituetara pasatzeko. Adibidez, arroz haziak burdinean aberatsak izatea nahi badugu garraiatzaile edo ponpa asko egon beharko dira

fruitura eta hazira heltzeko mintz horietan, ziurtatzeko bertara mineralak heltzen direla. Oso sare konektatua da orokorrean, dena oso erregulatua eta integratua egon behar da.



10. irudia: Sustraietako zeluletan ematen den K^+ eta Cl^- aren potentzial elektrokimikoaren aldaketa.

7. GARRAIOA FLOEMAN.

Orokortasunak eta funtzio nagusiak. Floemaren osagai desberdinak. Bahe-elementuaren heltze-prozesua. Floemaren egitura eta anatomia orokorra. Izerdi landuaren konposizioa. Translokazio-ereduak: iturritik isurbidera, norabidea eta abiadura. Floemaren zamaketa, garraioa eta floema deskargatzea. Fotosintatoen banaketa: esleipena eta banakaketa.

Aurreko gaian ikusi den bezala, xilema arduratzen da sustraieratik xurgaturiko ur eta mineralak hostoetaraino garraiatzeaz, bertan fotosintesia eta bestelako beharrak asetzeko. Karbohidratoak sintetizatzen direnean hostoetan, beste garraio bide bat egon behar da materia organiko hori landarearen organo eta leku guztietara garraiatzeko; garraio bide hori floema da.

Floemak eta xilemak ez dute ia antzekotasunik aurkeztzen, elementu eta ezaugarri ezberdinez daude osatuak.

Floemako egitura nagusia bahe elementua da, angiospermotan bahe-hodiaren elementu gisa eta gimnospermotan bahe-zelula gisa ezagutzen dena. Bahe-elementuak bata bestearen gainean kokatzen dira, hodiak eratuz. Zelula biziz dago eratua floema, ligninarik gabe, eta etengabe berritu egiten dira zelulak, xileman ez bezala.

Floema, bahe elementuez gain, beste osagaiez dago osatua, zelula laguntzailez eta parenkima-zelulez hain zuzen, bahe elementuekin erlazio estua dutenak. Zelula guztiek ez dute jatorri enbrionario berdina edukiko.

Floemaren funtzioa, hostoetan fotosintesiaren bitartez ekoizturiko karbohidratoak garraiatzea da, hostoetatik landarearen gainerako organo eta leku guztietara. Karbohidratoen garraioaren norabidea edozein izan daiteke, bai gorantz zein beherantz, baina konduktu edo hodi bakoitzean norabide bakarra finkatuko da. Hala ere, norabide jakin bateko konduktuak, kontrako norabideko konduktuen ondoan kokatu daitezke. Floemako izerdia ez da gorantz edo beherantz bakarrik garraiatzen: aurrerago ikusiko den bezala, izerdi landua iturrietatik isurbideetara translokatzen da.

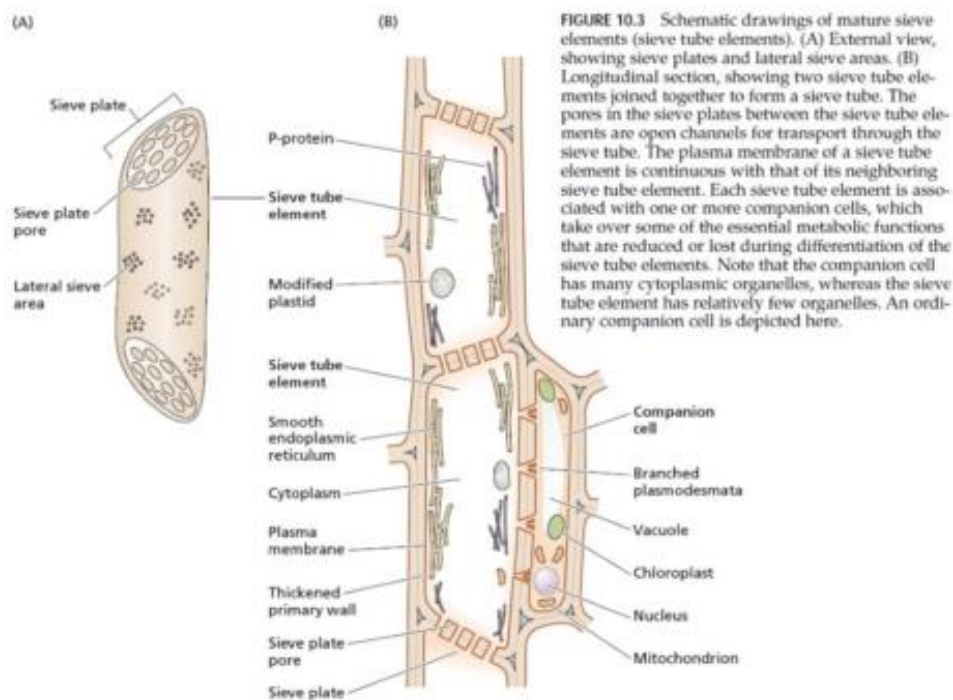
Oso garrantzitsua da gogoratzea, xileman ez bezala, floemako garraioa bultzatuko duen indarra ez dela transpirazioa izango.

FLOEMAREN OSAGAIK ETA ELEMENTUAK.

Aurretik aipatu bezala, floemako osagai nagusia bahe-elementua da. Bahe-elementua zelula bizia da, baina eraldatua. Bahe-elementu helduek ez dute nukleorik ezta tonoplastorik (bakuolo-mintza), eta gehienetan mikroharizpi, mikrotubulu, Golgi aparatu eta erribosomarik ere ez dute izaten. Gainera, paretak lignifikatu gabeak dira. Hala ere, mintz plasmatikoa, mitokondrio eraldatuak, plastoak eta erretikulu endoplasmatikoa mantentzen dituzte.

Bahe-elementuak zelula luzexkak dira, eta ertzetan bahe-xafla izaten dute, poroz betea. Poro hauek ahalbidetzen dute bahe-hodian zeharreko garraiorako kanala edukitzea. Bahe-zelulen alboetan, alboko bahe-eremua izeneko zonaldeak bereizten dira, poroekin (bahe-xaflakoak baino txikiagoak, orokorrean) eta modu honetara, bahe-elementuen mintzek bat egin eta unitate jarraitua osatzen dute.

Bahe-elementuak bata bestearekin lotu eta hodiak osatzen dituzte.



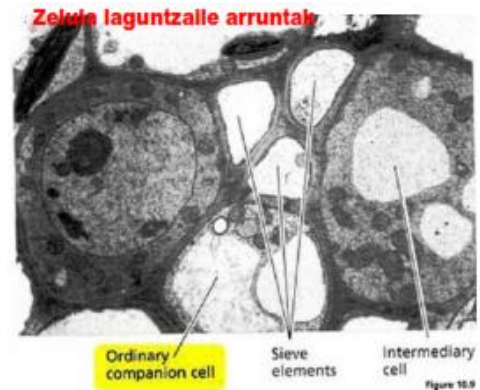
Bahe-elementuari asoziatuta beti zelula laguntzaile bat agertzen da. Bi zelulek dute jatorri berbera: mitosis ematean, alde batetik bahe-elementua eta bestetik zelula laguntzailea sortzen dira. Bahe-elementuaren barneko egitura gehienak galdu egiten dira, baina hasiera batean Golgi aparatua mantendu egiten da, eta garrantzia handikoa da pareta zelular primarioa osatzen baitu. Behin pareta primarioa sortua dagoenean, bahe-elementuak Golgi aparatua ere galtzen du.

Nahiz eta bahe-elementuak “erdi hutsik” egon, zelula laguntzaileek organulu guztiak mantentzen dituzte. Bahe-elementuaren eta zelula laguntzailearen artean plasmodesmo ugari daudela ikusi da, zelula hauek bahe-elementuaren

metabolismoaren erantzule direlako eta mantenugai, solutu eta dena delakoen garraioa plasmodesmo hauen bitartez ematen delako zelula batetik bestera.

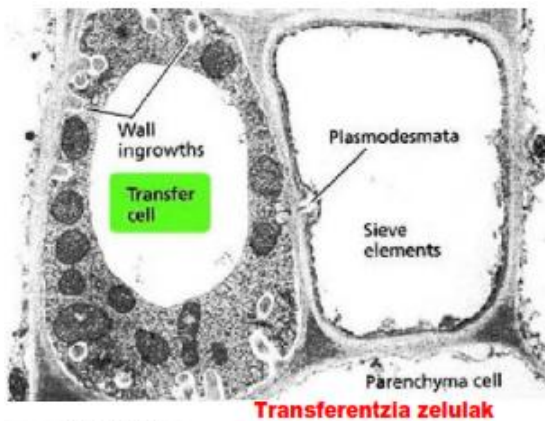
Zelula laguntzaile mota desberdinak ezagutzen dira. Guztiek dute zitoplasma nahiko dentsoa, organuluz betea eta mitokondria ugari.

- ZELULA LAGUNTZAILE ARRUNTAK. Zelula laguntzaile arruntek tilakoide garatuak dituzten kloroplasto ugari dituzte. Gainera, paretaren barneko gainazala leuna dute.



Zelula laguntzaileak eta bahe-elementuak plasmodesmo ugariren bitartez daude konektatuta. Bahe-elementuekin kontaktuan ez dagoen zelula laguntzaileen gainerako azalera, ez dago beste ezerrekin kontaktuan, eta plasmodesmoak soilik aipaturiko tartean topatzen dira. Zelula laguntzaile arruntek, iturri-hostoetan, distantzia txikiko garraio sinplastiko eta apoplastikoetan parte hartzen dute.

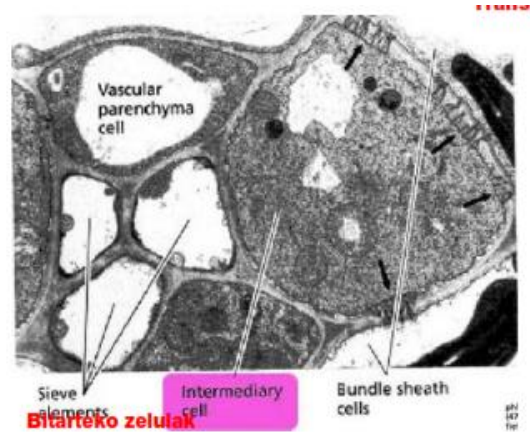
- TRANSFERENTZIA ZELULAK. Zelula laguntzaile arrunten antzekoak izan arren, ezaugarri bereizgarri bat dute: barnealdera hazten diren pareta luzakinak dituzte, paretaren inbaginazioak balira bezala, batez ere bahe-elementuekin kontaktuan ez dagoen pareta zatian. Luzakin edo inbaginazio hauek mintzaren azalera emendatzen dute, mintzean zeharreko solutuen garraioa optimizatuz. Transferentzia zelulek plasmodesmo gutxi izaten dituzte, eta beti bahe-elementuekin kontaktuan dagoen pareta



gunean kokatzen dira.

Iturrietan (aurrerago azalduko dira), transferentzia zelulek apoplastotik zelula laguntzaileen eta bahe-elementuen sinplastora garraiatzen dituzte azukreak.

BITARTEKO ZELULAK. Zelula hauek plasmodesmo ugari izaten dituzte, bai bahe-elementuekin kontaktuan dauden azaleran, zein bala zorroko zelulekin kontaktuan dauden azaleran (bala-zorroak garraio ehunak inguratzen ditu). Bitarteko zelulek, garraio sinplastikoz garraiatzen dituzte azukreak mesofiloko zeluletatik bahe-elementuetara.



Oso garrantzitsua da, azaldu berri dugun bezala, plasmodesmoen presentzia. Plasmodesmoak dauden tokietan, azukreak sinplastotik garraiatu daitezke mintza zeharkatzeko beharrik gabe. Era berean, plasmodesmorik ez duten zeluletan, azukreen garraioa apoplastoen bidezkoa da eta kontzentrazioak eta bestelako indarrek hartzen dute parte. Orokorrean, zelula laguntzailearen arabera zehaztuko da garraio mota:

- Garraio sinplastikoan erregulazioa eskasa da. Plasmodesmoaren porotik igarotzen den sustantziaren erregulazioa, molekula beraren tamainak zehaztuko du.
- Garraioa apoplastikoa denean ordea, oso erregulatua dago. ATPa erabiliz, gradientearen kontra soilik sartuko da landareak nahi duena.

Bahe-elementu eta zelula laguntzaileez gain, floeman ondorengo osagai sekundarioak agertzen dira:

- Latex hodiak, soilik zenbait espezieetan agertzen direnak.
- Euste funtzioko zelulak, esklereidak, esaterako. Aipatutako zelulei babes eta euste funtzioa eskaintzen diete, bahe-elementuek eta zelula laguntzaileek ez dutelako pareta gogorrik eta nolabait babesa behar dutelako.

BAHE-ELEMENTUEN HELTZE PROZESUA.

Zelula laguntzaileak eta bahe-elementuak kanbiumetik sortzen dira. Gogora dezagun kanbiuma, prokanbium izeneko ehun enbrionariotik sortzen dela. Kanbiumetik ehun baskularra garatzen da, hau da, xilema eta floemako osagai zelularrak.

Zelula bakar bat erdibituta lortzen da bahe-elementu bat eta zelula laguntzaile bat. Bahe-elementu horrek nukleoaren egitura eta material genetikoa galduko ditu, eta bakuoloaren mintza (tonoplastoa) desagertzen da.

Golgi aparatua, bahe-elementuaren pareta primario garatua sintetizatuko du, moduren batean konpentsatu behar delako bahe-elementuen pareta sekundario eta lignina falta.

Heltze prozesuaren amaieran, Golgi aparatua, erribosomak eta Erretikulu Endoplasmatiko Pikortsua desagertzen dira. Modu honetara, bahe-elementuak Erretikulu Endoplasmatiko Leuna, zenbait plastido eraldatu, mitokondriak eta P proteinak soilik izango ditu zitosolean.

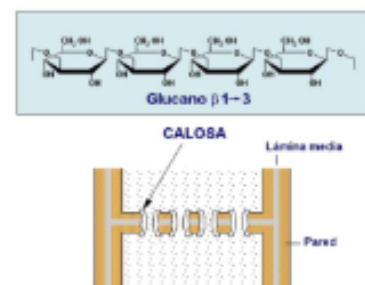
Bahe-elementu hauek puskatzen direnean, landareak mekanismoak ditu behin behineko konponbidea jartzeko. Gainera, bahe-elementuaren heldutasun fasearen arabera, mekanismo ezberdinak martxan jarriko ditu:

- P PROTEINAK. Proteina bereziak dira, angiospermo gehienetan agertzen direnak. Hainbat forma izan ditzake P-proteinak (tubularra, zuntz-formakoa, pikortsua, kristal formakoa) espeziearen zein heldutasun fasearen arabera. Bahe-elementu heldugabeetan, zitosolean metatzen dira P-proteinazko gorputzak sortuz.

Bahe-elementuetako presioa altua da, eta hodiak apurtu daitezke, eta garraiatu beharreko karbohidratoen galera ekiditeko, garrantzitsua da apurketa horiek konpontzea. P proteinak zulo edo apurketa horiek estali egiten ditu, azukre galerak saihestuz. Proteina hauek daukaten egitura mukitsuagatik, gel itxurakoa, erraza da zauriak estaltzea. Mekanismo hau bahe-elementuen heldutasun maila baxua denean agertzen da, eta epe laburreko zaurietarako erabiltzen da.

- KALOSA. Epe luzeagoko zauriak eta apurketak ixteko, kalosa glukosa-polimeroa ekoizten da. Gainera, bahe-elementuaren heldutasun fase aurreratuetan erabiltzen da.

Glukosak beta(1-3) loturaz daude lotuak. Mintz plasmakoaren eta pareta zelularraren artean kokatzen da kalosa, bahe-elementu batetik besterako poroetan. Kalosa estres egoeretan sintetizatzen da eta metatu egiten da poroen inguruan, zelulen arteko loturak itxiz.



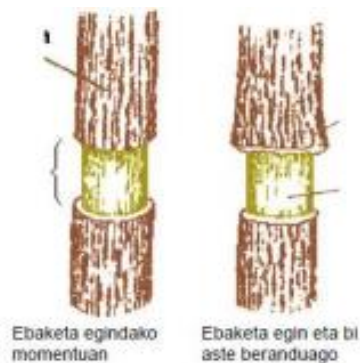
Esan bezala, bahe-elementuek garapen fasean nukleoa galtzen dute; beraz, nola burutzen dituzte bizirauteko beharrezkoak diren prozesu metaboliko guztiak?

Bahe-elementuen metabolismoaren erantzuleak zelula laguntzaileak dira. Nahiz eta bahe-elementuek mitokondriak mantentzen dituzten, zelula laguntzaileek egiten dute arnasketa gehiena eta lortutako energia ATP gisa transferitzen diete bahe-elementuei. P proteinak ere ekoizten dituzte (bahe-elementuek EEP galdu dute, nahiz eta EEL mantendu), beste proteinen artean.

Zelula laguntzaile bat beti dago bahe-elementu bati asoziatuta; hain daude estuki lotuak, ezen bietako bat hiltzen bada, bestea ere hiltzen den. Erlazioa normalean 1:1-ekoa izaten da, baina gerta daiteke bahe-elementu bat zelula laguntzaile bat baino gehiagorekin asoziatuta egotea, eta kasu horietan karbohidrato ezberdinen garraioa azkartzen da, denbora unitateko azukre gehiago translokatu daitezkeelako bahe-elementuetara.

FLOEMAREN EGITURA ETA ANATOMIA OROKORRA.

Floemaren egitura eta anatomia ulertzeko asmotan hainbat ikerketa egin ziren. Honako saiakera honetan, zuhaitz heldu baten enborra periferiatik moztu zen, irudian ikusi daitekeen bezala. Bi asteren buruan, mozketako goiko zatia loditua zegoen, eta zuhaitza hil egin zen.



Honen bidez jakin izan zuten floema zurtoinaren periferian kokatzen dela, eta zurtoinean zeharreko izerdi landu fluxua eteten bada, zuhaitzak ez duela izerdi landu hori ebaketaren azpiko organoetara garraiatzeko modurik, eta hil egiten dela.

Mozketaren gaineko enbor zati lodituaren azalpen logikoa kalosaren metaketa da. Esan bezala, floemaren heldutasun fase aurreratuan, landareak kalosa metatzen du zaurietan eta horregatik dago hanpatua.

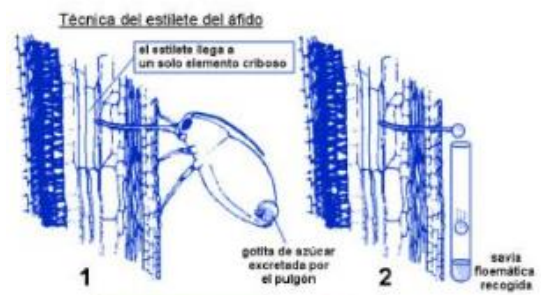
IZERDI LANDUAREN KONPOSIZIOA ETA IKERKETA TEKNIKAK.

Izerdi landuaren konposizioa zein den zehaztea nahiko zeregin zaila da. Floema zurtoinaren periferian kokatu arren, epidermia eta zenbait zelulek banatzen dute ingurunetik eta zaila da zuzenean laborategiko tresneriarekin floemarekin konektatzea.

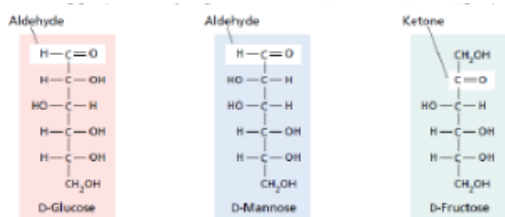
Nahiko hedatua dagoen teknika bat, nahiz eta bortitza izan, intsektuen erabilera da. Intsektuen eztenak guztiz moldatuak daude landareen izerdiaz elikatzeko, eta efizientzia horri esker, ez dute akatsik egiten eta eztena landarean sartzean zuzenean floeman injektatzen dute. Floematik izerdi landua garraiatzen den presio izugarriaren ondorioz, intsektuek ez dute zurgapenik egin behar, zuzenean eztenaren bitartez ahora sartzen zaie izerdia. Ikerlariak moldapen hau aprobetxatzen dute: intsektua ebaki eta soilik eztena uzten dute zurtoinari iltzatua, eta eztenaren beste muturrean saiodi bat jarritz, floematik eztenera zuzenean doan izerdia saiodi horretan prezipitatu egiten da.

Teknika honen bitartez jakin zen lehen aldiz zein zen izerdi landuaren konposizioa.

Izerdi landuaren gehiengoa ura da, eta konposaturik ugariena sakarosa. Izerdi landua deshidratatuko bagenu, pisu lehorraren %99a **karbohidratoak** izango lirarteke eta pisu lehor horren %25a soilik sakarosa.



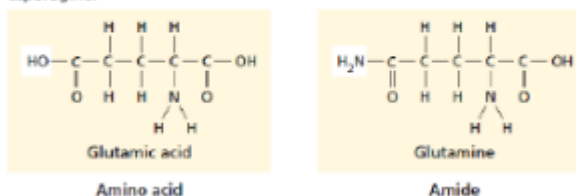
Azukre erreduzitzaileak (glukosa, manosa, fruktosa) topatzea ez da oso normala, baina agertzen direnean polimerizatuta agertzen dira, beti taldeka. Errabinosa (sakarosa + galaktosa), estakiosa (errabinosa + galaktosa) eta berbaskosa (estakiosa + galaktosa) dira ager daitezkeen beste konposatu batzuk, baita azukre alkoholikoak ere, manitola, esaterako.



Azukreez gain, **aminoazido eta proteinak** ere agertzen dira izerdi landuan. Aminoazidorik ugariak aspartatoa, glutamatoa eta beraien amidak (asparragina eta glutamina, hurrenez hurren) dira. Aminoazidoek materia lehorraren %0.3-3 inguru betetzen dute.

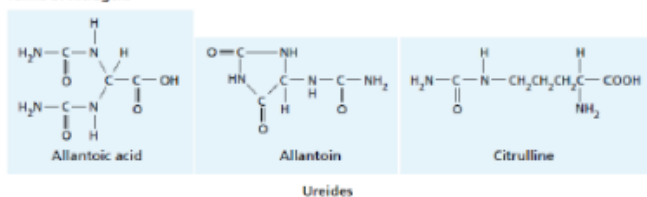
Proportzio hauek orokorrak eta egoera normal batekoak izan arren, izerdi landuaren konposizioa asko aldatzen da landarearen egoera fisiologikoaren arabera. Esaterako, seneszentzian dagoen hosto batean, nitrogeno kantitatea askoz handiagoa da eta landareak erreserba eta osagai guztiak aprobetxatzen ditu, aminoazidoak degradatuz eta nitrogeno hori landareko beste organoetara eramateko.

Glutamic acid, an amino acid, and glutamine, its amide, are important nitrogenous compounds in the phloem, in addition to aspartate and asparagine.



Aminoazidoak ez dira nitrogenoa garraiatzeko modu bakarra; **ureidoen** bitartez ere garraiatzen da. Ureidoen adibide batzuk **azido alantoikoa**, **alantoina** eta **zitrulina** dira. Aminoazidoekin erkatuz, ureidoek beren karbono/nitrogeno proportzioan nitrogeno gehiago daukate. Nitrogeno eskuragarri gehiago dagoenez ureidoen garraioan, leguminosek egoera naturalean nitrogenoa modu honetan garraiatzen dute. (Leguminosek nitrogenoa finkatzen dute *Rhizobium* generoko mikroorganismoek esker).

Species with nitrogen-fixing nodules also utilize ureides as transport forms of nitrogen.



Elementu mineralak ere garraiatzen dira izerdi landuan, eta katioiak anioiak baino ugariago garraiatzen dira (2-3 aldiz gehiago). Katoi ugariak potasioa, magnesioa eta sodioa dira, eta anioi ugariak klora eta fosforoa. Katioiek sortzen duten karga neutralizatzeke, **malato** eta antzeko konposatu organikoak (negatiboki kargatuak) agertzen dira.

Esaterako, nitratoak, kaltzioa eta burdina zaila dira floeman topatzea.

Zenbait **metabolito sekundario** eta **hormona** ere garraiatzen dira. Hormonen artean, zitokinak, azido abszisikoa, giberelinak eta auxinak garraiatzen dira, baina ez da etilenoaren arrastorik topatu, gasa izanik, zailagoa delako topatzea.

Landarearentzat beharrezkoak diren osagaiez gain, birusak ere floeman zehar garraiatzen dira infekzioetan, eta baita herbizidak ere.

Floemako izerdi landua eta xilemako izerdi gordina erkatzen baditugu, izerdi landuak ph basikoagoa dauka solutu asko disolbatuta garraiatzen direlako.

TRANSLOKAZIO EREDUAK: ITURRITIK ISURBIDERA.

Floeman zeharreko garraioa edo translokazioa ez da norabide berean ematen, baina bai eredu berdina jarraituz: iturritik isurbidera.

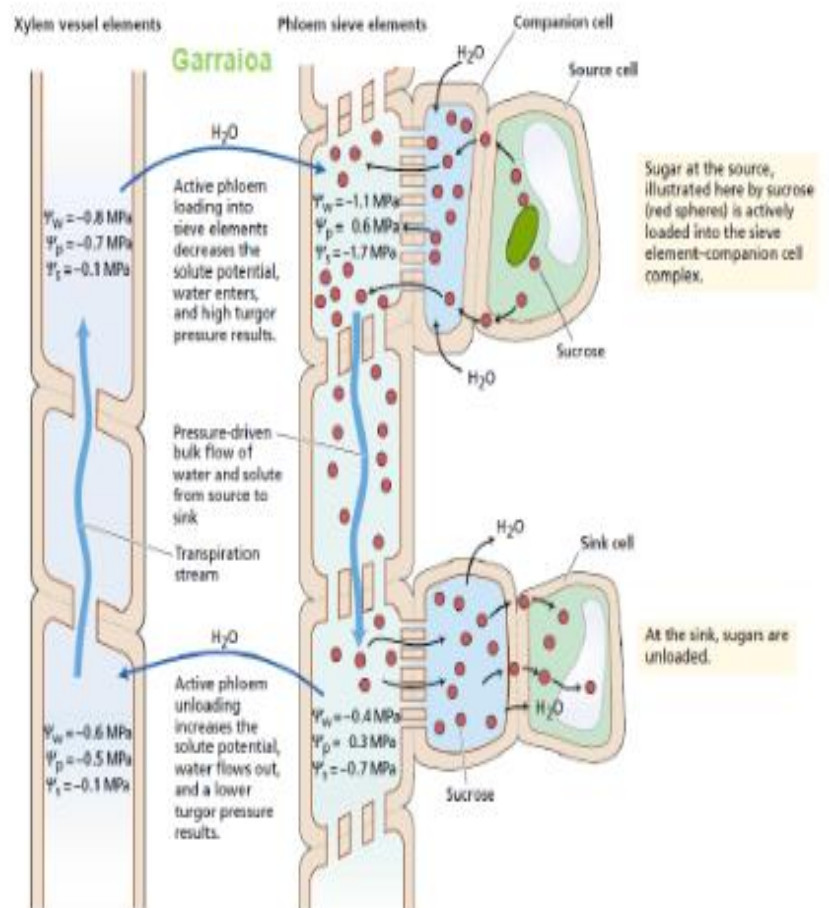
Organo batek karbohidratoak edo fotosintatoak (fotosintato deitzen zaie fotosintesiko sintesi-produktuei) sortzen dituenean, eta bere burua asetu ostean soberan baldin baditu, esportatzeko ahalmena dauka, beste organoetara garraiatzeko ahalmena dauka; organo hauei **iturri** deritze. Iturri kontsideratzen dira hostoak, sustraiak eta metaketa organo asko, tuberkuluak, esaterako.

Beste alde batetik, **isurbideak** daude: organo hauek, ekoizten dituzten baino karbohidrato gehiago behar dituzte, ez dute nahikoa sintetizatzen, eta beste organoetatik (iturrietatik) inportatu behar dituzte. Beti isurbide gisa jotzen duten organoak, fruituak, loreak, haziak, begi meristematikoak eta hosto gazteak dira.

Hosto gazteek fotosintesia egin arren, aktibitate izugarri altua daukate eta karbohidrato “extra” bat behar dute, horregatik kontsideratzen dira isurbide.

Hala ere, iturri edo isurbidearen “papera” garapen fasearen arabera aldatu daiteke. Esaterako, tuberkuluak sortzen ari direnean, karbohidratoak metatu egiten dituzte eta isurbide gisa agertzen dira, baina hurrengo urteko infloreszentzia garatzen denean, beharrezkoak diren karbohidratoak tuberkulutik ateratzen direnez, iturri gisa jotzen dute landarearen beste organoak karbohidratoz hornituz.

Hala ere, kontuan hartu behar da ez dela beti hain sinplea: iturri guztiek ez dituzte landareko isurbide guztiak hornitzen. Iturri batzuek isurbide jakin batzuekiko lehenetasuna daukate.



ZEIN NORABIDETAN? ZEIN ABADURATAN?

Norabidea eta iturri-isurburuen mekanismoa hobeto ulertzeko, adibide bat erabiliko dugu, erremolatxa basatiarena (*Beta maritima*) hain zuzen ere.

Landare honek bi urteko bizi-zikloa dauka. Lehen urtena, landarea begetatiboki hazten da, eta garai desfaboragarriak heltzean (udazken-negu partean) hostoetako eta orokorrean, landareko karbohidrato guztiak lur azpiko biltegira eramaten ditu. Modu honetan, lehenengo urtean erremolatxak isurbide gisa jokatzen du.

Hurrengo udaberrian, sustrai eraldatua iturri moduan erabiltzen du landareak, eta bigarren urte honetan eman behar den loraketarako karbohidrato guztiak sustraitik lortzen ditu.

Nekazariak, erremolatxaren bilketa neguan egiten dute, sustraiak karbohidratoz eta erreserbaz beteak daudenean.

Abiaduraren inguruan, C4 landareetan (300 cm/h) C3 landareetan (25-100 cm/h) baino bizkorrago ematen da.

FLOEMAREN ZAMAKETA, GARRAIOA ETA DESKARGATZEA.

FLOEMAREN BIDEZKO GARRAIOA

Floemaren bidezko garraioa bultzatzen duen indarra ez da grabitatea, **presioa** baizik. Iturriaren eta isurbidearen artean osmotikoki sortutako presio-gradiente batek eragiten du masa-fluxu bidezko garraioa floeman zehar.

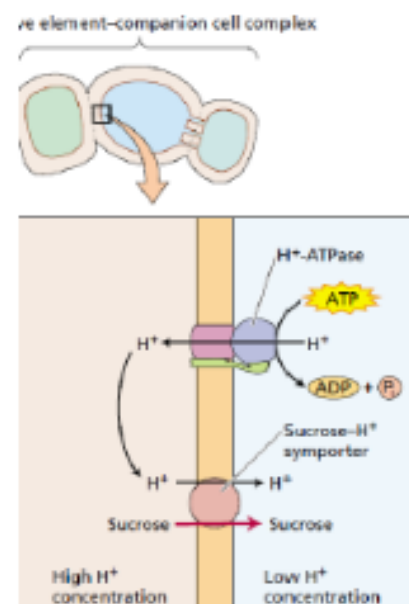
Garraio mota ez da osmosi bidezkoa, masa fluxu bidezkoa baizik. Osmosi kontsideratu ahal izateko eta ur potentzialaren gradientearen arabera mugitu ahal izateko, urak mintzak zeharkatu behar ditu eta floeman zeharreko garraioan ez da mintzik zeharkatzen; garraioa bahe-elementuen poroen bitartekoa da.

Ur potentzialaren gradientea ez da indar garraiatzailea, presioa da.

Iturrietan, presio osmotikoa oso negatiboa da, bertan metatzen direlako azukre gehienak. Potentzial osmotikoaren murrizketa honek, xilemako ura bahe-elementuetara translokatzeari eragiten du eta bahe-elementuan sortzen den presio hidrostatikoa oso altua da.

Isurbideetan ordea, azukreak landareko organoetara translokatzeko direnez, potentzial osmotikoa handiagotu egiten da, hau da, balio positiboagoetarantz mugituko da. Solutu potentzial hau positibotzeak eragingo du ura floematik era pasiboan atera eta xilemara sartzea. Uraren irteera honek isurbideetan presio baxua egotea sortuko du.

Iturri eta isurbideen artean sortzen den presio gradiente hori izango da garraioa bultzatuko duen indarra, presio handieneko gunetatik (iturrietatik), presio baxueneko gunetara (isurbideetara).

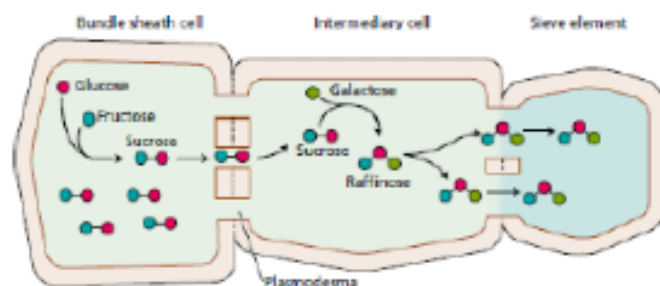


Bide apoplastikoan ATPasek eta H^+ -sakarosa sinporreek parte hartzen dute. ATParen laguntzaz, ATPasa batek protoiak kanporatzen ditu zelula barnealdetik apoplastora, bertako protoi kontzentrazioa handituz eta pHa azidifikatuz. Protoien gradientek sorturiko energiak baliatuko da zelula, garraiatzaile sinporte baten bidez, protoia eta sakarosa barneratzeko. Sakarosa, gradientearen aurka mugituko da baina protoia gradientearen alde.

2. Bide sinplastikoa.

Sakarosa sinplastoan zehar mugitzen da, eta bitarteko zelula batean sakarosa galaktosarekin batu egiten da errafinosa polimeroa eratzeko.

Errafinosa eratzean, sakarosa desagertzen dela kontsideratzen da eta errafinosara bihurtu den sakarosa molekulak ez du parte hartzen sakarosaren kontzentrazio



gradientean. Modu honetara, sakarosaren kontzentrazio gradientea erregulatu eta mantentzen da.

Errafinosa tamaina handiko molekula denez, zelula batetik bestera sinplastotik igarotzean, plasmodesmoen zabalera

erregulatu daiteke (paretaren lodiera erregulatuz), txikiago bihurtuz eta horrela, errafinosak norabidez aldatzea eragotziz. Modu honetara, errafinosaren garraioa sinplastotik norabide bakarrekoa da, bahe-elementuetarantz, hain zuzen ere.

Esan bezala, sakarosa ez denez sakarosa gisa metatzen, beste molekula baten moduan baizik, sakarosaren gradientea mantendu egiten da.

Bi bideak egon arren eta espezie batzuetan besteetan baino espezifikokoago eman arren, normalean bi bideak ematen dira garraio osoan zehar.

FLOEMAKO DESKARGA.

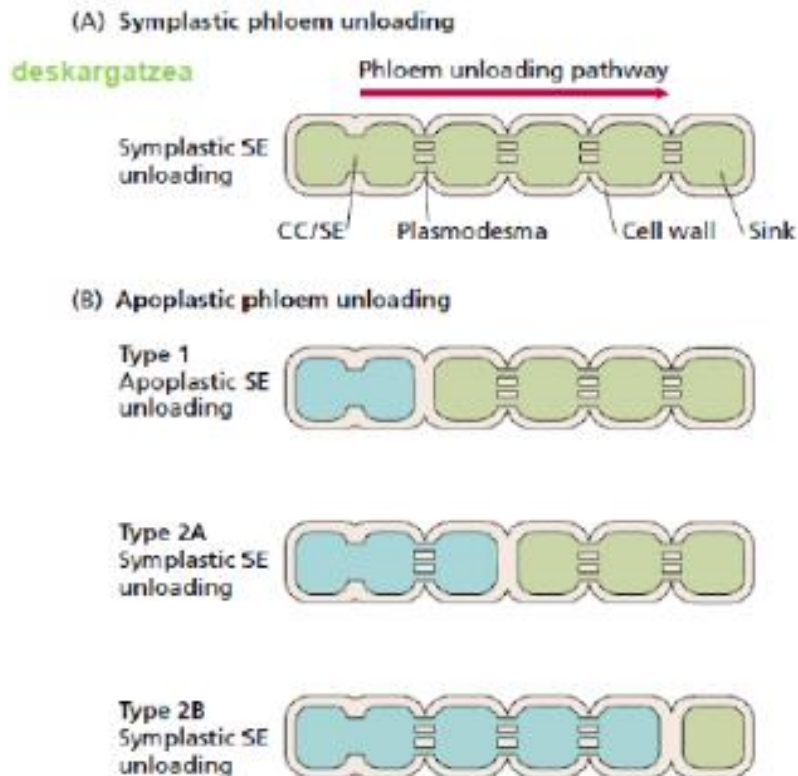
Floemako deskarga isurbideetan gertatzen dena da, floeman zehar garraiatutako azukreak gainerako organoetara translokatzeko direnean.

Azukreen inportazio edo deskargatze sistema garapen fasearen eta isurbide motaren arabera da; ez da prozesu bera emango gastu metaboliko handia daukan isurbide batean (meristemo) edo biltegitara ehun batean (tuberkulua).

Deskarga sinplastikoa edo apoplastikoa izan daiteke, zama bezala.

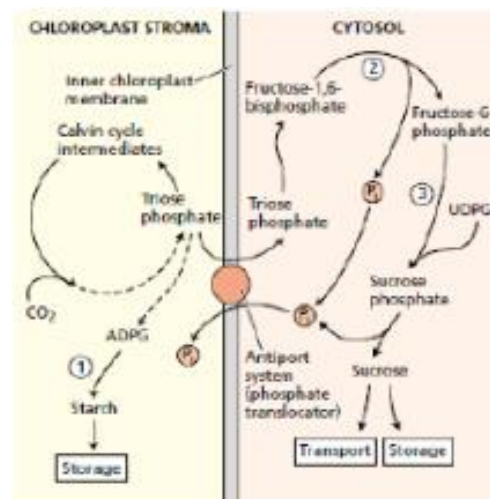
- Bide sinplastikoa agertuko da batez ere aktibitate metaboliko handia daukaten ehunetan, meristemoetan esaterako. Deskargatzen diren azukreak ez dira inoiz metatuko, ehun hauetako aktibitatea oso altua delako eta etengabeko zatiketa zelularra ematen delako. Normalean distantzia txikiko bidezidorrak daudenean bahe-elementuetatik isurbideetara, bide sinplastikoa jarraitzen da.

- Bide apoplastikoa aldiz, azukre metaketa ematen den guneetan eta distantzia luzeagoko bidezidorretan ematen da. Metaketa guneetan azukre kontzenrazioa oso altua da, eta gradientearen kontra garraioa eman dadin bide apoplastikoa beharrezkoa da, energia gastuarekin. Mekanismoa iturrietan ematen den zamaketaren modukoa da, baina noranzko aldatzarekin.



FOTOSINTATOEN BANAKETA: ESLEIPENA ETA BANAKAKETA.

- ESLEIPENA (Allocation). Hosto batek sortzen duen azukre kopuru totala, hiru modutara erabiltzen da: zati bat esportatu egingo du, beste organoetara garraiatuko da; beste zati bat bere gastuetarako eta beharrek asetzeko erabiliko du eta azken zatia metatuko du etorkizun baterako (almidoi gisa, kloroplastoetan). Hiru behar hauetako bakoitzerako hostoak bideratzen duen azukre proportzioa jakitea da esleipena.
- BANAKAKETA (Partitioning). Hostoak esportatu duen proportzioa soilik kontuan hartuta, leku konkritu bakoitzera (hosto berrietara, sustraietara, zurtoinera, fruitura, meristemoetara,...) zein proportzio bideratu den ezagutzea da banakaketa. Orokorrean, alde basaleko hostoek bideratzen dituzte azukreak sustraietara eta



alde apikaleko hostoek, hosto gazteetara, beraz, distantzia (hurbiltasuna) faktore mugatzailea da.

Hainbat faktorek mugatzen dute fotosintatoen banaketa:

-Ingurune baldintzek.

-Isurbidearen aktibitateak: isurbidea oso aktiboa baldin bada, azukre behar handiagoa izango du eta bertara karbohidrato gehiago garraiatu beharko dira. Indar handien daukan isurbideak lortuko du azukre kantitate gehien. Isurbidearen aktibitateak eta tamainak erregulatuko dute isurbidearen indarra.

-Hormonek. Giberelinek, zitokininek eta auxinek erregulazio positiboa eragingo dute azukreen garraioan; azido abszisikoak ordea, eragin inhibitzailea dauka.

-Isurbide eta iturriaren arteko **hurbiltasunak**.

-Iturri eta isurbide arteko **presio diferentziak**.

8. GAIA: HAZKUNTZA ETA GARAPENA

Landareen garapenak eta animalienak dituzten desberdintasunak liluragarriak dira, eta ez formagaritasunari dagokionez bakarrik, baita forma horiek sortzeko moduari dagokionez ere. Desberdintasunak bizirauteko estrategiak alderatuta uler daitezke hein batean. Izan ere, landareak fotosintetizatzaileak eta mugiezinak izanik, hazkunde-eredu malguak eta irekiak dituzte. Horrela, ingurune baldintzetara moldatzeko malgutasuna adieraziko dute. Meristemoen bidez hazkuntza mota hau ahalbidetuko da. Animaliek aldiz, enbriogenesi prozesuan organo guztiak eratuko dituzte eta haien hazkuntza mugatua izango da.

Landareek behar beharrezkoa dute fotosintesia burutzeko. Baina horretaz aparte informazioa ere bidaltzen diete landareei prozesu desberdinak erregulatzeko. Tropismoa, loraketa, egun eta gaua identifikatzeko hartzaileak, ...

Landarearen garapena aztertzean, hainbat faktore mugatzailek parte hartuko dute eta prozesu oso konplexua izango da.

- HAZKUNTZA: Luzapen zelularrarekin eta zatiketarekin loturik dago. Landarearen biomasa emendapena emango da.
- DESBERDINTZAPENA: material genetikoan aldaketak eta adierazpen genetikoaren erregulazioa ematen da. Zelulak funtzio zehatz batean espezializatu eta heltzeari datza.
- MORFOGENESIA: Aurreko bi prozesuen gauzatzea modu koordinatu eta integratu batean ematea ahalbidetzen du.

LANDAREAREN EGITURAK

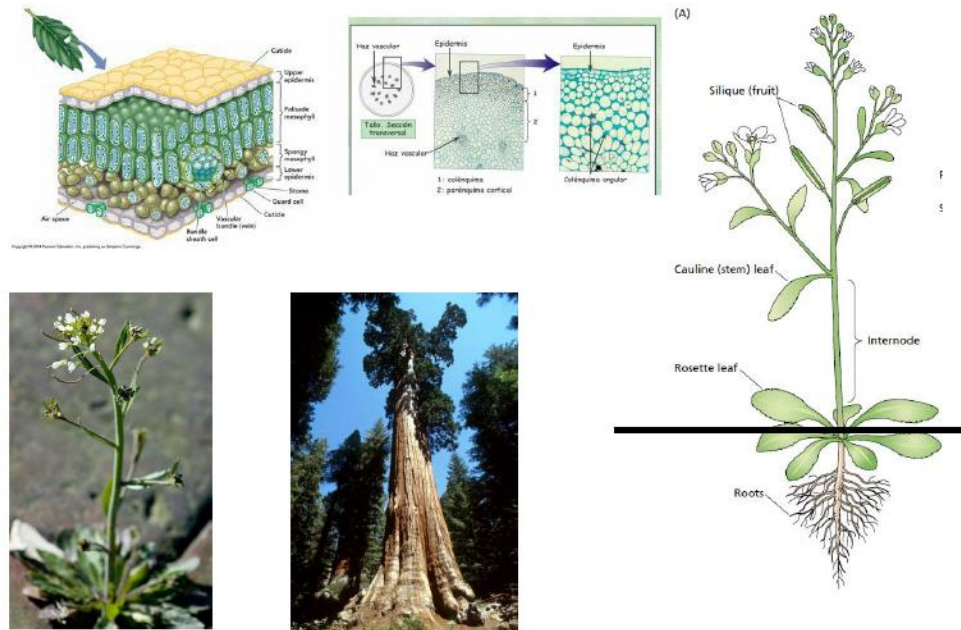
Landareak egitura axialak dira, hau da ardatz bat dute eta organo ezberdinak ardatz hori jarraituz egituratzen dira simetrikoki. Ardatz hori lurzoruarekiko perpendikularki ageri da eta goiko partean zurtoinak eta beheko partean sustraiek eratzen dute. Ardatz sekundarioak ere badaude, ageriko partean zurtoinetik garatzen diren adarrak eta beheko partean sustrai sekundarioak.

Axialak izateaz gain egitura polarrak dira, hau da, ardatza kontuan izanik beheko partea eta goiko partea ez dira berdinak. Goiko puntari apikala deritzo eta behekoari basala.

Enbriogenesi prozesuan ezartzen den beste egitura ehunak patroia erradial bat jarraituz egituratzen direla da. Ehunak patroia erradial bat jarraituz egituratzen dira, beti modu konkretu batean kokatzen direlarik. Kanpoan beti epidermia izango dugu, ondoren barneratzen goazela oinarritzko ehuna eta kortexa, eta barrurago ehun baskularra.

Landareen beste ezaugarri ohiko bat forma eta hazkuntza zehaztugabea da, hau da, landareen enbrioieta ez da ez hosto, ez zurtoin ezta sustrairik garatzen, meristemoak baizik. Zelula-gune horietan zatiketa zelularra nagusitzen da, eta inguruneko baldintzen arabera landarearen hazkundera ezberdinduko dute (Adar gehiago edo gutxiago, hosto gehiago edo gutxiago...).

Ondorioz, enbriogenesia lau ezaugarri nagusi daude: egitura axiala, egitura polarra, ehunak patroia erradial bat jarraituz egituratzen dira eta forma eta hazkuntza zehaztugabea dute.



Hau dena kontutan hartuta, badago beste berezitasun oso garrantzitsu bat: landarearen gorputza beti modularki hasiko da. Meristemoa hazkuntza jasaten hazten denean, egitura berdina garatuko dira. METAMEROAK=moduluak= fitomeroak. Modulua adabegi eta adabetartea izango da. Egitura hauek zurtoinean zehar errepikatuko dira. Hazkuntza beti moduluetan ematen da. Pilotaxiaren arabera hosto bat baino gehiago eratzen da. Hau potentzialki hilezkorra da. Moduluak nahi haina emendatu daitezke.

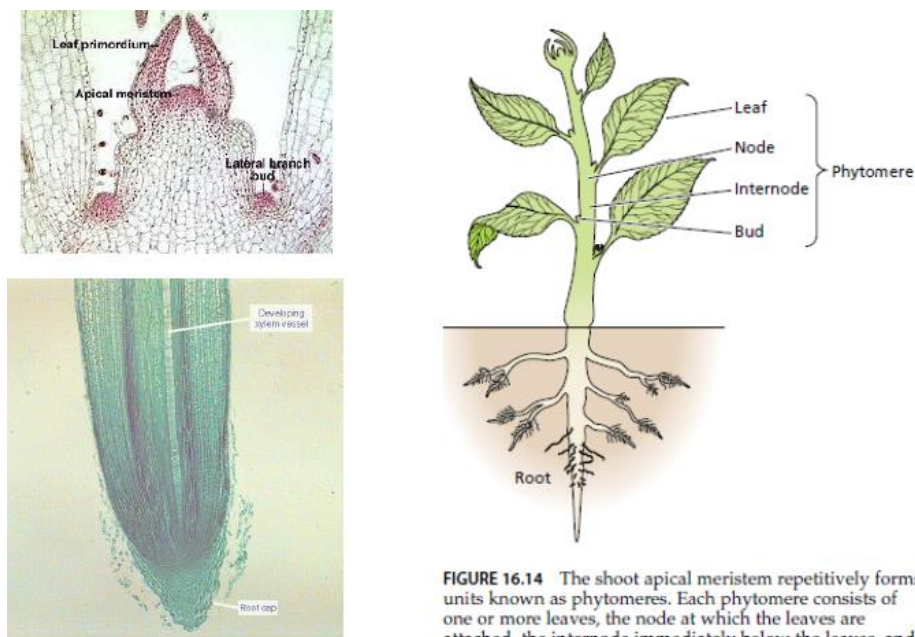


FIGURE 16.14 The shoot apical meristem repetitively forms units known as phytomeres. Each phytomere consists of one or more leaves, the node at which the leaves are attached, the internode immediately below the leaves, and one or more buds in the axils of the leaves.

Nahiz eta hazkuntza indeterminatua dutela esan, ez da guztiz zehatza. Egitura batzuk, hala nola meristemoak eta sustraiak etengabe hazteko gaitasuna dute. Baina beste zenbait egituren biomasa nahiko konstante mantenduko da. Egitura hauek hazkuntza determinatua edukiko dute: hostoak, fruituak, loreak, ...

HORMONAK INFORMAZIO ITURRI BEZALA

Haziaren garapena	AUXINAK
Fruituaren garapena	GIBERELINAK
Hozidura	
Hazkuntza begetatiboa	ZITOKININAK
Ugalketa fasea	ABA
Hostoen, fruituen,... erorketa	ETILENOA

Zein hormonak eragiten du prozesu bakoitzean?

AUXINAK:

- 1.Zurtoinaren luzapena
- 2.Luzapen zelularra
- 3.Tropismoak(fototropismo eta grabitropismo)
- 4.Puntako nagusitasuna (dominantzea apikala)
- 5.Errizogenesia (sustraien garapena)
- 6.Absizio inhibizioa
- 7.Fruituen garapena

GIBERELINAK:

- 1.Zurtoinaren luzapenaren kontrola
- 2.Fruituaren garapena
- 3.Hazien hozidura

ZITOKININAK:

- 1.Zatiketa zelularra
- 2.Organogenesia
- 3.Puntako nagusitasunaren inhibizioa
- 4.Mantenugaien mugimendua
- 5.Hostoen seneszentzia atzeratu

AZIDO ABSIZIKOA

- 1.Itxiera estomatikoa ur-estres baldintzetan
- 2.Beste estresen aurreko babes-mekanismoa
- 3.Hazien hoziduraren inhibizioa
- 4.Hazkunde begetatiboaren inhibizioa
- 5.Seneszentzia (abszizioasustatu)

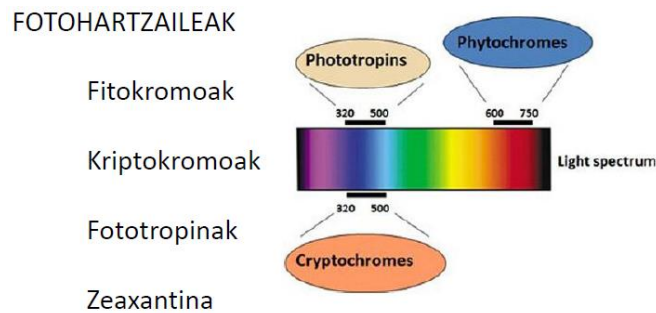
ETILENOA:

- 1.Fruitu klimaterikoen heltzea
- 2.Abszisia
- 3.Lodietarako hazkundera
- 4.Epinastia
- 5.seneszentzia
- 6.Sustraien eraketa

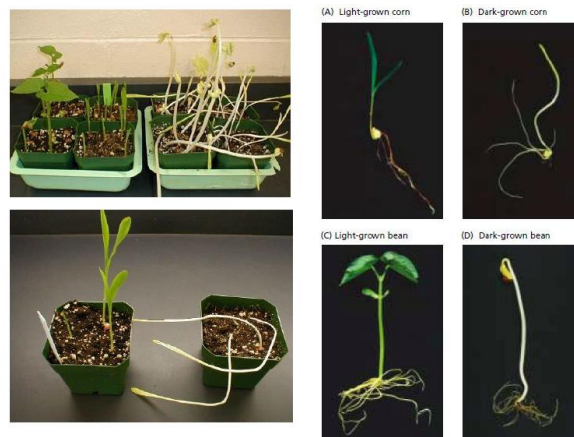
ARGIA INFORMAZIO ITURRI BEZALA

Seinale funtzioa duten konposatuek argi izpi gorri eta urdinak xurgatzen dituzte. Baina berez ftohartzaileak proteinak dira. Aldiz klorofilak pigmentuak. Egitura oso ezberdinak dira. Zenbait egiturek ez dute klorofilarik behar baina argi gabe hozitzen dira. Adibidez, esparragoak.

- Kromoproteinak dira, bi parte oso diferentziatuez eratuak: zati batek argia xurgatzen du (kromoforoa) eta beste zatia proteikoa da.
- Klorofila pigmentuekin konparatuta, kantitate nahiko txikietan topatzen dira.
- Xurgatzen duten uhin-luzeraren arabera ftohartzaile ezberdinak daude.



Zenbait esperimentutan espezie berdineko haziak argitan eta ilunean landatu dira. Biak hozi arren, argipeko hazkuntzan zurtoinak berdetu eta sendotu egiten dira. Aldiz, argi-gabekoan zurtoin zuriak askoz ere luzeagoak eta meheagoak dira. Honi ESKOTOMORFOGENESIA deritzo. Landare zuriak etiolizatuak daudela esaten da. Behin argia jasotzen dutenean, oso denbora gutxian, orduetan, berdetzen hasten dira. Izan ere, klorofilen sintesirako argia beharko da. Honela, desetiolizazio prozesua aurrera eramango da. Eskotomorfogenesia ez daukagunean FOTOMORFOGENESIA burutuko da.



Argiak zein funtzio ditu?

- Tropismoa
- Argi iluntasun argi kopuru → fotoperiodismoari loturiko prozesuak → ebaketa eta absizioa
- Argi kalitatea eta kantitatea → fotomorfogenesiari loturiko erantzunak → hozidura zenbait espezietan eta desetiolizazioa.

Haziak normalean lur azpian egoten dira. Nola nabaritzen dituzte argi-izpiak? Lurzoruak oso egitura konplexuak dira eta bertan mineralek askotan kristalak eratzen dituzte. Kristal horiek argia islatuko dute. Gehienetan ez da argi askorik beharko hozidura aurrera eramateko. Estimatzen den intentsitate minimoa 0,01ekoa izango da. Horrela, mineralek argia islatu eta haziaren metabolismoaren aktibazioa emango da.

FOTOHARTZAILEAK

Fotohartzaileak proteinak dira. Zati batek argia xurgatzen du (kromoforoa) eta beste zatia proteikoa izango da eta aktibitate entzimatikoa izan dezake. Kromoforoa kitzikatzean, proteinaren konformazio aldaketa eragingo du. Kontzentrazioaren aldetik, fotopigmentuekin konparaturik (klorofila, karotenoideak, ...) oso kantitate txikitan agertzen dira eta haien ikerketa oso zaila da.

➔ FITOKROMOAK

Fitokromoa 125 kDa inguruko masa molekularra duen proteina pigmentu urdin bat da. Fitokromo mota asko egongo dira, (a,b,c,d,e familiak). Segun eta zer konbinazio dauden, erantzun bat edo bestea emango da.

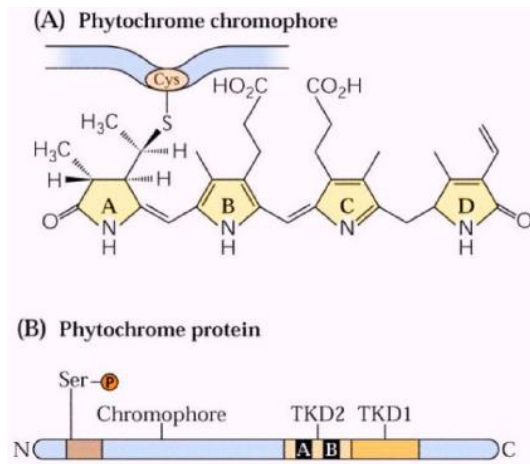
Burutzen dituzten funtzioak oso desberdinak dira. Erantzun biokimiko azkarrak ematean, mintz potentzian eta ioien fluxuan aldaketak emango dira. Erantzun biokimiko geldokoetan, adierazpen genetikoan aldaketak sortaraziko dira. Zitokromoek, kasu honetan, transkripzio faktore bezala jokatu dute.

Fitokromoak argi gorria xurgatuko dute, (600-750 nm) artekoa. Argia, era desberdinetan xurgatu dezakete. Horretarako, floentzia eta irradiantzia kontzeptuak bereiztu beharko ditugu. Floentzia: azalera unitateko heltzen diren fotoi kopurua. Ordea irradiantziak baita ere denbora hartzen du kontuan.

Parametro hauek kontuan haturik, fitokromoek 3 erantzun mota dituzte:

- Oso fluentzia txikiko erantzunak ➔ zitokromo horri heltzean zaizkienean 0,0001-0,05. Agian bi ordu edo 3 ordu beharko ditu. Baina behin zifra horietara iritsita, erantzuna aktibatuko da.
- Fluentzia txikiko erantzunak.
- Irradiantzia altua ➔ denbora jakin batean fotoi asko heltzea

Fitokromoak dimero bezala ageri dira. Azpiunitate bakoitzak bi osagai ditu: argia xurgatzen duen kromoforo izeneko pigmentu molekula (amino muturrean) eta apoproteina deituriko peptido katea. Denak, holoproteina eratzen dute. Soilik holoproteina sortzen denean xurgatu dezakete argia. Fitokromoaren apoproteina kromoforoarekin lotzea autokatalitikoa izango da. Kate guztia tetrapirrol lineala da. Zeri gogorarazi? Klorofilan eraztuna tetrapirrolikoari.



Zenbait saiakera burutu ziren haien funtzionamendua hobeto ulertzeko. Horietako bat honako hau da: letxugaren haziak ilunpean mantendu ziren. Ez zen hozidurarik eman. Argi gorriari esposatzean, hozidura aktibatu zen. Ondoren argi urruna eman zitzaien eta hozidura eten zen. Ondoren, argi gorria eta hozidura berriz ere ematen zen. Zientzialarien galderak hurrengo hauek: Orduan bi zitokromo daude eta bakoitzak kontrako funtzioak dituzte? Molekula berdina da?



Zenbait ikerketa burutu ondoren, ondorioztatu zuten fitokromo bakarra zela eta argi uhinaren arabera konformazio aldaketa bat jasaten zuela. Pfr moduan aktibo dago, baina argi gorri urruna xurgatzean, inaktibatu egingo da Pr formara. Haren konformazio aldaketaren ostean argi urruna xurgatzeko ahalmena bereganatuko du. Zitokromoa Pfr forman dagoenean, hozidura emango da.

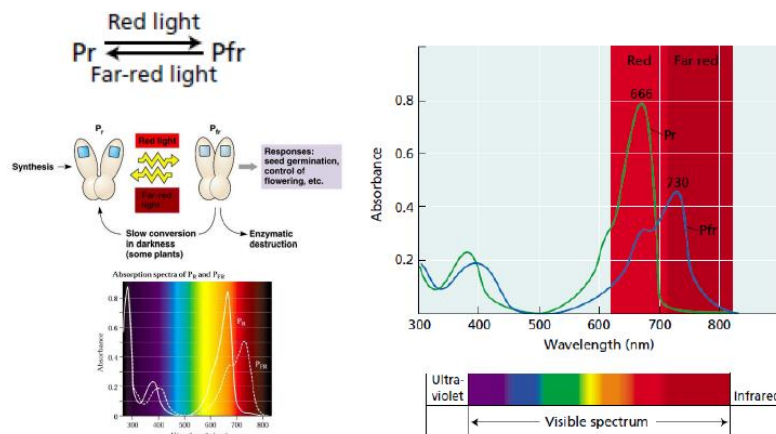


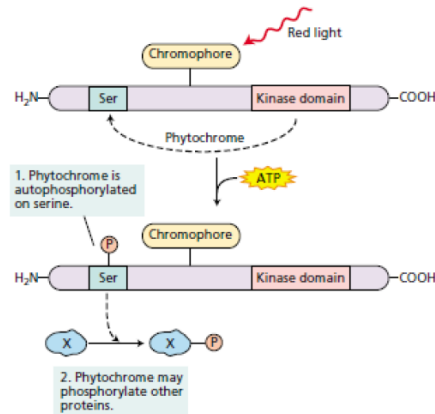
FIGURE 17.3 Absorption spectra of purified oat phytochrome in the Pr (green line) and Pfr (blue line) forms overlap. (After Vierstra and Quail 1983.)

Grafikoan ikusten da nola Pr-ren absorbantzia maximoa 665nm-ko uhin luzeran eman dela eta Pfr aldiz, 730nm. Kontzeptu honi fotoitzulgarritasuna deritzo.

Erregulatzen dituzten prozesuak:

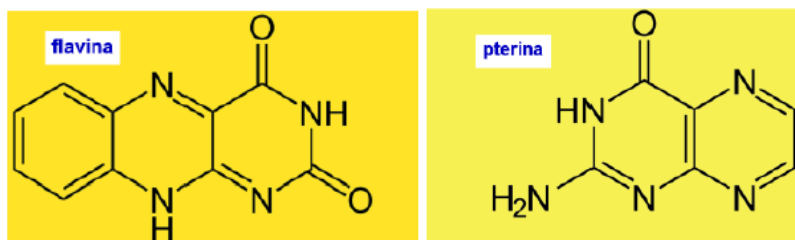
- Peziolo eta adabetarten luzapena
- Hostoen hazkundera
- Estomen desberdintzapena
- Tuberkuluen eraketa
- Hazien hozidura
- Loraketa
- Eskotomorfogenesitik fotomorfogenesirako bidea sustatu (zurtoinaren luzatze-tasa txikitu, kako apikala zuzentzen hasi, pigmentu berdeen ekoizpena)

Landare-fitokromoa beste proteina batzuk fosforilatzen dituen serina/treonina kinasa autofosforilatzaile bat da.



➔ KRIPTOKROMOAK

Bi kromoforodun proteinak dira. Alde batetik, flabina adenina dinukleotidoa (FAD) eta baita pterina. Hegaztien lumetan agertzen dira eta hegaztiekin kolore brillantea ematen diete. Egiturak dituen lotura bikoitzek argiaren xurgapena ahalbideratzen diete. Kriptokromoek argia jasotzean, bi gauza egin dezakete. Alde batetik, fosforilatu eta beste proteinen fosforilazioa burutu, seinale kaskada martxan jarri eta bestetik, zenbait proteinen degradazioa burutu (transkripzio faktoreak aktibatuz → DNA-n loturik adierazpena erregulatuz). Fosforilazio eta proteinen degradazioa oso garrantzitsuak izango dira argi bidezko seinaleen transdukzioan. Urdin eta ultramore uhin luzera xurgatuko dute.



Erregulatzen dituzten prozesuak:

- Mintzen desfosforilazioa
- Pezioloaren luzapena
- Kotiledoi zabalpenaren sustapena
- Antozianinaren ekoizpena
- Hipokotilo-luzapenaren etendura
- Erloju zirkadianoaren erregulazioa

*Funtzio asko landarearen garapenarekin erlazionaturik daude eta hormonekin batera loturik egongo dira.

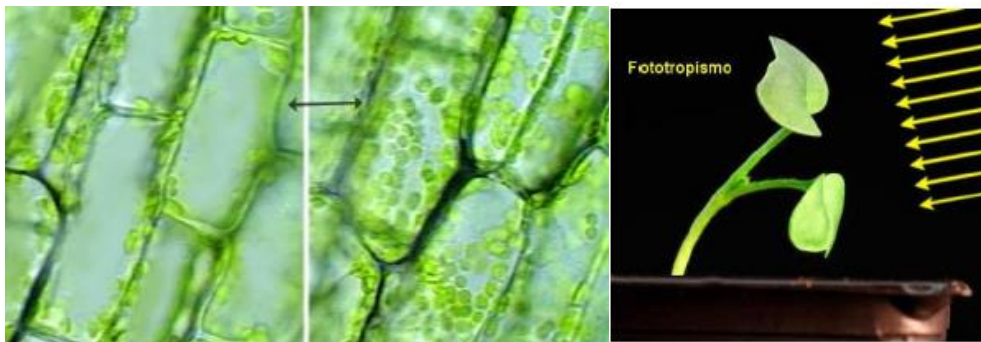
➔ FOTOTROPINAK

Argi urdina xurgatzen dute eta bi flabin mononukleotidoz osaturik daude (FMN). Proteina hauek, kinasak baldin badira (mutur batean serina treonina fosforilasa jarduera badute N muturrean). C muturrean aldiz, flabinak egongo dira. Hormonen mugimendua emateko, lehen seinalea fototropinek jasotzen dute.

Erregulatzen dituzten prozesuak:

- Fototropismoan parte hartu
- Landarexka etiolatuen hazkundearen inhibizio azkarrean parte hartu
- Kloroplastoen mugimenduan
- Hosto-zabalpeenean parte hartu

Landareek ez dutenean fotosintesi gehiagorik burutu nahi, kloroplastoak bata bestearen azpian metatzen dira modu erregulatuan. Aldiz, fotosintesia burutu behar denean, kloroplastoak azalera osoan zehar hedatzen dira. Horretarako, zelulan zitoeskeletoa martxan jarriko da. Beharrezko seinalea fototropinek emango dute.

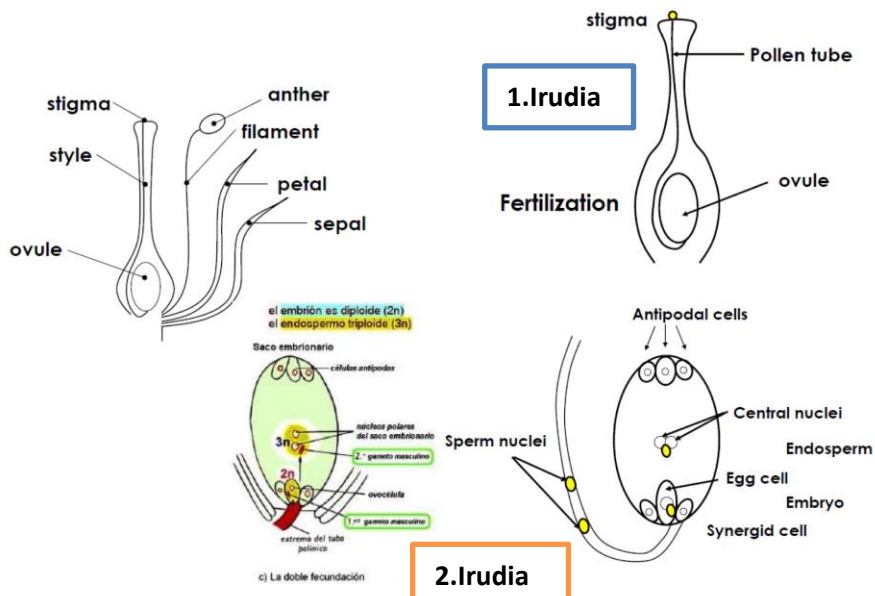


Ez badago argirik, landareak zuri haziko dira. Honi, etiolizazioa deitzen genion. Orduan, argia ematean desetiolizazio prozesuan fototropinek parte hartzen dute. Hau ikertzea, oso zaila izaten da. Askotan landare mutanteekin ikertzen da proteina askok parte hartzen dutelako eta horrela mekanismoak kontrolatuagoa eta sinplifikatuago izan ditzakegu.

9. Gaia. Haziaren eta fruituaren garapena

1. OROKORTASUNAK

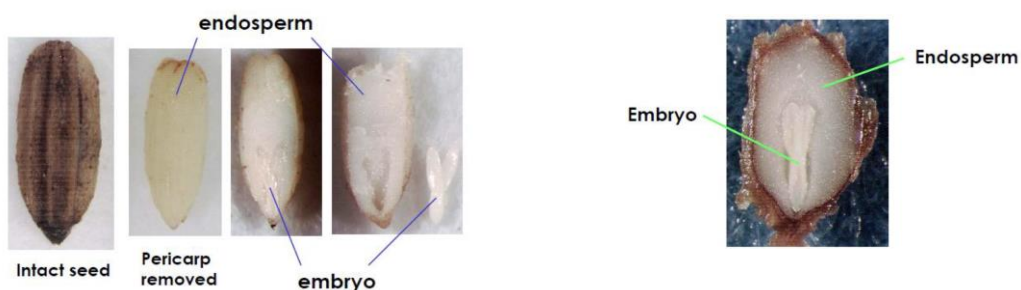
- Noiz ematen da haziaren garapena eta nondik dator hazi hori? Hazia zer da?



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.

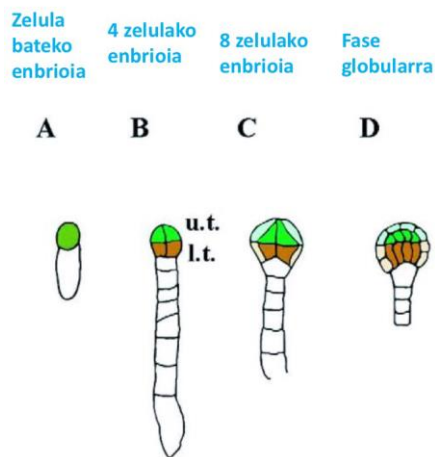
Hazia garatutakoan haxe edukiko dugu: enbrioia, inguruan endosperma, eta kanpoaldean testa (kolore marroia daukana). Endospermorik ez badago kotiledoiak betetzen du erreserba funtzioa; izan ere, endospermoa angiospermoek sortutako ehun triploide horretatik eratuko baita. Soilik angiospermoek garatzen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

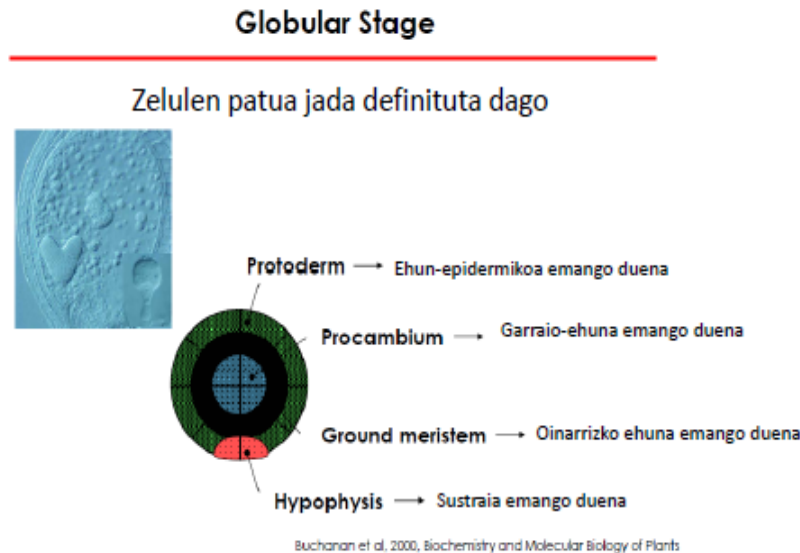
C) Zelula apikala, 4 zatitan banatzen da eta gero **8 zeluletako** (fase oktantea) **enbrioia** lortzen da. Azken fase honetan, goiko 4 zelula horiek bideratuak egongo dira kotiledoiak eta zurtoineko meristemoa emateko. Beheko 4 zelulak hipokotiloa eta sustraietako meristemoa emango dute. Hemen auxinak 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.

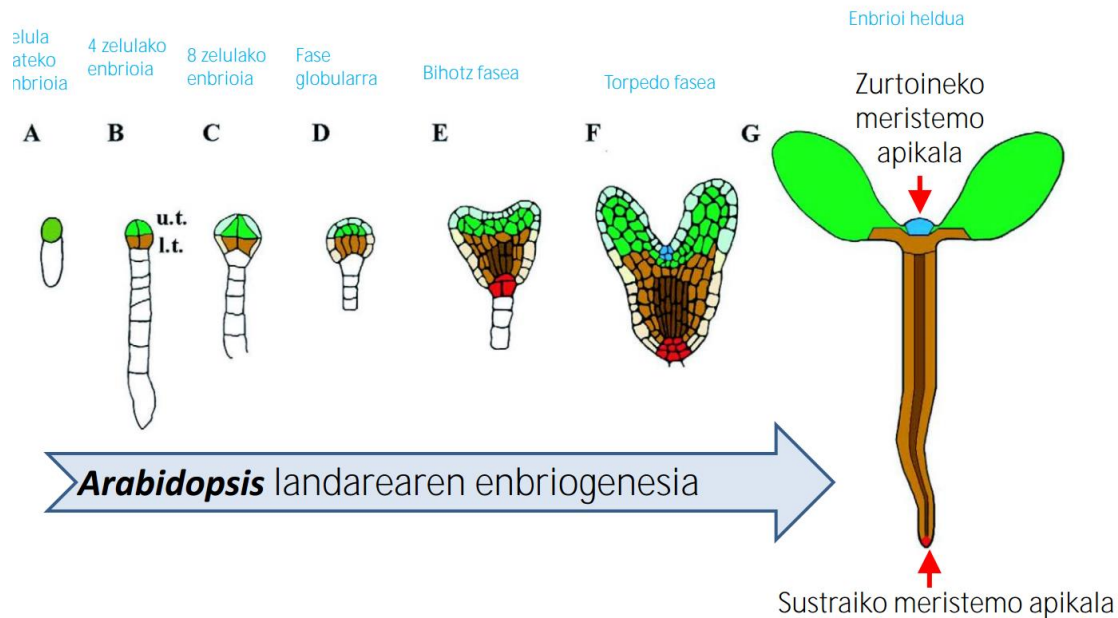
- Oinarrizko meristemoak → kortexa emango du.
- Hipofisia → sustraia emango du.

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

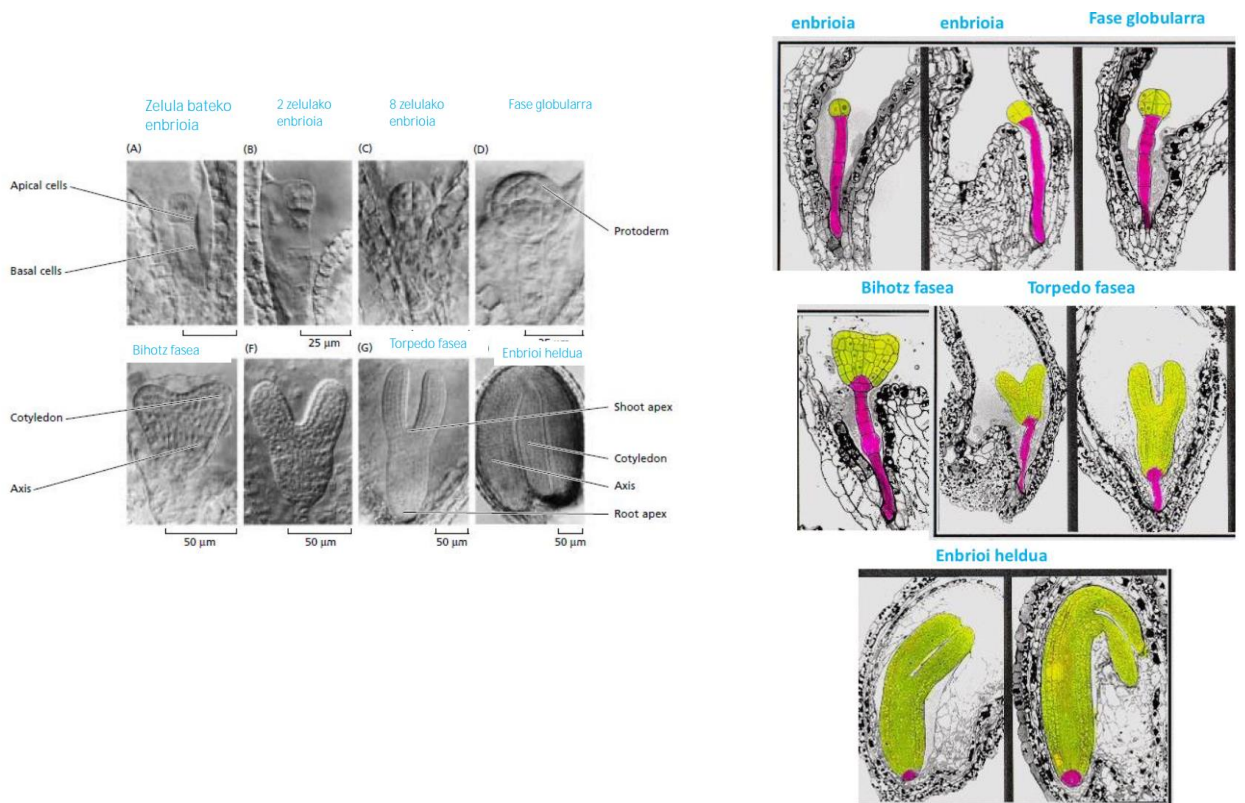


Enbrioiaren lehenengo faseetan polaritatea eta determinazioa ezartzen dutenak, AUXINAK dira. PIN proteinak, auxinen garraio polararekin lotuta dago, eta PIN proteinek mintzean duten posizioaren arabera, zelula batetik bestera auxina kontzentrazioak desberdinak izango dira. PINen posizioaren arabera, 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.

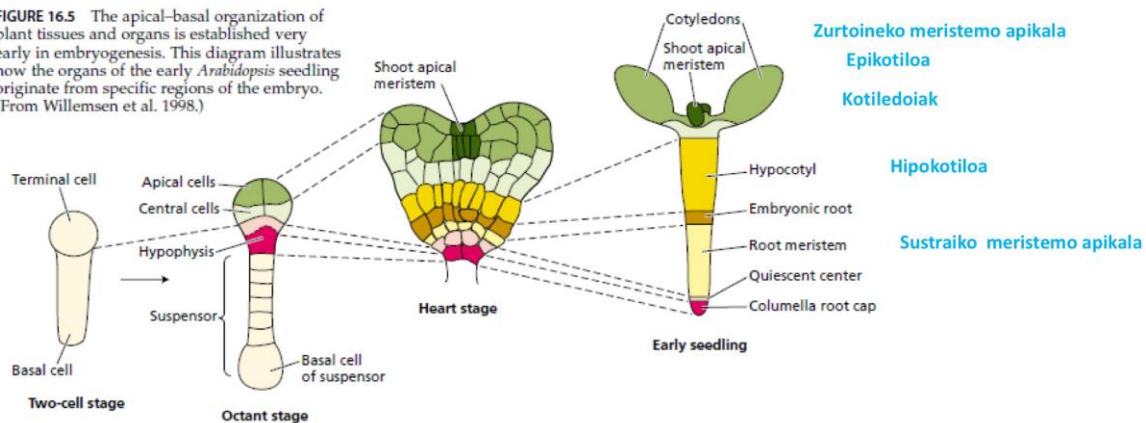


F) Torpedo fasea: bihotz fasetik aurrera zatiketa zelularrak jarraitzen dute eta kotiledoiak eta hipokotiloa luzatzen dira, orduan enbrioiak “torpedo” forma hori hartzen du. Fase honetan kotiledoi garatuak sortuko dira, baina ez dira izango benetako hostoak. Ezberdintzatzen hasten dira meristemo apikala eta basala. (Goiko rudioan 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:

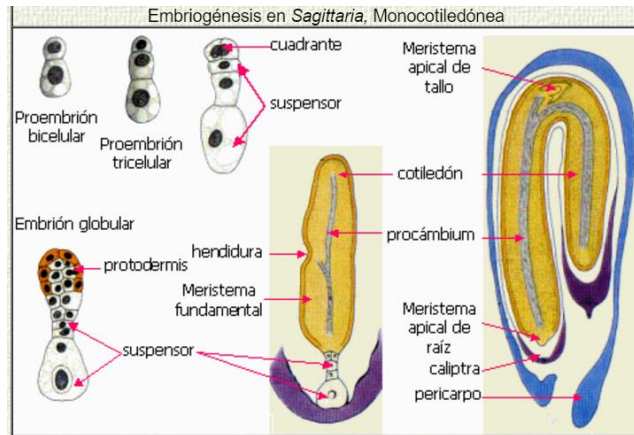
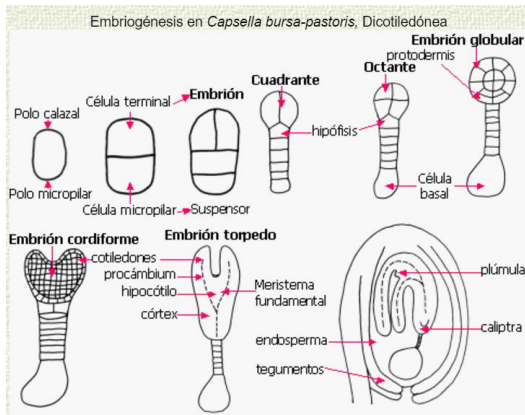
- ✓ Zurtoineko meristemo apikala
- ✓ Epikotiloa
- ✓ Kotiledoia/ak
- ✓ Hipokotiloa
- ✓ Sustraiko meristemo apikala.

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.

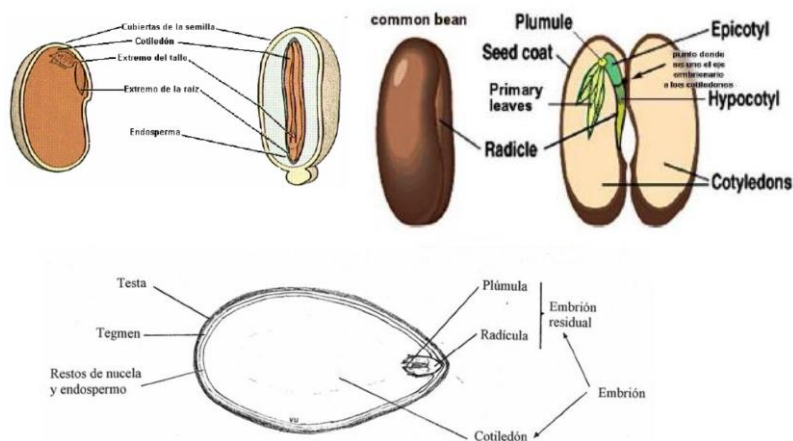
Hazi batzuek ez dute endospermoa garatzen, beraz kotiledoia bere funtzioa beteko dute. Kotiledoien tamaina oso ezberdina da espezie batetik bestera eta espezie batzuetan bi kotiledoi beharrean, kotiledoi bakarra agertu daiteke.



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.

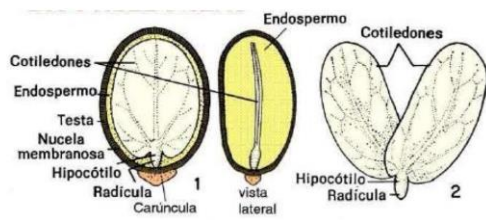


3. ENDOSPERMOAREN ERAKETA

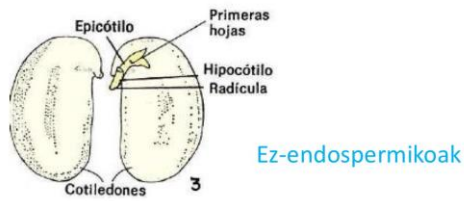
Endospermoa: erreserba funtzioa daukan ehuna edo egitura triploidea da. Behin endospermo hasikina izanda, etengabeko zatiketak ematen dira eta zelula kopurua handia denean, erreserbak akumulatzen hasiko dira. Endospermo honetan batez ere karbohidratoak, lipidoak eta proteinak metatzen dira landarearen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

Endospermoaren eraketa

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

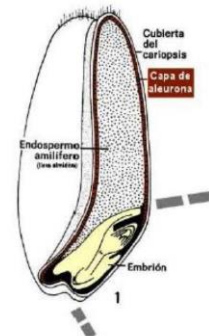


Ricinus communis
Fam.: Euphorbiaceae Endospermikoak



Phaseolus vulgaris
Fam.: Fabaceae

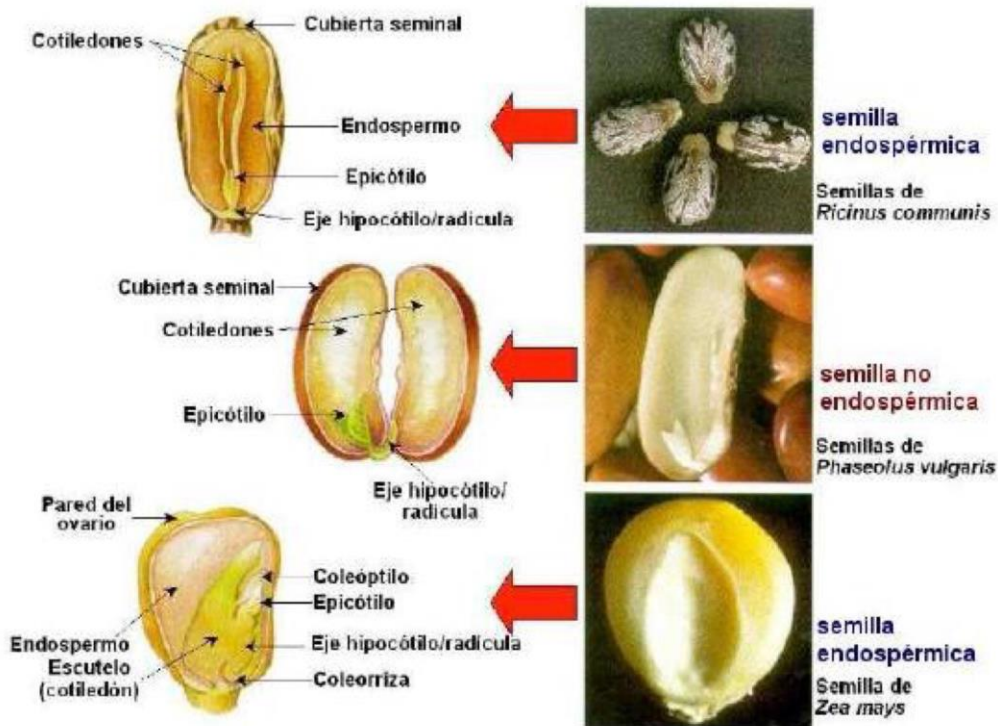
Landare monotiledoneoak:
---Endospermikoak



género *Triticum*, Fam.: Poaceae

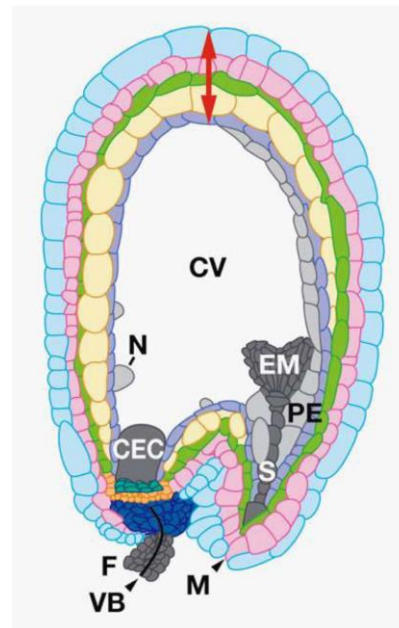
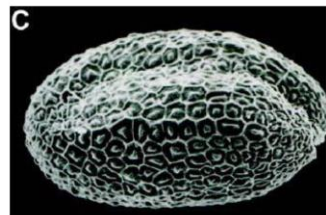
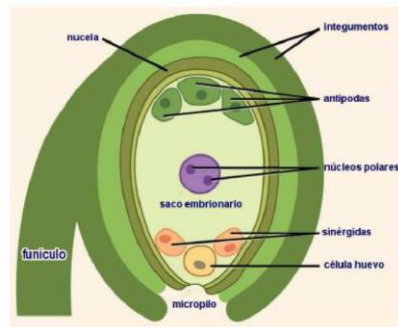
Endospermikoak

Karbohidrato gehienak (pisuaren %75) metatzen dituzten landareak; artoa, garia eta arrosa dira, zerealak hain zuzen ere. Artoa batez ere Ameriketara, arrosa 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.



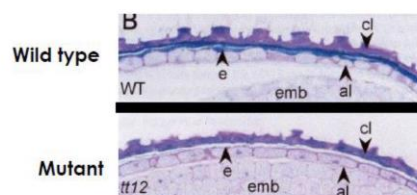
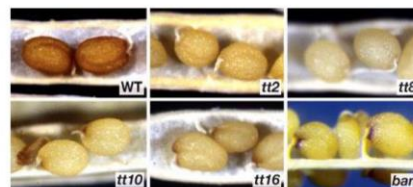
4. TESTAREN ERAKETA

Testaren eraketa



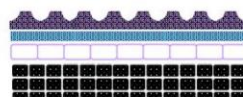
Testa haziaren azala da. Jatorri amatiarra dauka, hau da, testa emateko ez da ernalketa eman behar. Testak minimo bi geruza dauzka eta batzuetan, obuluaren inguruan zein geruza zeudenaren arabera, geruza gehiago ager daitezke. Kutikula duen **geruza oso hidrofobikoa** da, ura hazi barnera ez sartzeko 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)

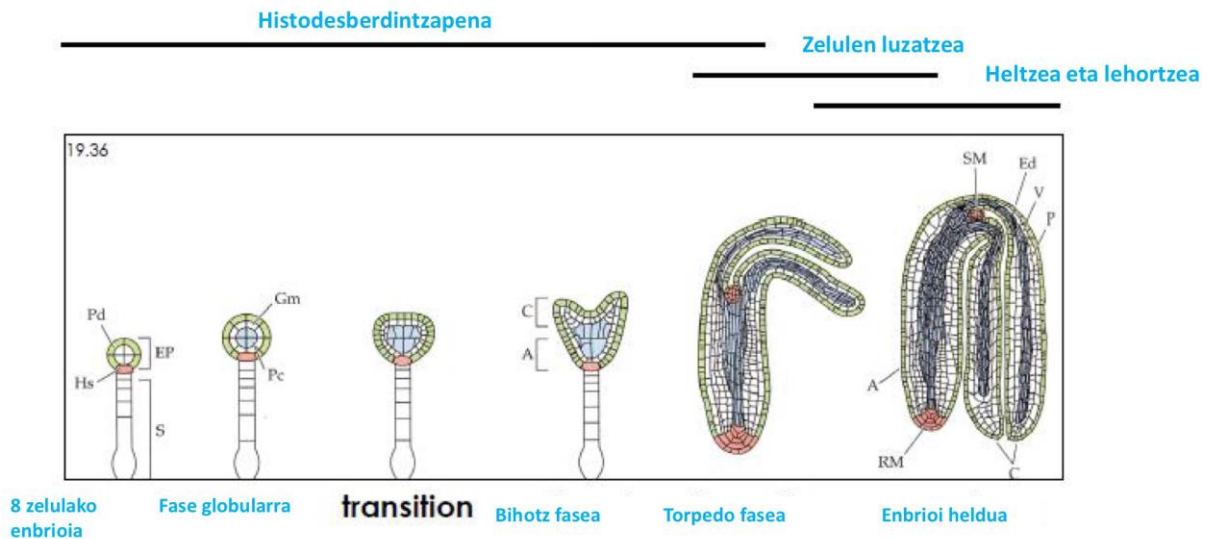


testa
endosperm
embryo

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 erreserba 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

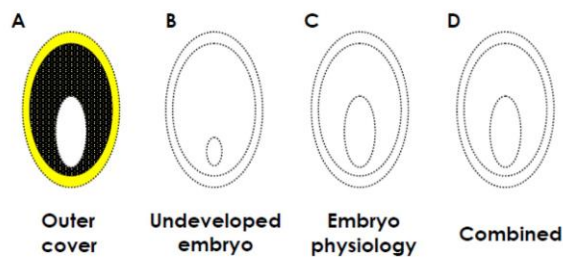
Haziak uda partean garatu direnean, ingurune baldintzak oso onak izan daitezke hozitzeko, baina landareak daki ez zaiola komeni, datozen garaia desfavoragarriak direlako. Horregatik, sorgorraldi primarioan sartzen da. Baldintzak aldatzen direnean, hazia guztiz heldu da eta hozitu daiteke, baina dagoeneko kanpoko baldintzak ez dira egokiak izango (neguan gaudelako). Hazi hau hartuko bagenu eta baldintza faboragarrian 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**

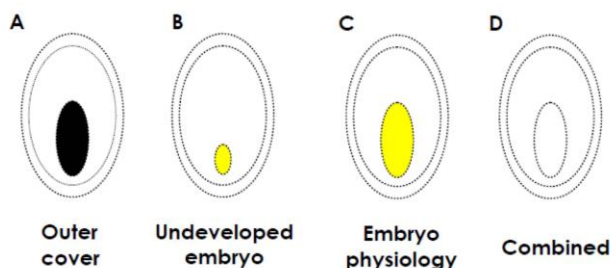
Testak negatiboki eragingo du. Alde batetik, ez du ura sartzen uzten eta horregatik, hazia isolatuta eta deshidratatuta mantenduko da. Iragazkaitza izateaz gain, testa oso gogorra da eta barrera mekanikoa da enbrioia hazkuntzarako, bere aktibitate minimoan mantenduko da, alegia.

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 ubiquitinizatzen 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, O₂ 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.

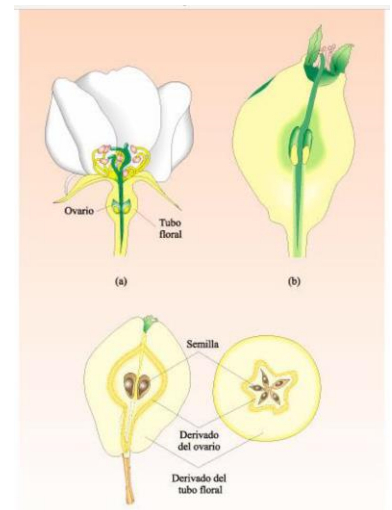
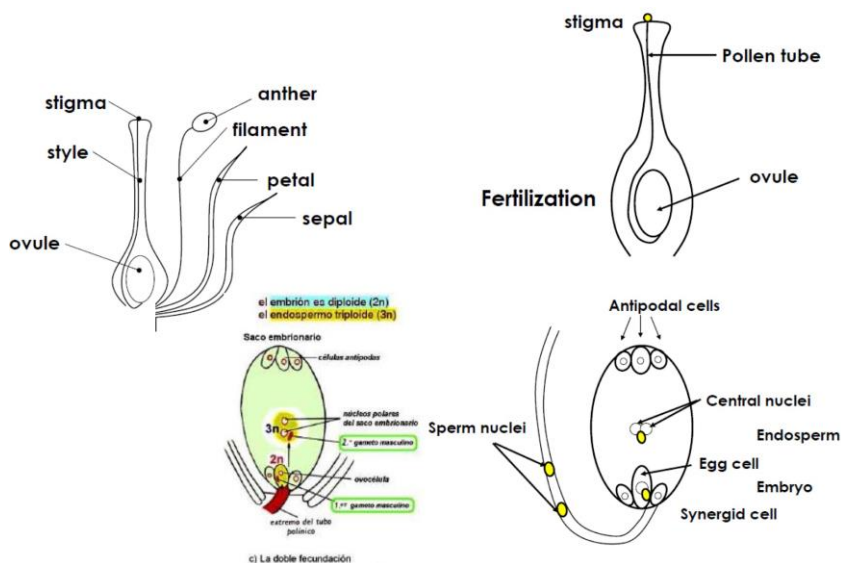
9. 2 Gaia: Fruituaren garapena

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

1. OROKORTASUNAK

Fruituaren egitura eta sailkapena:

Lorearen ginezeoa fruitua bihurtzen da, fruitua lorearen ginezeo eraldatu da non barruan haziak dauden. Angiospermoek, lore propioa garatzen duten guztiek, fruitua garatzen dute. Fruitua garatzeko ernalketa bat eman behar da.



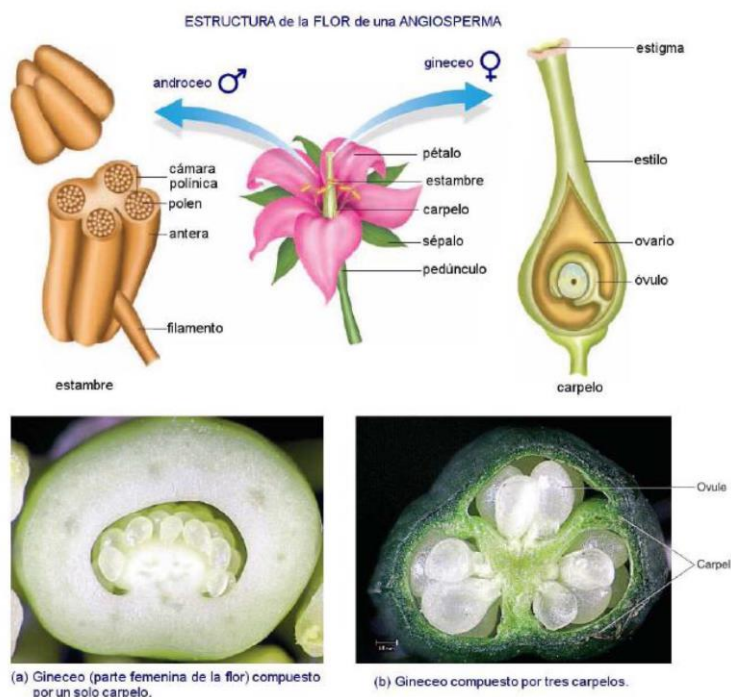
Ernalketa emateko, polinizazioa ezinbestekoa da eta hau erregulatzen hainbat faktorek hartzen dute parte:

- **Temperaturak** tutu polinikoaren eraketa erregulatzen du. Temperatura optimoak 25-30°C-koak izaten dira. Modu zuzenaz gain, zeharka ere temperaturak polinizazioa mugatzen du, adibidez, erleentzat temperatura optimoa 20-25°C delako eta beraien mugimendua temperatura horren menpe dago.
- **Hezetasunak:** ingurunea oso lehorretan bada, zaila da polena estigmara itsastea.

Behin polinizazioa arrakastatsua denean eta ernalketa eman denean, ernalketa eman dela ziurtatzeko modua petaloen zimeltzea da. Zimeltzearekin batera obulutegiaren garapena hasten da. Obulutegia fruitu bihurtzearen trantsizio horri fruituaren hartzea

deritzo. Obulutegiaren garapenaren hasieran, zatiketa zelularrak oso ugariak dira, eta guztiz beharrezkoak fruituaren hartze prozesurako. Karbohidrato iturri nahikoa eta tenperatura optimoak izatea ere ezinbestekoa da fruituaren garapenerako. Izan ere, ahiz eta baldintza optimoak egon eta lore meristemoa egoera onean egon, ez badago karbohidrato erreserba nahikorik, fruituaren garapena bertan behera uzten da.

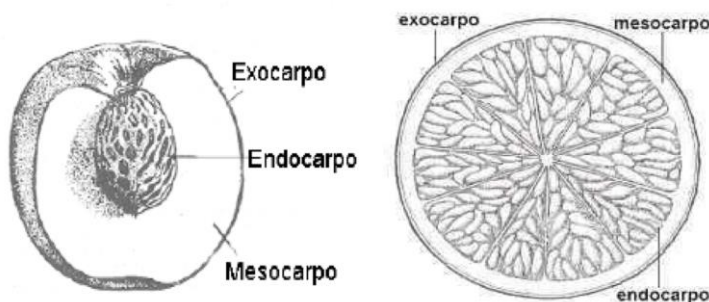
Irudi honetan angiospermo baten lorearen estruktura azaltzen zaigu:



Fruituari ere **PERIKARPO** deritzo, eta geruza desberdinetan banatu daiteke:

- **EXOKARPOA**: kanpoko geruzari deritzo, azala. Obulutegiaren epidermisetik eratortzen da.
- **MESOKARPOA**: erdiko geruzari deritzo eta obulutegiaren tarteko gunetik, kanpoko epidermisaren eta barruko epidermisaren artean dagoen geruzatik eratortzen da.
- **ENDOKARPOA**: barruko zatia, hazia inguratzen dagoena. Normalean endokarpoa osatzen duten zelulen pareta fina da, baina baliteke pareta gogor eta sendoak sortzea, melokotoiaren kasua, esaterako.

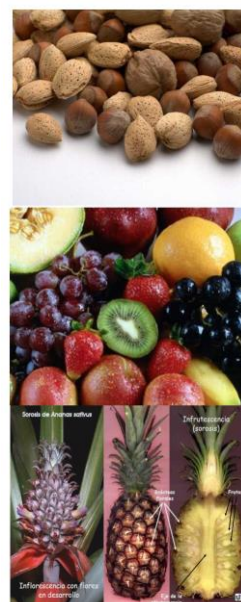
Fruitua ulertzeko ezinbestekoa da beraz **ginezeoa** nolakoa den ezagutzea. Obulutegiaren hosto karpelarrak eraldatu egiten dira, **perikarpoa** eratuz.



Fruituaren egiturari dagokiola, heldutasunean **perikarpoa** kanpo-epidermian (**exokarpoa**), barne-epidermian (**endokarpoa**, hazia estaltzen duena), biak finak eta geruza bakarrekoak, eta horien tarteko **mesokarpoan**, hainbat zelula geruzataz osatutakoan, bereizten da.

Geruza hauen egituraen arabera, FRUITU MOTA ezberdinak ditugu:

- Bakunak (soilik obarioa fruituan eraldatzen denean)
 - Lehorrak
 - Irekiorrak (dehiztenteak)
 - Itxiorrak (Indehiztenteak)
 - Mamitsuak
- Konplexuak: pomoa (sagarra), heterioa
- Polikarpikoak (agregatuak)
- Infruteszentziak



Adibideak:

- Bakunak, lehorrak eta irekiorrak: lekak, ezkurak..
- Bakunak lehorrak eta itxiorrak: kariopsidea (artoa), haziaren testak eta fruituak bat egiten dute.
- Bakunak eta mamitsuak: drupa, non endokarpoa gogorra da eta hezur bihurtzen da (melokotoia).
- Fruitu konplexuak: pomoa (sagarra), heterioa (marrubia)...

Fruitu bakunak, lehorrak edo mamitsuak izan daitezke, fruituen heltzearen arabera.

Fruitu partenokarpikoak: hazirik ez dauzkate fruituak dira; hau da, ez dute ernalketarik pairatu. Hala era, badaude espezie batzuk kapazak direla ernalketa eman gabe fruitu partenokarpikoak emateko. Esaterako, kaki batzuk eta saltzen diren platano asko.

Batzuetan, obozelula batek ez dauka indar nahikorik fruitu baten garapena sustatzeko. Fruitu horrek hazi asko izango baditu obozelula bat baino gehiago ernaltu beharko da. Hazi gutxi emango dituzten fruituetan, obozelula bat ernaltzearekin nahikoa izango da fruituaren garapen osoa emateko. Baina adibidez, sagarretan hazi bakarra ez da nahiko izango fruituaren garapena emateko.

2. PARTENOKARPIA

Fruitu-hartzea= “Cuajar” gaztelaniaz, hasierako fasea da, trantsizio momentua non ernalketarekin batera, loretik ginezeo egiturak fruitura bihurtzen hasten den.

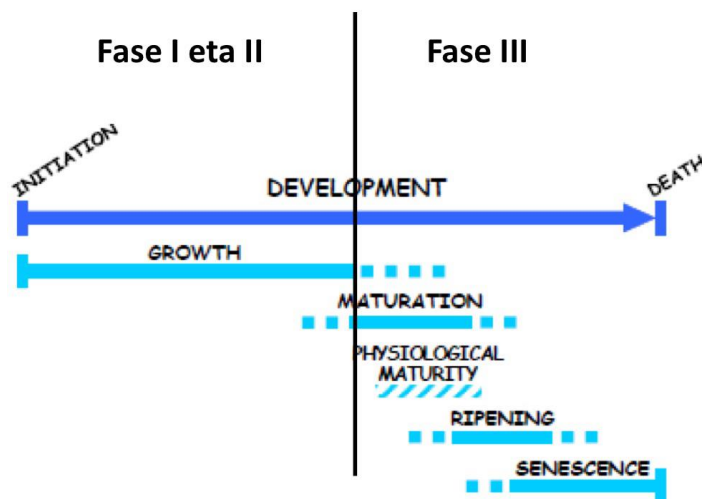
Partenokarpia: ernalketarik eman gabe fruituaren garapena emateari deritzo, era autonomo batean, espezie tropikaletan ematen da, adibidez (platano, kaki etab). Hala ere, modu exogeno batean lortu dezakegu partenokarpia: hormonon bidez induzitu edo estimulatu edo temperatura eta hezetasun altuekin edo fotoperiodo laburra denean ere eman daiteke, hau da argi orduaren arabera.

- **Ebolutiboki zer zentzu dauka partenokarpia autonomia emateak ez bada hazirik barreiatzen?** Autonomikoki gertatzen denean, baldintza konkretu batzuetan ematen da, askotan hormonekin zerikusia dutenak. Izan ere, kanpo faktore klimatiko jakinek induzitzen dutenez hormona kontzentrazio jakin bat, horrek eragiten du fruituaren garapena ernalketa gertatu gabe. Beraz, ez da landareak berak berez egiten duena eta ez da exogenikoki ezer gehitzen, baina baldintza klimatikoak sustatuta hori gertatzen da era autonomoan, nahiz eta landareak ez bilatu.

3. FRUITUAREN GARAPEN-FASEAK

Fruitu mota desberdinak daude, baina guztiek fase hauek betetzen dituzte.

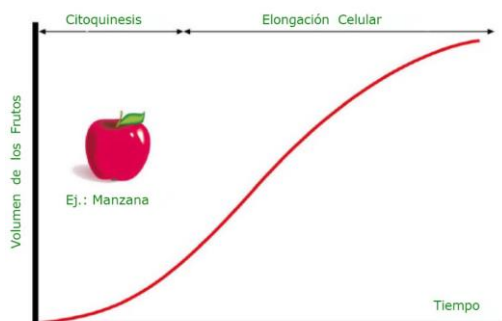
- **FASE I** (zatiketa zelularra): ginezeoan ematen dira etengabeko zatiketak eta periodo horretan fruitu horren zelula kopurua handitzen da.
- **FASE II** (luzapen zelularra): zelula horien luzapen zelularra ematen da, hau da, fruituaren zelula kopurua ez da aldatzen baina tamainaz handitzen dira. Bi fase hauek, (**I eta II**), fruituaren tamaina baimentzen dute, beraz hemen tamaina maximoa lortzen da.
- **FASE III** (heltze fasea): fruituaren heltzea ematen da.



Fruitu baten hazkuntzak kurba esponentzial bat jarraitzen du, **kurba sigmoidea**:

Hazkuntza **kurba sigmoideo siplea** duten fruituak:

- Lehen fasean, fruituaren tamaina ez da asko handitzen, baina heltzen da momentu bat non zatiketa moteldu eta elongazioa hasiko den.
- Bigarren fase horretan, hazkuntza lineala da, grafika lineala da, harik eta luzapen maximora heltzen den eta heltze prozesua, azken fasea, hasiko den. Hazkuntza esponentzialeko fase honetan, linealean, karpeloak, nuzelak eta enbrioiak tamaina ia definitiboa lortzen dute.
- Fruitu hauek, orokorrean, tamainaren hadipen jarrai bat jarraitzeagatik ezagutzen dira. Tamainaren handipen hau (bolumenari dagokionez), kurbari jarraituz, hasierako fasean eta azkeneko fasean, heltzetik gertu dagoena, txikiagoa da.
- Adibideak: sagarra, udarea, laranja, intxaurra eta almendra. Baiak fruituak adierazten dute kurba sigmoideo siplea.

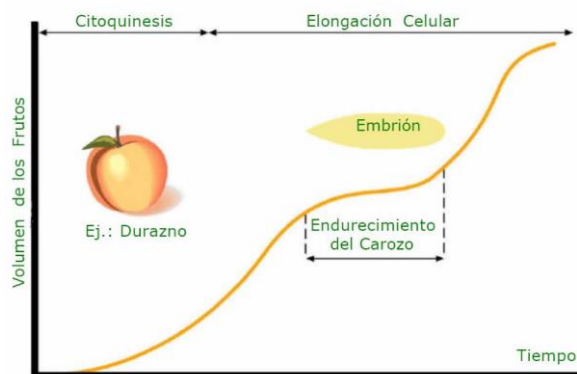


X: denbora

Y: Fruituaren bolumena edo tamaina

Hazkuntza **kurba sigmoideo bikoitza** duten fruituak:

- Hezurra daukaten fruituetan ematen da hazkuntza kurba hau.
- Bigarren fasearen erdialdean, zelulen luzapena eteten da eta hezuraren gogortzea ematen da (endokarpoaren lignifikazioa), enbrioiaren garapenarekin batera.
- Bi garapen horiek simultaneoki amaitzen dira, eta fruituaren garapenaren bigarren faseak aurrera jarraitzen du, berriz ere garapen maximora heldu arte eta heltze prozesua hasi arte.
- Adibideak: melokotoia, gerezia, albertxikoa, masusta gorria. Drupa diren fruituak adierazten dute kurba sigmoideo bikoitza.



Kurba sigmoideo bakarra duten espezieen kasuan haziaren garapena ematen da kurba osoan zehar baina bikoitza dutenen kasuan, aldiz, zati linealean.

Behin ernalketa eman dela prozesu hori abiarazteko, fruitu-hartzea emateko (kurbaren hasiera-hasierako zatia). Haibat faktorek mugatuko dute heltze porzesuaren hasiera:

- Loreak guztiz helduak izan behar dira eta guztiz garatuta egon behar dute.
- T egokiak izan behar dira.
- Karbohidrato kopurua altua izan behar da eta bermatu behar da hori horrela izango dela denbora batean behintzat.

Baina zer baldintzek mugatuko dute fruituaren azkeneko tamaina?

- Ura
- Kanpo baldintzek: tenperatura, mineralen kanitateak, hezetasuna..
- Zatiketa zelular kopurua
- Karbohidrato kantitatea

○ **FASE I eta FASE II: ZATIKETA ETA LUZAPEN ZELULARRA**

Fruituaren hazkuntza ez da uniformea, hau da, kurba ez da konstante. Hateko, hazkuntza emateko zelulen tamainaren emendapena eman behar da. Egunean zehar ura lurruntzen da argiarekin eta transpirazioa ematen da. Ur potentzialaren gradienteak transpirazio horren arabera ezartzen da. Fruituen ur potentziala ez da hain negatiboa ur asko daukateko eta beraz, izatez egunean zehar fruituek ur asko galtzen dute beren potentziala ez delako hain negatiboa korrante xilematikoan transpirazioz ezartzen denarekin alderatuta, beraz fruituaren ura zuhaitz edo landarera bueltako da gradienteak jarraituz. Hau dela eta, egunean zehar 0,4mm murrizten da fruituaren tamaina.

Gauetz, aldiz, hostoen estomak ixten dira eta ez da transpiraziorik ematen. Orduan, xilema korrantearen ur potentziala ez da hain negatiboa eta fruituek, beraz, ura hartu dezakete eta 1,2mm loditzen dira. 0,8mm-ko irabazia dago urari esker.

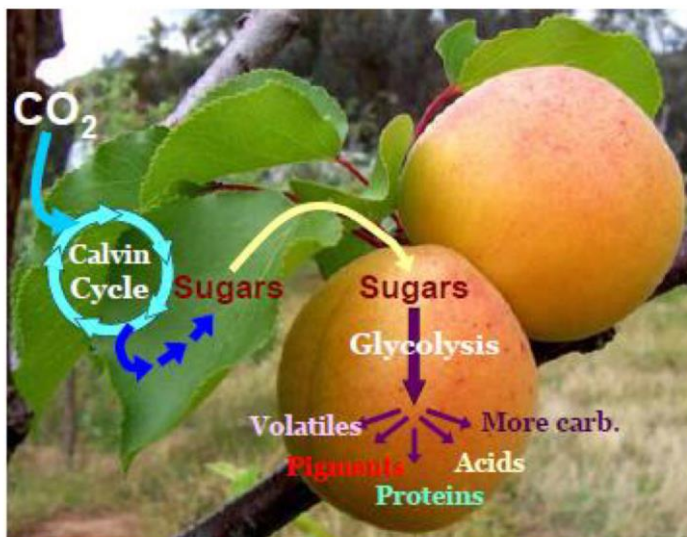
Laburbilduz, fruituen azkeneko tamaina urak mugatuko du. Egon daitezke bi fruitu karbohidrato kopuru berarekin baina tamaina ezberdina izan ur kantitatea dela eta, urak mugatzen baitu zelulek luzatzeko duten kapazitatea.

Beraz, **Fruituaren hazkuntza gauetz** ematen da.

* Gogoratu!! Fotosintesiko ilunpeko fasea egunez ematen da bakarrik. Ilunpeko fasea deitzen da zuzenean ez duelako argiaren beharrik (CO_2 -aren finkapena emango delako fase honetan), baina gogoratu errubisko entzima erregulatzen dela argiaren bitartez, eta beraz errubiskoa inaktibo dagoela gauetz. Egia da gauetz karbohidratoen garraioa eman daitekeela baina karbohidrato horiek almidoitik datoz eta almidoi hori egunean zehar sintetizatu da. Gogoratu ere, gauean askatzen den CO_2 egunez askatzen dutenaren berdina dela arnasten dutelako.

Argipeko fase = fase fotokimikoa

Ilunpeko fasea = fase biokimikoa



Gauetz urez betetzen da,
goizez karbohidratoz.

Hormonen erregulazio eta garrantzia. Fase desberdinetan:

I fasean auxina eta zitokinina hormonak dira garrantzitsuenak.

Partenokarpia alde batera utzita, auxinek ernalketa ematerakoam eta fruituaren garapenean (I Fasean) dira garrantzitsuak. Auxinen garrantzia ikusteko edo bermatzeko, behin ernalketa emanda, fruituari haziak kentzen bazaizkio, ez da fruituaren garapenik emango hortik aurrera. Ikerketa berean, fruitu horri zeina hazia kendu zaion, auxinak gehitzen bazaizkio artifizilki edo kanpotik (exogenoki), fruituaren garapena bai emango dela.

II fasean: giberelinak dira garrantzitsuenak. Espeziearen arabera, luzapen fase honetan, auxinak ere aurki daitezke edo garrantzi bat daukate, baina ez giberelinek duten garrantzi berdina.

Giberelinek garrantzi handia daukate ernalketa emateko eta polen hodia edo tutu polinikoa garatzeko. Beraz, giberelinarik ez baldin badago, ernalketa ez da emango eta beraz, fruituaren garapena ez da emango. Nahiz eta modu zuzenean eragina ez izan, modu ez zuzenean fruituaren garapena erregulatzen dute.

*Etileno eta ABA hormonak prozesu hauetan (I eta II), oso kontzentrazio baxutan agertzen dira edo konjokatuak agertzen dira.

○ FASE III: HELTZE FASEA

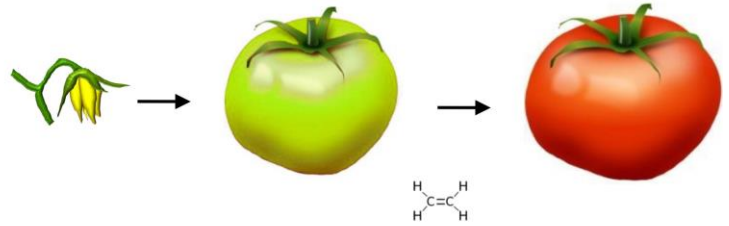
Heltze prozesuan zehar hainbat prozesu ematen dira:

- Fruituaren azalaren **kolorea aldatzen da**. Horerk klorofila molekulen degradazioak eragiten du, zeinarekin batera pigmentu berriak sintetizatzen diren:
 - ✓ Karotenoideak, terpenoekin lotuta → likopenoa bereziki, tomatearen kasuan.
 - ✓ Konposatu fenolikoak → antozianinak.
- Fruitua askotan **biguntzen** da edo **sendotasuna galtzen** du. Sendotasuna paretaren konposatuek ematen diote, bereziki pektinek, zeinak zelulosazko zuntzak zementatzen dituzte. PEKTIN-METILESTERASA entzimak apurtzen ditu pektinak eta ondorioz zelulosazko zuntzak ez dira hain ondo elkarri lotzen eta horrek zurruntasunaren galera dakar.
- **Zaporearen aldaketa**. Zaporea azukreek ematen diote bereziki. Heltze fasean dauden azidoak degradatzen doaz eta azukreak akumulatzen, baina kasu honetan akumulazioa bide desberdinetatik ematen da. Azidoak degradatzean fruituak heldu aurretik zuen zapore azido bereizgarria desagertu eta zapore geroz eta gozoagoa hartzen doaz. Hemen etilenoak heltze prozesua azkartu dezake fruitu batzuetan. Izan ere, etilenoak gora egiten duen heinean, arnasketa tasak ere gora egiten du eta almidoi modura metatu diren azukreen degradazioa eragingo du, monosakaridoak lortuz.

Fruitu hauei FRUITU KLIMATERIKOAK deritze, beren garapena etilenoaren menpekoa delako. Bestetik, FRUITU EZ-KLIMATERIKOAK, almidoia metatzen ez dutenak dira, azukreak monosakarido moduan dituzte zuzenean, ez dute etilenoaren beharrik almidoia degradatzeko. Fruitu hauen monosakaridoak ez dira almidoiatik eratorriko.

Heltze prozesuan zehar:

Fruituaren sendotasuna galdu (pareta zelularren egitura aldaketak)
Perikarpoaren kolore aldaketa (pigmentoen akumulazioa)
Zapore eta usainean aldaketak (azukreen akumulazioa, konposatu hegazkorren sintesia)

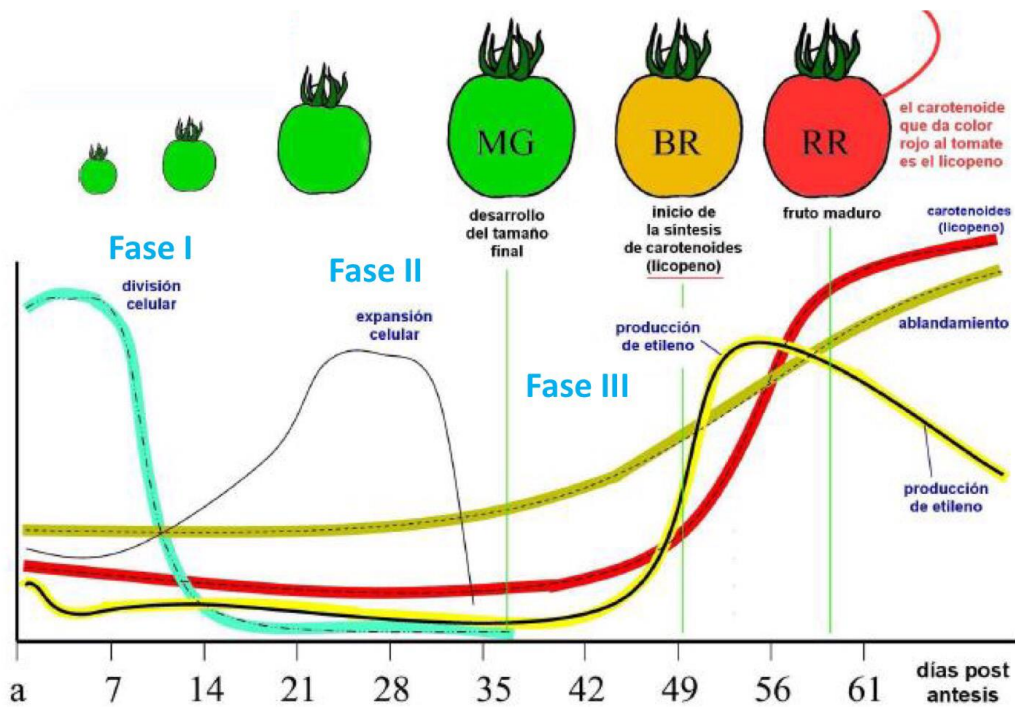


Ondoren:

Turgentzia galdu
Kanpo ingurunearekiko sentikortasuna areagotu egiten da
Kontrol metabolikoa galdu egiten da
Seneszentzia prozesua hazi

Fruitu KLIMATERIKOAK	Fruitu EZ-KLIMATERIKOAK
Sagarra	Pipermorra
Ahuakatea	Gerezia
Banana	Zitrikoak
Kantalupo meloia	Mahatsa
Txirimoi	Anana
Pikua	Lekak
Mangoa	Marrubiak
Oliba	
Mertxika	
Madaria	
Kakia	
Arana	
Tomatea	

Irudi honetan prozezu oro ditugu jarraian:



Heltze prozesuaren ondoren:

- Fruituaren garapena amaitu da, **turgentzia galtzen** du eta **kontrol metabolikoa** ere eta beraz, kanpo ingurunearekiko askoz ere sentikorra goa bihurtzen da.
- **Seneszentzia** prozesua hasi eta azkenean eroriko da, animaliek jango dituzte eta hauek, gorotzen bitartez haziak dispersatuko dituzte.

10. Gaia: HAZIAREN HOZIDURA

Orokortasunak. Hoziduraren faseak. Hozidura motak. Hozidura mugatzen duten faktoreak.

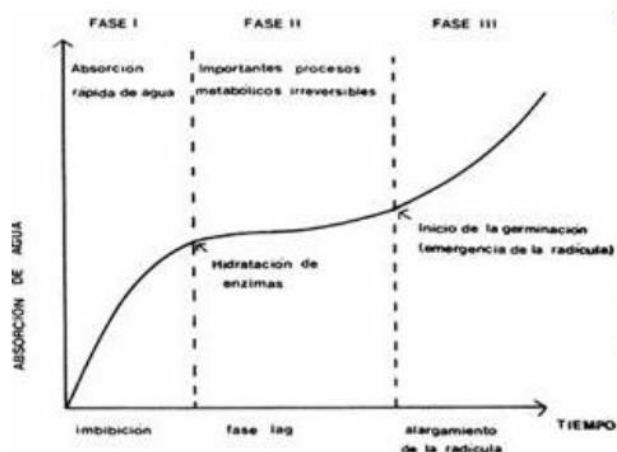
Haziak ura jaso eta barneratzen duen momentutik, haziaren testa apurtzen den momenturainoko tarte horri haziaren hozidura deitzen zaio.

Hazia hozitzen hasteko, inguruneko baldintzak egokik izan behar dira, eta batez ere, ur eskuragarritasuna konstantea eta optimoa izan behar da.

Haziaren testa urarekiko iragazkorra da, eta kontraesan bat dirudien arren, honek hozidura baimentzen du. Testa iragazkorra izango balitz, edozein leku edo ingurumen faktore aldaketek, esaterako, bat bateko eurite batek hazira ura sartzea eragingo luke. Ura sartzean, hozidura unean bertan hasiko litzateke, baldintza egokietan aurkitzen dela ustez. Bat bateko euri zaparrada hori igarota baldintza lehorrak helduko balira, hazia ere lehortu eta hilko litzateke.

Horregatik, testaren iragazkortasuna ezaugarri ezinbestekoa da, ur eskuragarritasun konstantearekin batera, ura pixkanaka barneratzen joateko eta hozidura egokia emateko.

Hoziduraren prozesua hiru fasetan banatu daiteke: haziaren inbibizioa, aktibazio metabolikoa eta testaren apurketa + erradikularen luzaketa.



- HAZIAREN INBIBIZIOA. Lehen fase honetan, haziak ura xurgatzen du. Gogoratu dezagun hazia guztiz deshidratatua dagoela, eta bere ur portzentajea %5-10 bitartekoa dela. Bere ur potentziala izugarri negatiboa denez, erraztasun handiz xurgatuko du ura, ur potentzialaren gradientearen arabera mugituko delako. Ur xurgapen hau, grafikan ikusten den bezala, guztiz esponentziala da.

- AKTIBAZIO METABOLIKOA. Fase honi *lag* fase ere deitzen zaio. Bigarren fase honetan, haziak ura xurgatzeari uzten dio eta erreakzio metabolikoak hasten dira. Lehenik, arnasketa pizten da, anaerobioa hasieran eta apurka-apurka aerobio bihurtuz. Aurreko fasean sartu den ur horretan oxigenoa ere sartu den arren, ez dago eskuragarri eta horregatik hartxidura ematen da. Hazia haziz joan ahala, handitu eta testatik hurbilago kokatzen denez, inguruneko oxigenoa eskuragarri dauka eta horregatik pixkanaka arnasketa aerobioa burutzen da. Erreserbak (almidoia, proteinak,...) hidrolizatzen hasiko dira erregai gisa erabiltzeko. Prozesu hau hormonekin erregulatua izango da, giberelinekin hain zuzen ere, hauek izango direlako endospermoko almidoia hidrolizatzearen seinalea sortuko dutenak. Aurrerago espezifikoago azalduko den bezala, giberelinek aleurona geruzako zelulak aktibatzen dituzte, alfa-amilasa entzima sintetizatu eta almidoia monomerotan hidrolizatzeko. Honetaz gain, azido nukleikoen eraketa emango da, baita gene batzuk aktibatu ere. Gene hauen artean batzuk aktibitate arrunterako tresneria transkribatuko dute, mitokondrien sintesirako, adibidez, baina beste asko aktibitate espezifikorako beharrezkoak izango dira, hozidura bideratzeko, alegia.
- TESTAREN APURKETA + ERRADIKULAREN LUZAKETA. Azken fase honetan, uraren bigarren birxurgapen bat emango da, baina ez du ur potentzialaren gradienteak bultzatuko. Aurreko fasean hidrolizaturiko erreserben monomeroek potentzial osmotikoa negatiboago bihurtzen dute, eta hau izango da ur sarrera estimulatuko duen indarra. Ur sarreraren ondorioz, hazia puztuko da eta pixkanaka testa apurtuko du. Arnasketa anaerobiotik aerobiora igaroko da eta hemendik aurrera hasiko da enbrioitik landarexka bat sortzen.

Fase hauen abiadura bai landarearen zein inguruneko faktoreen menpe egongo da, hala nola: testaren urarekiko iragazkortasunaren menpe, ur eskuragarritasunaren menpe, tenperaturaren menpe, oxigeno kantitatearen menpe,...

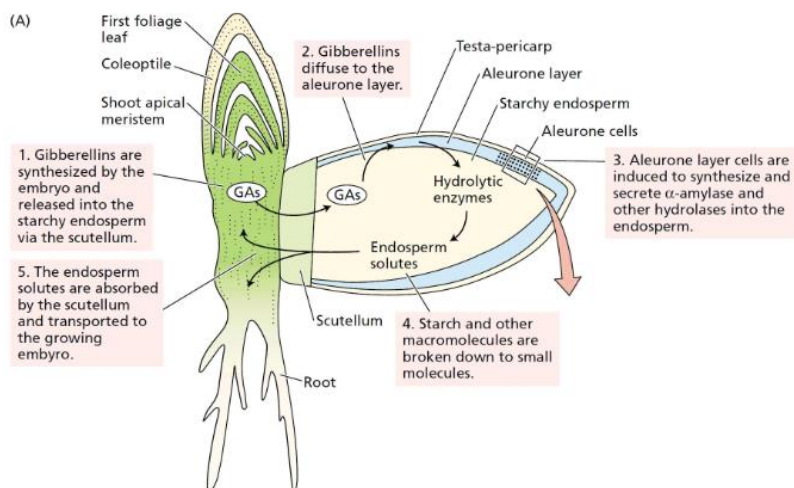
Hoziduraren prozesuan hormonek funtzio garrantzitsua betetzen dute, batez ere, giberelinen eta azido abszisikoaren (ABA) arteko orekak.

Hazia sorgorraldian dagoenean, hozidura baino lehen, **ABA** kontzentrazio altua dauka eta hozidura bideratu ahal izateko, kontzentrazio horren murrizketa eman behar da, beste hormona batzuek beraien funtzioa bete dezaten.

Hoziduraren lehen fasean sartzen den ura gai da ABA diluitzeko eta neurri batean bere kontzentrazioa murrizteko; hala ere, ez da nahikoa. Hoziduraren bigarren fase metabolikoan, CYP707A genea aktibatu egiten da, ABA-8' hidroxilasa entzima sintetizatuz. Entzima honek, ABA hidrolizatu egingo du, hormonaren murrizketa nabarmena sorraraziz.

Gene honen adierazpena ez bada ematen, ABAn kontzentrazioa ez da nahikoa jaisten eta oraindik kontzentrazio altuan dagoela kontsideratzen denez, ez da hozidurarik emango. Laborategian frogatua dagon prozesua da, eta ABAn kontzentrazio murrizketa ezinbestekoa da beste hormonaren emendioa emateko.

Beste alde batetik, **giberelinen** parte hartzea dago. Hormonak hauek ezinbestekoak dira enbrioaren hazkuntzan. Aurretik aipatu dugun moduan, giberelinak endospermoa inguratzen duen aleurona geruzara bideratzen dira, alfa-amilasa eta proteasak transkribatzen dituzten geneak aktibatzen. Sintetizatzen direnean, endospermoan daude gorputz proteinikoak eta almidoia hidrolizatzen dira, eta monomeroak enbrioira bideratzen dira, hau elikatu eta hazteko.



Aurretik esan bezala, hozidura emateko ABaren eta giberelinen arteko oreka egon behar da. Aurreko gaian ikusi zen giberelinek DELLA transkripzio faktoreetan zutela eragina, hainbat generen transkripzioa aktibatuz. DELLA transkripzio faktore hauetaz gain, badaude beste faktore inhibitzaile batzuk ere, hozidura emateko hidrolizatu eta desegin behar direnak, eta baita hoziduraren aktibatzaileak ere, hozidura bideratzen dituenak.

Giberelinarik gabe, DELLA proteinak DNari lotuk geratzen dira eta ez dute uzten alfa-amilasaren ekoizpena aurrera eramaten, eta beraz, hazia hozitzen. Giberelinak askatzean, errepresioa mozten dutenez, DELLA transkripzio faktoreen aktibitatea eteten da eta beharrezko entzimak sintetizatzen dira.

Argia ere garrantzitsua da hozidura prozesuan. Argiak (fitokromoak), PIL5 eta SPT transkripzio faktore inhibitzaileak degradatu egiten ditu, hozidura bideratuz. Ez da hain prozesu sinplea, proteina eta bidezidor asko daude inplikatur, baina laburpena eta prozesuaren emaitza, transkripzio faktoreen degradazioa eta beharrezko geneen transkripzioa da.

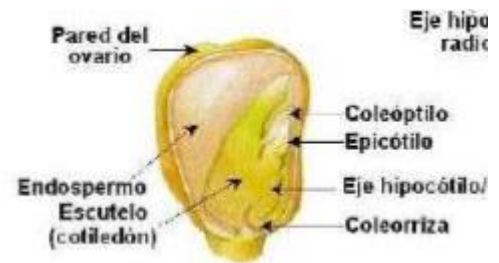
Prozesu hauek espezie batetik bestera aldatu daitezke; landare batzuek, adibidez, ez dute argiaren beharrik, soilik giberelinen aktibitatearekin hozidura aurrera eramatea lortzen baitute.

HOZIDURA MOTAK.

- **HAZI ENDOSPERMIKOAK:** Hazi endospermikoak monokotiledoneoetan agertzen dira, eta haziaren kotiledoiak oso gutxi garatuak ditzuzte. Hazi endospermikoetan ematen den hozidurari, hozidura hipogeo deitzen zaio. Hozidura prozesua hobeto ulertzeko, gogoratu behar da zein den hazi endospermiko baten egitura anatomikoa:

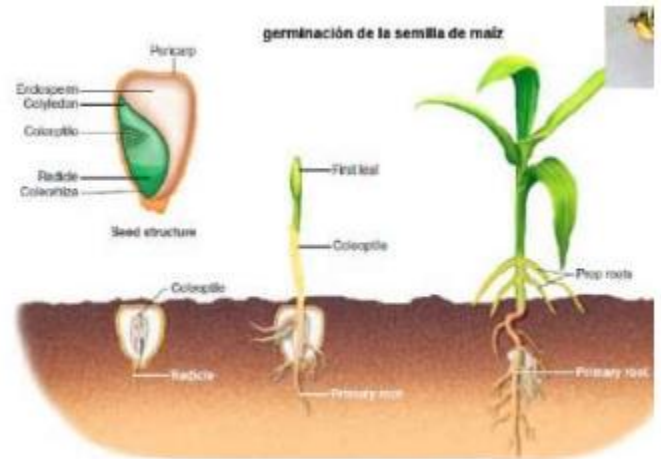
Hazi endospermiko gehienetan, zurtoineko meristemoa (koleoptilo eta epikotilo artean kokatua) babesten, **koleoptilo** izeneko geruza ageri da, eta sustraiko

meristemoa (hipokotilo eta koleorrizaren artean) babesten **erradikula** izeneko geruzatxoak. Koleoptiloak gainerako landareak baino argiagoa izaten du. Hazi endospermikoetan kotiledoiak txikiak dira eta ez daude oso garatuak.



Hazia hozitzean eta testa apurtzean agertzen den lehen egitura erradikula da, lurrazpian agetzen dena, eta ondoren epikotiloa luzatzen da lurzorutik gora; epikotilotik behera dagoen guztia lurrazpian geratzen da.

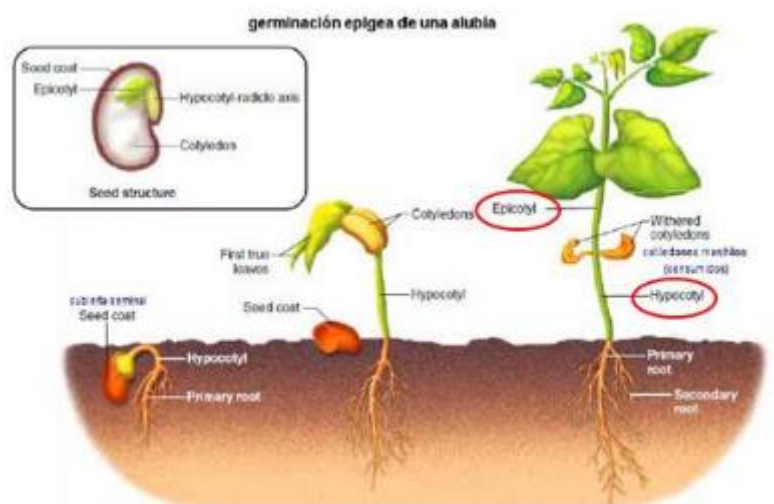
Epikotiloa denez lehenik hazten dena, begi bistaz ikusten den lehen egitura koleoptiloa da, zurtoineko meristemoa babesten. Koleoptiloaren punta apurtzean, zurtoineko meristemotik benetako lehen hostoa sortuko da.



Epikotiloa hazi bitartean landaretxoak ezin duenez fotosintetizatu egin, endospermoko erreserbak erabiltzen ditu heterotrofikoki elikatzen. Endospermoko erreserbak degradatu eta landaretxora bideratu behar direnez, nahiko hazkuntza motela da hasieran eta denbora gehiago behar du hazteko.

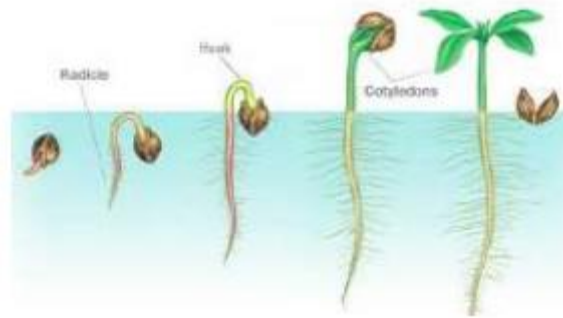
- **HAZI EZ-ENDOSPERMIKOAK:** Hazi mota hau dikotiledoneoetan agertzen da, eta hazi endospermikoa baino tamaina handiagoa izaten da. Hazi ez-endospermikoetan ematen den hozidurari, hozidura epigeo deitzen zaio.

Hazi mota hauetan, kotiledoiak oso garatuak daude eta tamaina handikoak dira, monokotiledoneoetan ez bezala. Garapen honen ondorioz, ez dago zurtoineko meristemoa babesten duen koleoptilorik, eta hozidura ematean lurzoruaren kontra jotzen duen lehen egitura zurtoineko meristemoa da. Meristemoa oso egitura hauskor eta delikatuak da eta ez dauka indar nahikorik lurzoruaren kontra egin eta azaleratzeko.



Meristemoa babestu ahal izateko, **hazkuntza okertua** ematen da, gako-itxurako okerdura hartuz. Hazia inbertitzen denez, lurzorua kontr egiten duen lehen egitura hipokotiloa da. Behin lurzoru gurutzatu eta azaleratzean, hazia berriz zuzentzen da eta gorantz egiten duen lehen egitura zurtoineko meristemoa da, kotiledoiekin batera.

Kotiledoiak gai dira fotosintesia burutzeko eta horregatik dira berdeak, baina ez dira benetako hostoak. Fisikoki ere ezberdinak dira, hosto arruntak baino lodiagoak, eta ez dute tamainaz aldatzen. Pixkanaka degradatu egiten dira, landarea hazi eta benetako hostok sortzen diren heinean.



Kotiledoi hauetatik, epikotiloa luzatuko da eta zurtoineko meristemotik benetako lehen hostoak sortuko dira.

Beste kontzeptu garrantzitsu bat haziaren hoziduraren inguruan, ezarpena da. Testa apurtzen denetik, erradikula atera eta fotosintesia egiten hasten den momentura arteko tarteari **landarearen ezartzea** deitzen zaio.

Tarte horretan dauden ingurune baldintza klimatikoek zehaztuko dute etorkizuneko garapena, bai begetatibo zein ugalkorra. Ezarpen fase hau oso kritikoa da landarearen garapenerako. Ezarpen fase honetan haziaren tamainak garrantzia handia dauka etorkizunean azalera unitateko zenbat landare izango ditugun zehazteko.

11. Gaia: Hazkunde begetatiboa

1. OROKORTASUNAK

Dagoeneko sustraiak pixkat garatuta daude, BAINA benetako organoen garapena oraindik ez da eman.

Meristemoek 2 funtzio nagusi dituzte:

- **Egoera ez-diferentziatuan mantendu behar dira bizitza osoan zehar**, zelulak etengabe sortu behar dituzte, zelulen etengabeko zatitzea mantendu behar dute. Zelula meristematikoak edo inizialak.
- Meristemoak ehunen sorrera puntuak dira. Meristemotik aldendu heinean, zelula horiek **desberdintzatuko** dira **ehun** eta, azkenik, **organoak sortzeko**.

Zurtoineko meristemoek **fitomeroa** hasiko dira garapena ematen. Zer dira fitomeroak? Zurtoinen meristemoek etengabe sortzen duten egitura errepikakorrek, garapen unitateak dira, eta beraien osagaiak hauek dira: hostoa, adabetartea, adabegia eta alboko meristemoa. Esan dugunez, fitomeroaren egitura, x aldiz garatu daiteke, etengabe; horregatik esaten da landarearen hazkuntza zehaztugabea dela.

Meristemo apikaletik, zuzenean, lateralki hosto berriak eratzen dira. Beheko irduan *Leaf primodium* bezala agertzen direnak dira hosto berriak.

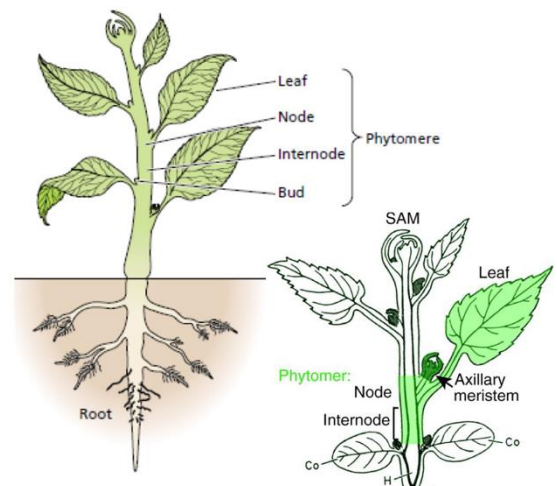
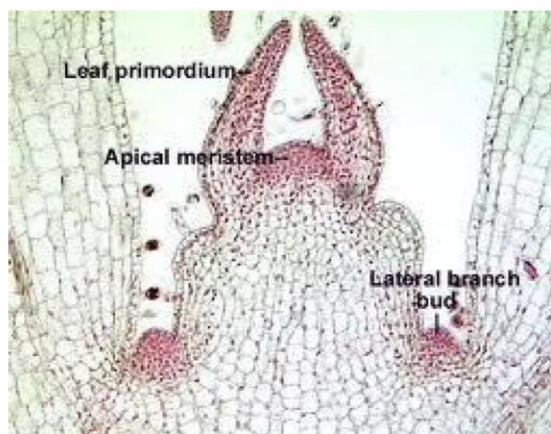
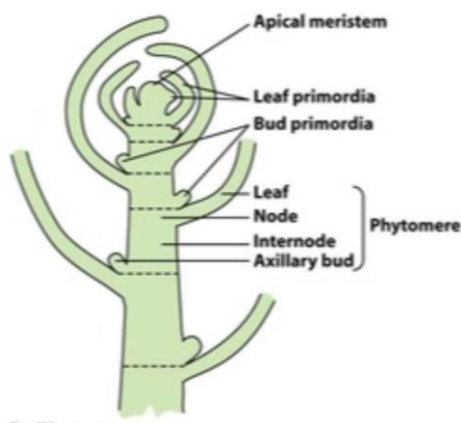


FIGURE 16.14 The shoot apical meristem repetitively forms units known as phytomeres. Each phytomere consists of one or more leaves, the node at which the leaves are attached, the internode immediately below the leaves, and one or more buds in the axils of the leaves.



Organo lateralen eraketari begira, 2 meristemo apikalek (zurtoin eta sustraiakoak) ezberdin funtzionatzen dute.

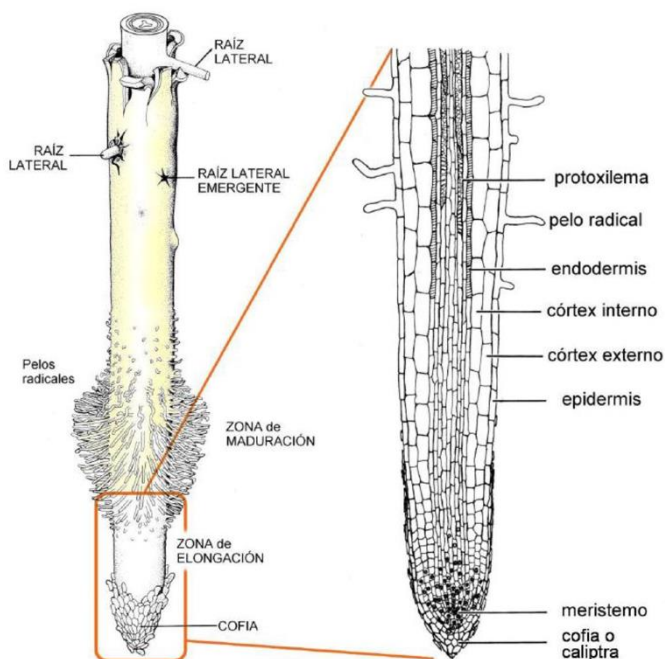
2.SUSTRAI ETA AGERIKO PARTEAREN MERISTEMOAK

SUSTRAIAREN MERISTEMOA

Sustraiko meristemo apikala sustraiaren puntan dago kokatuta, eta meristemo horrek sustrai nagusia sortzen du soilik. **Alboko sustraiak** (azaleko parteko sustraien homologoak), ez dira **meristemo honetatik sortuko, perizikloak sortzen ditu**. auxina kontzentrazioaren arabera, alegia. Periziklo puntu batean auxina kontzentrazio asko metatzen da eta bertatik adarra hazten da. Hau dela eta, ezin ditzakegu alboko sustraiak, fitomerotzat hartu.

Sustraia 4 zatitan bereizten da:

- **Kaliptra, pilorriz** edo **kofia** (distalena). Nahiz eta puntan egon, desberdintzatutako ehuna da.
- Kaliptra gainean, **gune meristematikoa** agertzen da. Oso zelula gutzik osatzen dute meristemoa, baina bakoitzak funtzio oso espezifiko bat dauka, eta sustrai helduko geruzak sortuko dira hemendik.
- **Luzatze gunea**
- **Heltze gunea**. Ile xurgatzaileak agertzen diren gune bakarra.



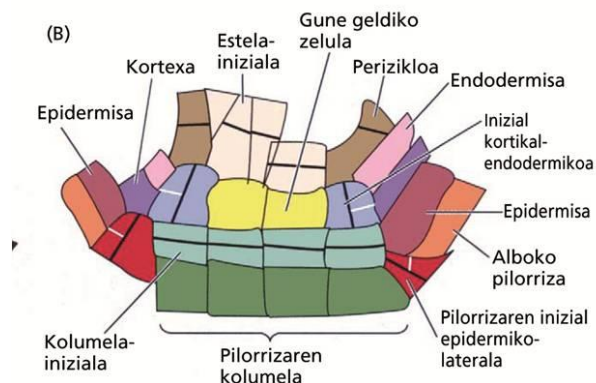
- KALIPTRA/PILORRIZA

Hauek dira kaliptraren funtzio nagusiak:

Ehun meristematikoa babesten duen egitura, lurzoruaren aurka egingo duena sustraia hazten den heinean. Pilorrizaren barnean, grabitatea hautematen duten zelula bereziak ageri dira, estatolito izenekoak. Zelula hauek gel moduko bat jariatzen dute, substantzia muzilaginosuekin, marruskadura murrizten duena eta lurzoruan zeharreko mugimendua errazten duena.

- GUNE MERISTEMATIKOA

Honen parte diren zelulak, desberdintzatuta ez badaude ere, ezaugarri bereizgarri batzuk azaltzen dituzte.



- **Gune geldiko zelulak** (horiak): meristemoko zelula nagusietakoak dira eta hauen kopurua aldatu daiteke espezieetik espeziera (2-8). Zatiketa abiadura oso baxua daukate, nahiz eta gune meristematikoaren parte izan (gainontzekoekin alderatuz). Zelula hauek izan ezik, beste guztiak abiadura handiagoan zatituko dira. Zelula hauek desagertzekotan ez da emango sustraiaren desberdintzapenik. Meristemoa mantentzen duten zelulak dira.
- **Kolumela iniciala** (berde argia): 4 zelula dira eta pilorrizaren parte zentrala emateko desberdintzatuko dira. Gune gelditik eratorritakoak.
- **Pilorrizaren inicial lateral-epidermiko** (larrosa): pilorrizaren kanpoko partea eta sustraiaren epidermisa emango dute.
- **Inizial kortikal-endodermikoa** (urdin argiak): Sustraiaren kortexa eta endodermisa emango duten zelulak.
- **Estela iniciala** (zurixkak): garraio ehuna emango dute (ehun baskularra). Gune geldiko zelulen gainean kokatzen dira.
- **Perizikloa sortuko duten zelulak** (marroiak).

- LUZAPEN GUNEA

Luzapen gunean, zelulen zatiketa abiadura moteltzen da eta bere ordeaz, luzapena ematen hasten da.

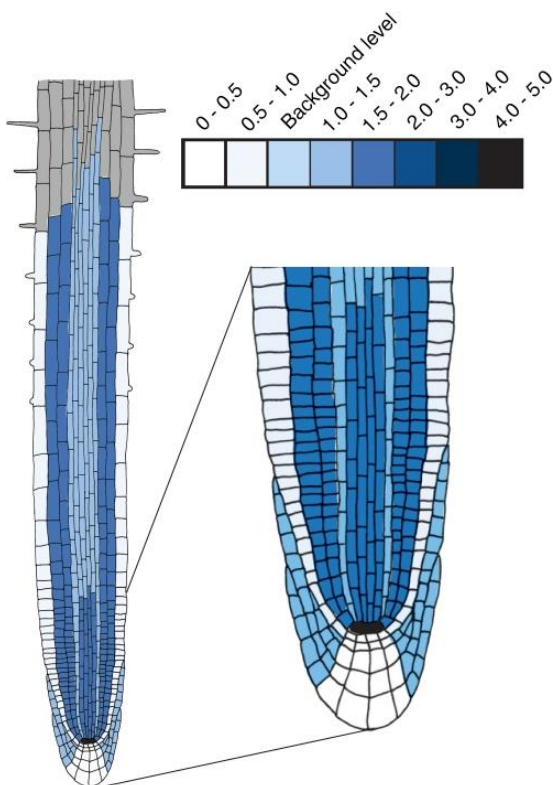
Sustraien zeharreko hazkuntza ikusiz gero, sustraian egon daitekeen zeulen kokapenaren arabera, zatiketa abiadura ezberdina izango da. Auxinak guztiz garrantzitsuak dira ezarpen guzti honetan eta morfogeno gisa jokatzeko dute hormona hauek sustraiaren meristemoan. Gune geldoan auxina kontzentrazio maximoa egongo da, eta horri esker zelulak desberdintzatu gabe mantentzen dira, nahiz eta zatiketa abiadura geldoa izan. Gune geldotik aldentu ahala, auxina kontzentrazioa murriztuz doa. Nahiz eta auxinak zatiketaren eta hazkuntzaren erantzule izan, hormonak direnez,

hartzaile ezberdinetara lotu daitezke, itu-zelula ezberdinetan, funtzio desberdinak edo erantzun desberdinak sortuz. Zatiketa moteltzen doan heinean luzapenaren fasea gertatzen da.

Irudian IAA kontzentrazioak azaltzen dira sustraian meristemoan:

- Auxina kontzentrazio baxuarekin luzatu eta desberdindu egiten dira.
- Gune geldiko zelulek auxina kontzentrazio altua dute gune geldi bezala mantentzeko horri esker.
- Apizetik gertu dauden zelulak auxina kontzentrazio ertaina dute eta maiz zatitzen dira.

Auxinez gain, zitokinak ere oso garrantzitsuak izango dira. Zitokiniek bermatuko dute, bai zurtoina, zein sustraiak desberdintzatua mantentzea. Zitokininen

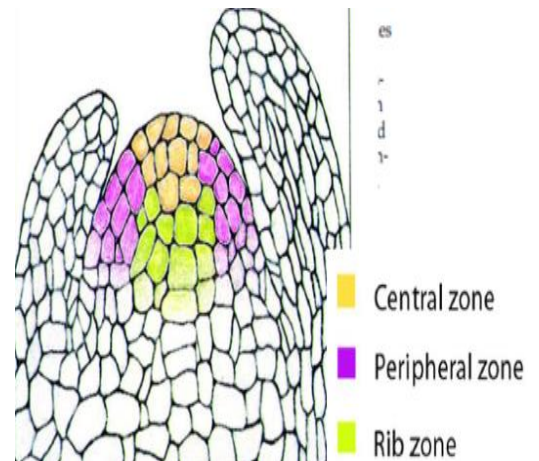


aurrean erantzuteko kapazitaterik ez duten organismoetan, sistema baskular osoa xilema bilakatzen da eta ez da floemarik sortzen.

AGERIKO PARTEAREN MERISTEMOAK

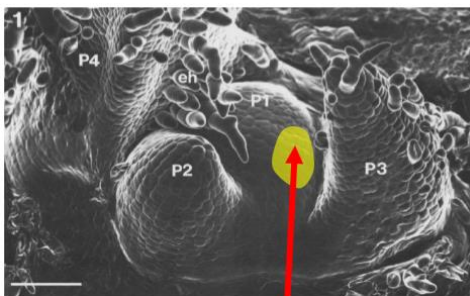
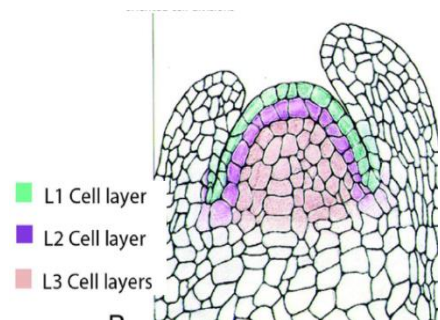
Sustraian pilorriza agertzen zen gune meristematikoa babesten. Eta hemen? Hosto hasikinak. Gune meristematiko honetan zelula gehiago agertzen dira, meristemoak handiagoak direlako. Baina meristemoek 3 parte dituzte:

- **Gune zentrala:** sustraiko gune geldiko zelulen antzeko funtzioa duten zelulak agertzen dira. Zatiketa zelularrak oso motel ematen dira. Beste bi guneetako zelulen iturri dira, hauetatik abiatuta beste zelula guztiak eratorriko baitira.
- **Gune periferikoa:** Zitoplasma nahiko dentsoa dute. Hauek zatitu heinean organo lateraletan (hostoak, kasu) bereiztuko dira.
- **Sahietseko gunea:** fitomeroetako adabetarteak eratortzen dira bertatik. Zelula hauek zurtoina emango dute.



Zelulen geruzen arabera beste sailkapen bat egiten da:

- **L1-geruza:** hostoaren parte epidermikoa emango duten zelulak.
- **L2-geruza:** kortexa eratorriko dela uste da, baina ez dago argi.
- **L3-geruza:** ehun baskularra eman dezaketela uste da, baina ez dago argi.



Auxinaren kontzentrazio altuek hostoen desberdintzapena markatu

Gune periferikoko zeluletan hostoak garatzeko auxina kontzentrazio oso handiak detektatu dira. Meristemo honetan auxinak hostoen garapena markatzen dute. Nahiz eta zelula bakarrean auxinen kontzentrazioa handia izan nahikoa da ondoko zelulak bultzatzeko. Auxinen garraio diferentziala bideratzen duten **PIN1 proteinen** adierazpen diferentziaren bidez.

*Gogoratu auxinen garraioa, garraio polarra dela.

PIN1 proteinen posizioarekin jokatu daiteke guk nahi dugun aldera bideratzeko proteinak. Erregulazio mekanismo honetan transkripzio faktore asko inplikatur daude.

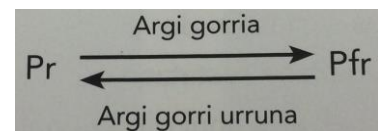
Zenbait kontzeptu auxinei (AIA) eta hauen garraioari buruz:

1. **Azido ahul** bezala jokatzeko dute.

- a. Zitoplasman (pH 7) negatiboki kargatuta (**AIA⁻**) agertzen da.
 - b. Pareta zelularrean (pH 5.5) ez da kargaturik agertzen (**AIAH**). Honek zelula barnera sartzea errazten du, baina kanporaketa galarazi.
2. **PIN1** **proteinek** negatiboki kargatutako auxina (**AIA⁻**) eremu interstizialera garraiatzen dute.

Nahiz eta hosto kopuru berdina eduki, landare bat bestea baino gehiago hazi daiteke. Argi gorri urruna eta argi gorriaren xurgapena bi landareetan desberdina da. Landare altuan argi gorria goiko zuhaitzak xurgatzen du. Landare altuak gorri urruna xurgatzen du eta landare baxuak gorria. Horregatik landare altua luzatzen da argi gorria jasotzeko asmoz. Aldiz landare baxuak ez da luzatu behar hori lortzeko, dagoen bezala heltzen baitzaio argia.

Gorri/gorri urruna (fitokromoa= proteina) PIF= luzapena emateko behar den transkripzio faktorea. Guk luzapena emateko transkripzio faktore bat aktibatu behar dugu.



- Argi gorri asko dagoenean eta argi gorri urrun gutxi dagoenean, fitokromoa modu aktibatuan aurkitzen da (Pfr). Fitokromoa nukleora sartzen da eta PIF transkripzio faktorearekin lotzen da eta ubikitin faktorea lotzen da eta PIF TF degradatzen da. Eta baita PIF DELLA-ra lotzen da eta ondorioz ezin da DNARA lotu eta ez da zurtoinaren hazkuntza emango.
- Argi gorri gutxi eta argi gorri urrun asko dagoenean: Fitokromoa inaktibo dago (Pr) ondorioz PIF ez da degradatuko. Kasu honetan gibelerina eta DELLA arteko sentikortasuna altua da ondorioz lotuko dira eta DELLA degradatuko da. Honen ondorioz PIF DNARA lotuko da eta zurtoinaren luzapena emango da.

Honek hainbat aplikazio ditu. Kontrola daiteke landare desberdinen zurtoinaren hazkuntza. Abantailak: Landareak zurtoin motzagoarekin landareak ez dira hain errez oheratuko. Gibelerinaren sentikorrak ez diren kultiboak lortu dira. Honen ondorioz DELLA proteina libre gelditzen da eta PIF transkripzio faktorea hona lotuko da eta ez da zurtoinaren hazkuntzarik emango.

3.GARAPEN FASEAK

GAZTETASUN FASEA

Gaztetasun fase honen ezaugarri nagusia hazkuntza da; zatiketa eta luzapena. Horrek, baldintzatuko du egituren itxura kasu askotan:



Hostoaren morfologia: *Hedera helix* (Huntza). Gaztetan hostoak forma obalatua dauka eta heldutasunean lobulatua (3-5).

Hostoaren filotaxia: *Eucalyptus sp.* (eukalipto). Gaztetan oposatua eta eseria da eta heldutasunean banakakoa eta pezioloduna.



HELDU FASE BEGETATIBOA

Nahiz eta baldintza egokiak izan loraketarako, hazkuntza begetatiboko fasean badago, landareak ez dira gai loraketa bideratzeko seinaleak detektatzeko.

HELDU FASE UGALKORRA

Loraketa egiteko gaitasuna lortzen dueneko fasea da.

Faseen arteko muga determinatzea askotan zaila da, baina haritzen kasuan ikusi da haritz gazteek ez dutela hostorik galtzen heldu fase ugalkorra lortu arte.

12.Gaia: LORAKETA

1. Orokortasunak

Landarea egoera begetatiboan dagoenean ez da gai erantzuteko nahiz eta kanpo baldintzak faboragarriak izan, hau da, ezin da loraketarik eman. Loreak meristemoetatik datoz, seinale batek meristemo begetatiboak aldatzen ditu lore meristemo bihurtuz, jarraian loraketa eman dadin.

Hostoak dira seinalea detektatuko dutenak. Gazte fasean daudenean, hauek ez dira gai seinalea detektatzeko eta erantzun bat emateko eta modu honetara, meristemo begetatiboa ezingo da lore meristemo bihurtu, aldaketaren seinalea hostoetatik etorri behar delako.

Landareak tamaina egokia lortzen duenean, hau da, fase helduan aurkitzen denean, estimulua jaso eta loratzeko gaitasuna izaten du orokorrean. Baina gerta daiteke egoera begetatiboan gelditzea kanpo inguruneko baldintzak egokiak ez badira .



- Gaztetasun fasea: Nahiz eta baldintzak egokiak izan landarea ez da gai loratzeko, ezin du informazioa prozesatu.
- Egoera Begetatiboa: baldintzak edota seinaleak ezegokiak dira. Landarea loratzeko gai da baina ez ditu loreak botatzen.
- Ugalketa fasea: landarea seinaleak jasotzeko gai da eta heltzen zaion informazioa egokia da, ondorioz landareak loreak garatzen ditu.

Loraketa momentu konkretu batean ematen da, zeinetan landarea gai den seinaleak hartzeko. Eraginkorra izateko, loraketa oso momentu konkretu batean eman behar da. Loraketa eta ondorengo fruituaren garapena ona izateko, baldintzak optimoak izan behar dira. Loraketa oso prozesu erregulatua da, ugalketa arrakastatsua izateko.

Autoernalketa saihesteko, espezie berdineko indibiduoek loraketa momentu berdinean jasan behar dute. Erregulazioa ez da soilik endogenoa, hau da, ez da soilik indibiduo bat loratu behar, bere inguruan dauden espezie bereko indibiduoak ere loratu behar dira; ez dauka zentzurik indibiduo bat loratzeak, 100 metrotara dagoen espezie bereko organismoa ez bada loratzen.

2. Loraketa Faseak

- **Gai izatea (competente):** begi begetatibo batek seinale egokia jasotzean, lore meristemo bihurtzeko gaitasuna duenean ematen da. Pertzepzioa, seinalea jaso eta lore bihurtzeko zehazten da. Meristemo horrek jasotzen duenean informazioa lore meristemo gisa determinatzeko, eta seinalea interpretatzeko ahalmena duenean, gai dela esaten da, gaitasuna edo kompetentzia duela. Seinalea jasotzen duena hostoa da, baina meristemoa da zehazten dena.



- **Zehaztuta egotea:** Meristemo begetatiboa lore-meristemoan bihurtzen denean. Behin seinalea jasotakoan, meristemoa zehaztuta geratzen da meristemo begetatiboa lore-meristemoan bihurtzeko delako. Honek loreak emango ditu hostoak beharrean. Nahiz eta loratzeko informazioa ez jaso, zehaztuta dagoenez loreak emango ditu. Adibidez, hartzen baduzu injerto bat eta zehaztuta baldin badago lore bat emateko, beste zuhaitz gazte batean jartzekotan (nahiz eta honek informazioa ez eman, ez delako gai inguruko baldintzen informazioa ez jaso) loratuko da, aldez aurretiko informazioa jasota zeukalako meristemo horrek.
- **Adieraztea:** Lore meristemoak bere sepalo, petalo... ematea. Batzuetan, edo normalean, zehaztapena eta adieraztea batera ematen da; hau da, zehaztean meristemoa lore bihurtzeko gaitasuna eskuratzen du, eta ondorioz fruitua adierazten da. Salbuespena, fruitu arbolak dira, adierazpena geroago gertatzen baita. Fruitu arbolen kasuan zehaztapena udazkenean gertatzen da, baina fruitua ez da garatzen hurrengo udara arte, hau da adierazten dira hurrengo udaberrian edo udan.

Urteko landareetan adibidez, 3 pausoak sekuentzialki ematen dira bata bestearen atzetik. Zuhaitzetan, ordea, ezberdin gertatzen da. Udazkenean zehaztuta geratzen dira eta adieraztea hurrengo urtean emango da, udaberrian. Beraz, pauso hauek ez dira zertan denbora laburrean gertatu, eten daitezke.

Lorearen eraketa fitomeroa gertatzen da, adar begetatiboetan bezala. Behin lorearen lau bertiziloak (sepaloak, petaloak, androzeoa, ginezeoa) garatu direla meristemoa ez da gai hazten jarraitzeko.

Mekanismoak: Indukzioa eta zehaztea

Prozesu honetan gene homeotikoek parte hartzen dute.

Indukzioa eta zehaztea pertzepzio **seinaleak** dira **hostoetan hautematen** direnak. Seinale horiek sortzen dituzten aldaketa eta erantzunak bi gene multzok erregulatzen dituzte:

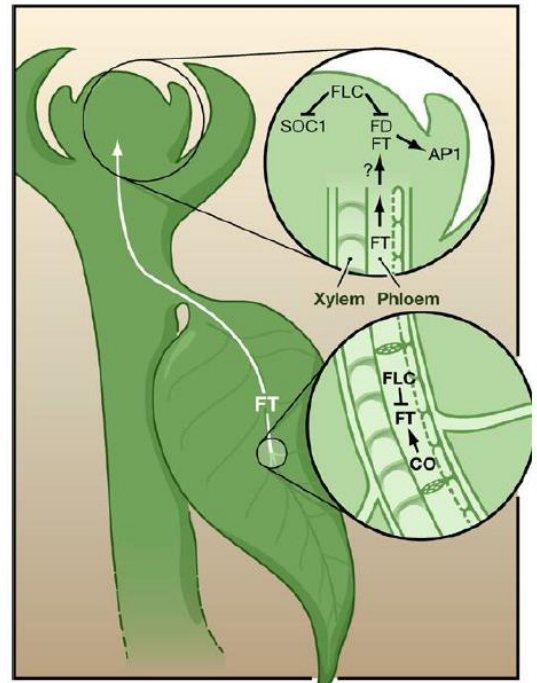
- 1) Meristemo ezaugarri geneak: loratzeko informazioa jaso eta integratu.
- 2) Lore organoen ezaugarri geneak: aurreko integrazioaren ondorioz, gene hauek aktibatuko dira lorearen atal ezberdinak emateko.

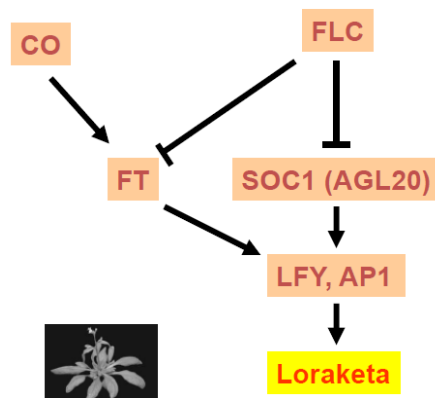
Bi gene multzo hauek erregulatuko dituzte meristemo begetatiboaren eraldaketa lore begetatibo bihurtzeko.

Hostoak (seinale harrera guinea), **fitokromoak** ditu (argia jasotzen dituzten proteinak), zeintzuk jasotzen duten argi kopuruaren arabera aktibo edo inaktibo bilakatzen diren. Fitokromo eta gibelerinen bitartez, informazioa jasotzen da. Normalean, fitokromo hauek hostoetan **FT proteinak** (florigenoak) produzitzen dituzte, **CONSTANS** (CO) genearen laguntzarekin; beste batzuetan, endogenoki ere sar daitezke. FT proteinak hauek txikiak dira eta floeman zehar garraiatu daitezke meristemo begetatibora heldu arte. FLC geneak FTren erregulatzailerik negatiboa bezala funtzionatzen du. Proteina hauek kodetzen dituzten geneak 1) motatakoak dira, meristemo ezaugarri geneak.

Behin meristemora helduta, FT-ek bertako proteina batekin elkartuko dira (**FD**) eta AP1 genea aktibatuko dute. Gene hauek, berriz, 2) motatakoak dira, lore organoen ezaugarri geneak. AP1ak meristemoak bertizilo desberdinak sortzea bultzatuko du.

Ondorioz, FT proteinak meristemoetan loreak emango duten geneak aktibatuko ditu eta hauek loreen organoen geneak aktibatuko dituzte.





Hala ere, lorean badaude beste gene eta proteina batzuk, ingurunearen baldintzen arabera aktibatzen direnak, zeinak FD-aren aktibitatea inhibitu dezaketen FT eta FD-ren arteko lotura ez emateko, eta hortaz lore begetatiboa ez sortzeko. Gene inhibitzaile hauek ere 2) motatakoak dira eta espezie berdineko indibiduo guztietan loraketa momentu berean eman dadin laguntzen dute. Esaterako, tenperatura hotzek FD proteinaren

sintesia inhibitu dezakete FLC genea aktibatuz.

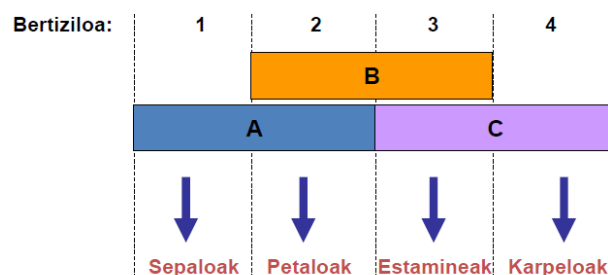
Oinarrian 5 gene nagusi daude prozesu honetan (funtzioak ez daude zehaztuak):

■ APETALA1 (AP1)	} A funtzioa
■ APETALA2 (AP2)	
■ APETALA3 (AP3)	} B funtzioa
■ PISTILLATA (PI)	
■ AGAMOUS (AG)	C funtzioa

ABC eredua: Lore organoen ezaugarri geneak (*Arabidopsis thaliana*)

Loraketa ABC sekuentzia baten bitartez ematen da. ABC eredua deitua, sepalo, petalo, estamine eta karpeloak sortzen dituzten geneak osatzen dute.

3 funtzioen konbinazioagatik bertizilo bakoitzean dagokion egitura lortzen da. Espezie batetik bestera geneak ezberdinak izan daitezke, baina garrantzitsuena ereduak nola funtzionatzen duen ulertzea da.

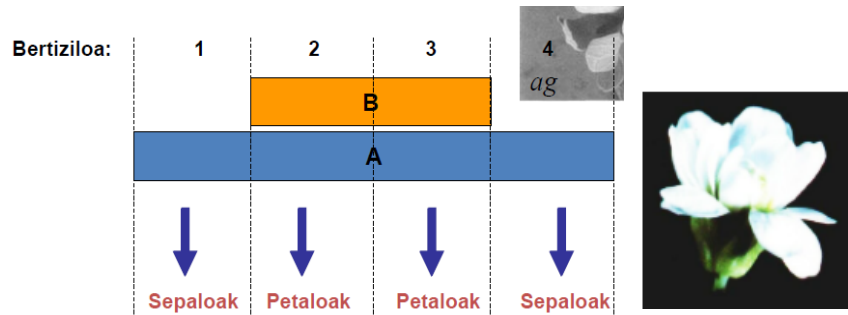


- **1. bertiziloa: SEPALOA:** soilik A funtzioa duten geneak aktibo daudenean sortuko da (AP1 eta AP2)
- **2. bertiziloa: PETALOA:** A (AP3) eta B funtzioak dituzten geneak aktibo daudenean sortuko dira petaloak
- **3. bertiziloa: ESTAMINA:** B eta C geneak aktibo daudenean sortu (A inaktibo)
- **4. bertiziloa: KARPELOA:** soilik C funtzioa duten geneak aktibo daudenean emango da

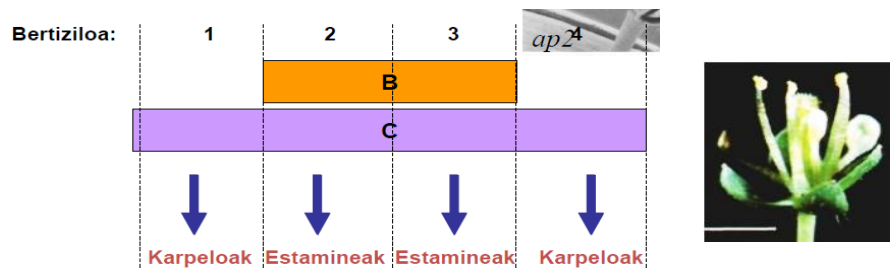
Aipatutako gene hauek transkripzio faktoreak (TF) askatuko dituzte kaskada entzimatikoko batzuk sortzeko. Hau nola demostratu da?

Ikusi da A-B-C funtzioa duten geneetan mutazioak egonez gero lorea ez dela ondo sortzen.

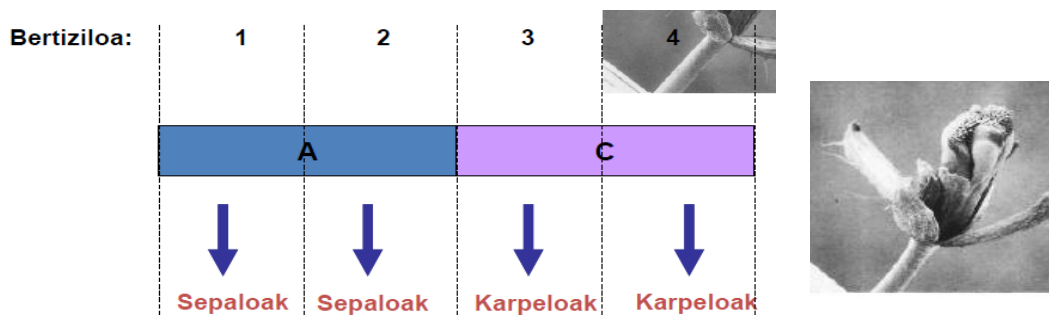
- C mutaturia: A genea aktibo 4 bertiziloetan (A eta B funtzionalak)
 - 3. lekuan → petaloa (A eta B-ren konbinazioa)
 - 4. lekuan → sepaloa (soilik A azaldu)



- A mutaturia: C genea hasieratik aktibo 4 bertiziloetan (C eta B funtzionalak)
 - 1. lekuan → karpeloa (soilik C)
 - 2. lekuan → estaminea (C eta B-ren konbinazioa)



- B mutaturia: A eta C dira funtzionalak
 - 1-2. lekuan → sepaloa (soilik A)
 - 3-4. lekuan → karpeloa (soilik C)



(Normalean, horrelako ikerketak egiteko *Arabidopsis thaliana* espezie modeloa erabiltzen da, talde txikia delako eta bizi-ziklo laburra duelako, abantaila handia suposatzen duena ikerketarako.)

3. Loraketaren erregulazioa

Landare motaren arabera loraketaren erregulazioa hiru modu desberdinetan eman daiteke:

- Erregulazioa autonomoa: Landare batzuek erregulazio endogenoa izaten dute, zeinetan kanpo baldintzek ez duten eragiten.
- Erregulazio kualitatiboa edo derrigorrezkoa: ingurumen faktoreekiko derrigorrezko erregulazioa izaten duten landareak eta kanpo faktore zehatz batzuk behar dituzte nahitaez.
- Erregulazio kuantitatiboa edo fakultatiboa: hauetan kanpo faktoreak ez dira guztiz beharrezkoak, baina hauek egokiak badira loraketa azkartu dezakete.

Kanpo medioak eragiten duen erregulazio motak:

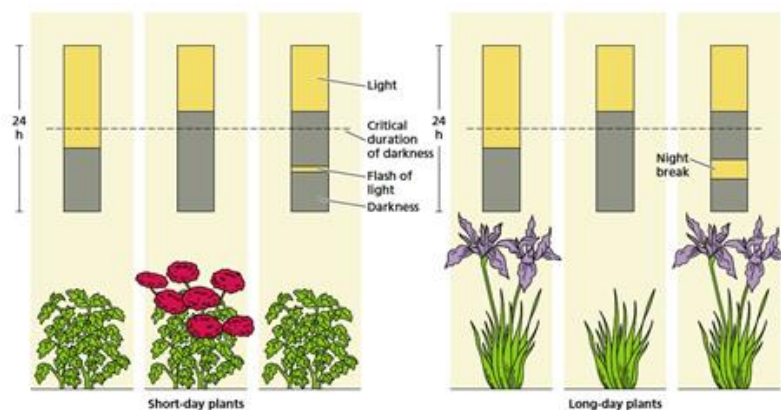
1) FOTOPERIODOA:

Argiaren menpe loratzen diren landareak argi-kopuruaren arabera loratzen direla ikusi da. Hau da, bakoitzak duen **egunaren iraupen kritikoaren** gora/behera loratu. Ezaugarri hau dela eta bi talde bereizten dira:

- **Egun laburreko landareak (SDP: short day plant):** bere iraupen kritikoak mugatzen duen beheragoko argi orduak badaude, egun laburreko loreak loratzen dira. Egunak laburrak direnean loratuko dira, argi ordu gutxi behar dutelako. Iraupen kritikoak: 10 ordutik behera.
- **Egun luzeko landareak (LDP: long day plant):** bere iraupen kritikotik gorako argi orduak badaude, egun luzeko landareak loratu. Argi ordu asko behar dute loratzeko. Iraupen kritikoak: 10 ordutik gora.

Iraupen kritikoaren balorea: Balore honek eguneko argi orduak eta argi gabeko orduak zehazten dituen balorea da. Ordu balio jakin bat, zeina horretatik gora edo behera landare batzuk loratuko diren ala ez.

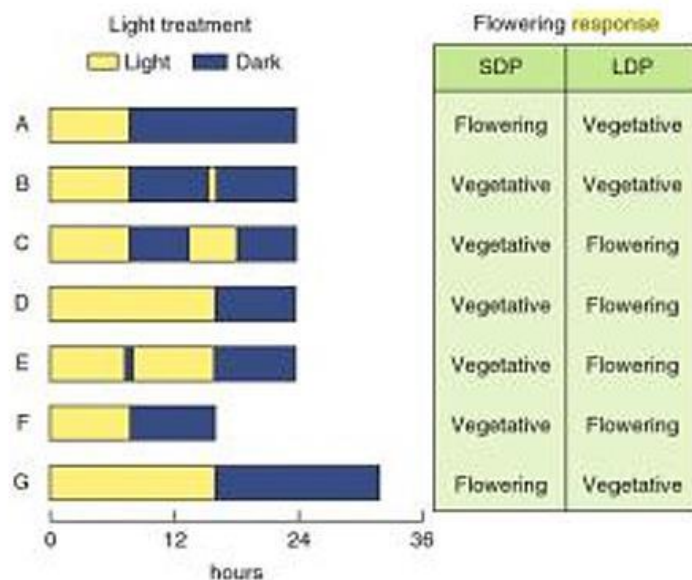
Ondorioz, nola azaldu daiteke beheko irudian agertzen diren bi kasuak?



Landareak somatzen duena ILUNTASUNEAN daraman denbora delako. Egun laburreko landareek iluntasun luzera handia behar dute eta iluntasun hor eteten zaienean, nahiz eta argi kopurua iraupen kritikotik behera egon, haiek iluntasun luzera txikia somatu dute eta ez dira loratzen. Egun luzeko landareek ordea, iluntasun luzera txikia behar dute eta iluntasun hori eteten zaienean, nahiz eta argitasun orduak iraupen kritikotik gora egon, iluntasun ordu gutxi somatu dutenez, loratu egiten dira.

Hau frogatzeko beheko esperimentuan oinarritu gaitzke:

- A) Iluntasunean denbora gehiago ematen duenez SPD landarea loratzen da
- B) Iluntasuna denbora tarte motz batez moztan denez iluntasuneko denbora jarraia ez da nahikoa eta SPD landarea ez da loratzen.
- C) Iluntasuna denbora luze batez moztu denez, iluntasun-tarte motzak daude eta beraz, LDP landarea loratzen da.
- D) Egun luzea eta gau motza, beraz LDP landarea loratzen da.
- E) Argitasun denbora etetea ez du eraginik loraketan.
- F) Eguna ohikoa baino motzagoa da, eta iluntasun tarte egunaren erdia bada ere, denbora hau motza denez LDP landarea loratuko da.
- G) Nahiz eta eguna luzeagoa izan gaua ere askoz luzeagoa da eta loratu egiten da (SDP).



Lehen aipatu bezala, argiaren beharra kualitatiboa edo kuantitatiboa izan daiteke:

- Behar kualitatiboak behar dituzten landareak soilik argi ordu konkretu batekin loratu daitezke, beharrezkoa dute lorea garatzeko.
- Argi ordu gehiago edo gutxiago egoteak loraketaren abiadura baldintzatzen du, hau da, argi ordu horiek loraketan lagunduko dute.

Landareak nola daki udazkenean edo udaberrian dagoen?

Bere beharrianak ez dira soilik argiaren menpekoak, beste seinaleek ere parte hartzen dute loraketa-fasean:

1) Argi ordu horiek behar izateaz gain, aldezturik gazte-fasean egotea beharrezkoa dute landare batzuek; beraz, udazkenean, jada, heldua izango denez loraketa udaberrian emango da.

2) Beste landare batzuek, loraketa eman aurretik hotz periodo bat jasan behar dute, hau da, argiaz gain tenperatura aldaketa bat behar dute.

3) Landare dualak: argi periodo luzeak eta motzak beharrezkoak dituzte loraketa burutzeko.

-LSDP (long short day plant): lehenengo egun luzeko egunak behar dituzte, eta ondoren, egunak murrizten doazenez argi ordu gutxiago eduki dute. Udazkenekoak

-SLDP (short long day plant): lehenengo argi gutxiko periodoa pasa behar dute; eta egunak luzatu ahala, argi ordu gehiago izango dute. Udaberrikoak

Nola daki landareak gaia luzea den edo ez? (kimikoki)

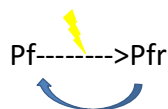
Hostoetako kromatoforodun proteina (fitokromoa=PR) batzuk kitzikatu egin daitezke argia jasotzen dutenean. Pf egoeran inaktibo egongo da, eta argi gorria xurgatzen duenean Pfr egoerara aldatzen da aktibo bilakatuz. Horrela dagoela, erantzun fisiologiko bat burutuko du:

- Egun luzeko landareetan LORAKETA FAVORATU:

Gaua luzea bada etengabe Pfr→Pf mugimendua gertatuko da, azkenean Pfr oso gutxi geldituz. Ondorioz, Pfr gutxi dagoenez, ez da loraketarik emango.

Gauean argi flash bat xurgatuz gero, Pf-a egoera aktiboan bilakatuko da, eta iluntasuneko periodoan berriro sartzean ez dio denborarik emango atzera bueltatzeko, Pfr asko mantenduz. Horrela, loraketa emango litzateke.

- Egun laburreko landareetan LORAKETA INHIBITU:



Iluntasunean aktibo zegoen forma Pf-ra aldatzen da. Buelta honetan ez dio denborarik ematen zegoen guztia Pf-ra eraldatzeko. Hau da, oraindik Pfr gehiago egongo denez, loraketa inhibituko du. (Hemen kontrakoa behar duzu, egun laburrekoa denez Pf inaktiboa egotea gaua dela adieraziko dio landareari, gaua moztzen badiogu Pfr (egoera

aktiboa) gutia ez da Pf (egoera inaktiboa) bihurtuko ondorioz landarearentzako ez da nahikoa izan iluntasun periodoa)

GOGORATU: SDP landareetan, gau luzeak behar dituztela loraketa emateko, $Pf > Pfr$.

Gaua oso luzea izatekotan, Pfr aktibo guztia inaktibo bilakatuko da, beraz, egoera honetan dagoen gehiena desagertu eta loraketa emango litzateke.

Gauean zehar argi flash bat xurgatuz gero, $Pf \rightarrow Pfr$ bilakatuko da, eta nahiz eta gaua luzea izango den, Pfr asko egongo da beste egoerara bueltatzea ukatuz.

*Kasu honetan, argiak informazio-iturri gisa funtzionatzen du, ez energia-iturri bezala.

KONTUZ!! Hostoak dira seinalea jasoko duten egiturak

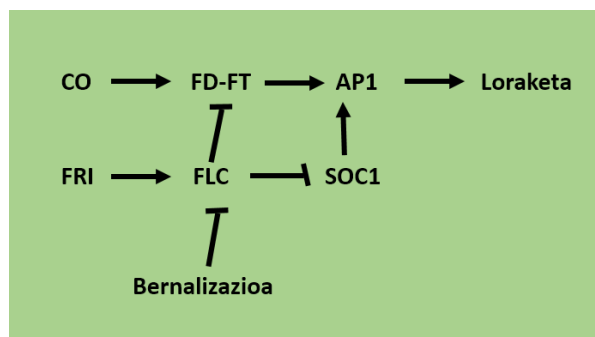
2) BERNALIZAZIOA

Landareak hotz periodo luze bat behar duenean loraketa emateko. Periodo honi bernalizazioa deritzo, temperaturaren bidezko erregulaketa. Hau espezie batetik bestera aldakorra izango da. Hots-tratamendurik gabe, bernalizazioaren beharra duten landareen loratzea atzeratu egiten da, edo landareek begetatibo jarraitzen dute, ez dira gai loratze-seinaleei erantzuteko.

Lehen aipatu bezala, hotzaren beharra kualitatiboa edo kuantitatiboa izan daiteke:

- Kualitatiboa denean, hotzaren beharra nahitaezkoa da loraketa emateko
- Kuantitatiboa bada, hotz periodoak azkartu edo lagundu egiten du loraketa prozesuan

Kasu honetan, seinalea jasotzen duena ez da hostoa, baizik eta meristemo bera. Bernalizazioa prozesuak FLC genea inhibitzen du, ondorioz FLC honek loraketa inhibitzeko gaitasuna galtzen du. Honen emaitza loraketa indusitzea bi bideen bidez da.



Bernalizazioaren kontrol hormonal

Bernalizazioan ere hormonak parte hartzen dute. Azanahoria hotza behar du hazteko. Lehenengo irudian hotza jasan ez duen landarea dugu eta loraketa ez dela eman ikusten da. C irudia hotza jaso du, ondorioz loraketa eman da. B, ez dute hotz tratamendurik jaso baina gibelerinak gehitu zaizkie eta lortu dena hotzarekiko erantzun berdina da. Noski loraketa desberdina da, bideak desberdinak direlako baina azkeneko emaitza berdina da, loraketa lortu da.

Kontuan hartu behar da gibelerinek ez dutela loraketa sustatzen espezie guztietan.

Hormonen garrantzia:

Loraketa bultzatu: fotoperiodoa gibelerinak eta tenperatura.

Loraketa inhibititu: etilenoa, estresa eta DELLA proteinak.

Hau dena ikusita ikusten dugu faktore askok parte hartzen dutela loraketaren prozesuan. Oso prozesu garrantzitsua da landarentzako. Bere garaiera ebolutiboa loraketaren ondoriozkoa da. Loraketa ez baldin bada ematen ezin dira ugaltu.



Daucus carota. a) Hotz tratamendu eta GB gehitu gabeko landare kontrola; (b) Hotz tratamendu gabeko baina GBak gehitutako landareak; (c) Hotz tratamendua jasotako baina Gbrik ez gehitutako landareak.

13. SENESZENTZIA ETA ABSZISIOA

Zelulen heriotz programatua. Seneszentzia prozesua. Erregulatzailerak. Abszizio prozesua.

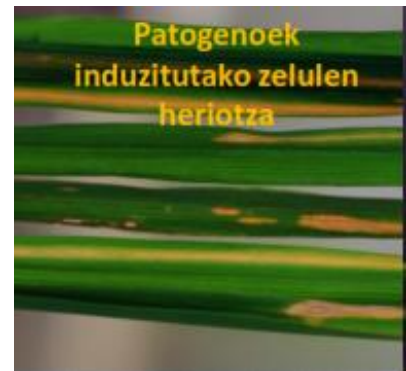
Seneszentzia eta zelulen heriotz programatua kontzeptu ezberdinak dira, eta ez dira nahasi behar.

Zelulen heriotz programatua, prozesu oso lokalizatua da, eta bertan zelula gutxi batzuk heriotzara bideratzen dira. Nahiko prozesu arina izaten da. Hala ere, landarearen biziraupenerako prozesu beharrezkoa da; modu honetara sortzen dira aerenkima edo xilema. Faktore ezberdinek eragin dezakete zelula baten apoptosia: patogenoak, ingurumen estresak eta garapen prozesuak.

Garapenean zeharreko heriotza



Zelulen heriotz programatua, adibidez, patogenoen inbasio baten aurrean jar daiteke martxan. Birus edo bakterio batek landarea infektatzean, landareak patogenoaren inguruko zelulak apoptosira bideratzen ditu, patogenoa isolatuz. Modu honetara, leku konkretu horietan heriotza programatuz, patogenoa hiltzea lortzen da eta gainontzeko organoek bizirik jarraitzeko aukera dute.



Seneszentzia prozesuak ere zelula batzuen heriotza dakarren arren, ez du inolako zerikusirik. Landarearen bizi zikloko hurrengo pausu bat da, birziklapen prozesu bat. Prozesu geldo eta sistemikoa da, eta bertan, nutrienteen mobilizazioa eta birziklapena ematen da, beste leku batzuetara bideratuz eta bertan metatuz. Zahartzaroan ere seneszentzia eman daitekeen arren, ez da seneszentzia emateko arrazoi bakarra.



Izugarri erregulatua dagoen prozesua da, ehunka gene inplikaturik baitaude erregulazioan. Prozesu ordenatu eta sekuentziala da, eta ez da azken fasea bezala interpretatu behar, bizi zikloko beste fase baten moduan baizik.

Seneszentziaren mugatzaileak:

- **Adina** seneszentziaren erantzulea izan daiteke, baina kontuan hartu behar da ez dela arrazoi bakarra. Hala ere, zahartzaroarengatik ematen denean seneszentzia prozesua, **seneszentzia sekuentziala** deitzen zaio.



- Urteko landare batean, **ugalketa** ematen denean, seneszentzia hasi daiteke eta landare osoa hiltzen bada horren ostean, **seneszentzia monokarpikoa** (irudikoa) deitzen zaio.

Landare biurtekarietan, behin ugalketa ematen denean, udazkena edo negua hastean, hostoak galtzen dira eta landareak bizirauten du. Honi **seneszentzia polikarpikoa** deitzen zaio.

- Gerta daiteke faktorea exogenoa izatea, **klimatikoa** adibidez, edo tenperatura baxuak, argi falta... Prozesu honi **urteko sasoiaren arabera seneszentzia** da.

SENESZENTZIA PROZESUA

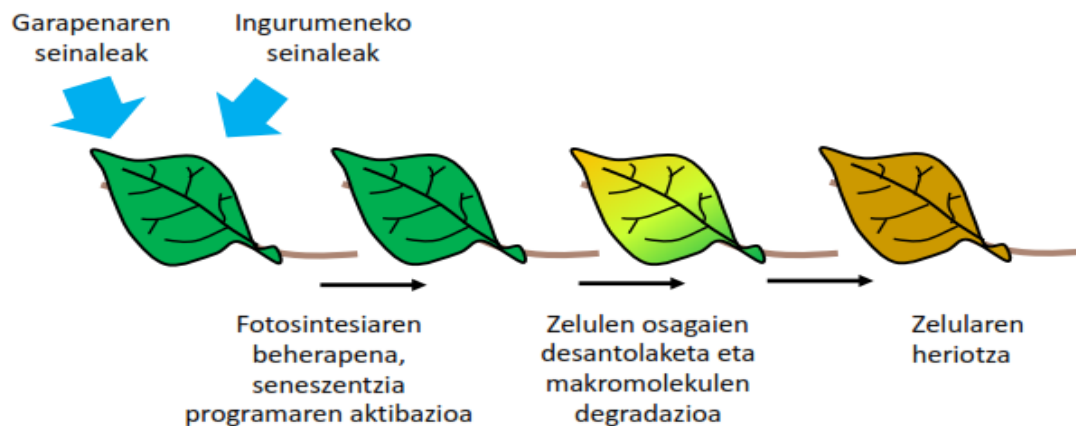
Seneszentzia ez da (beti) zahartzaroarekin loturiko prozesu bat, **birziklapen** prozesua da. Laburbilduz, esan genezake seneszentzia prozesuan hostoetako karbohidratoak, mineralak eta proteinak birziklatu egiten direla beste organoetara eramateko. Zelulosa da birziklatzen ez den osagai bakarra, eta zelulak soilik paretarekin geratzen dira.

Landarea urtekoa baldin bada, hostoetatik birziklaturiko osagai guztiak hazira bideratzen dira; landarea iraunkorra bada, mantenugaiak sustrai edo zurtoinera bideratzen dira. Guztia zelulosa izan ezik errekuuperatzen da, eta aurretik esan bezala, genetikoki erregulaturiko prozesu oso garrantzitsua da.

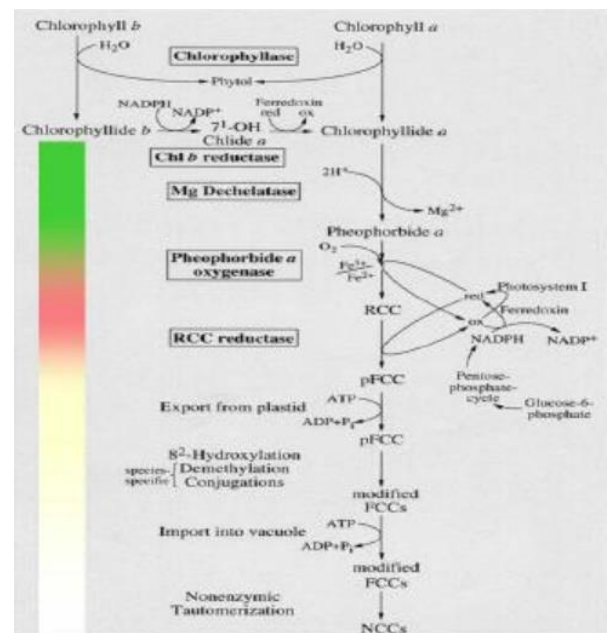
Orden konkretu batean eta era sekuentzial batean ematen da seneszentzia.

Hiru fasetan banatu daiteke seneszentzia prozesua:

- 1. Hasiera fasea:** fotosintesi tasa murriztu egiten da, eta seneszentzia programa aktibatu egiten da, genetikoki oso erregulatua dagoena (>800 gene).
- 2. Degenerazio fasea:** zelulen osagaien desantolaketa ematen da, makromolekulen degradazioarekin batera.
- 3. Fase terminala:** zelulak "hustearen" ondorioz, zelulak hiltzen dira.



Lehenengo fasean, hostoek aldaketak jasaten dituzte. Ingurunekeo seinale bat (tenperatura ezegokia, argi gehiegi edo gutxiegi, mineralen eskasia,...) edo garapenaren seinale bat (adina, ugalketa,...) jasotzen dutenean, fotosintesi tasa murriztu egiten dute, eta seneszentzia programa aktibatu egiten da, 800 gene ezberdin baino gehiagoz osatua dagoena. Gene gehienak erregulatzaileak dira, transkripzio faktoreen kodetzaileak adibidez. Helduaroan hostoek iturri gisa jokatzaren dute, baina seneszentzian normalean baino iturri garrantzitsuagoa suposatuko dute landarearentzat, ez direlako soilik karbohidratoak garraiatzen, proteina, mineralak eta bestelakoak ere.



Degradatzen diren lehen organuluak kloroplastoak dira, eta nukleoa, mintzak eta mitokondriak izango dira azkenak. Izan ere, nahiz eta degradazio prozesu bat izan, mitokondriek ekoizturiko ATParen beharra dago, molekulak kanporatzen direnez mintzen presentzia beharrezkoa da, eta genetikoki oso prozesu erregulatua izateagatik, nukleok funtzionatzen jarraitu behar du.

Zeluletako proteinen %40a Errubisko entzimak osatzen du, eta hau izango degradatzen den lehen entzima; ondoren, nukleasak hasiko dira degradatzen.

Kloroplastoekin batera klorofilak degradatzen dira. Seneszentzia birziklapen prozesua izanik, landareak pigmentutik ahal duen guztia aprobetxatuko du. Klorofilaren degradazioa, lehen galtzen dena fitol taldea da, klorofilasa entzimaren laguntzaz, eraztun tetrapirrolikoaren eta fitol taldearen arteko lotura apurtzen duena. Fitol talderik gabe, klorofilida egoeran geratzen da, eta magnesio-dekelatasa entzimak eraztunaren erdian dagoen magnesioa askatzen du. Azkenik, oxigenasa entzima batek, geratzen den eraztun tetrapirrolikoa zabaldu eta lineal bihurtzen du.

Eraztunaren hondakin hori bakuolara garraiatzen da, eta bertatik, landare motaren arabera, beste organoetara bideratzen da. Bakuoloa gero eta handiago bihurtzen da klorofilaren hondakinak sartzen diren heinean.

Oso ohikoa da seneszentzian dauden hostoetan beste kolore batzuk agertzea, gorrixkak edo marroiak, esaterako. Antozianina pigmentuei esker lortzen dira kolore hauek, eta landareak babes-mekanismo gisa sintetizatzen ditu.



Klorofilen degradazioan, elektroiei garraio kateak ez dute ondo funtzionatzen, eta klorofilak kitzikatzen baldin badira, ROSak (Reactive Oxygen Species) sortzen dira. Antozianinak, hostoen gainazaletan sortzen dira babesle gisa, eguzki argiak kitzikatzeko, ez dutelako ROSak sortzen.

Seneszentzian, erribosomek ez dute RNA erribosomikoaren beharrik eta proteinek batera degradatu egiten dira. Proteinak aminoazidoetara

degradatzen dira proteasen bitartez, eta aminoazido horiek gero floeman zehar garraiatzen dira behar den lekuetara.

Mintzak eta mitondriak, esan bezala, nukleoarekin batera mantentzen dira prozesuaren amaieraraino. Mintzak gantz azidoz osatuak daude baina karbohidrato gisa garraiatzen dira floeman zehar, eta beren eraldaketa beharrezkoa da. Horretarako, zelulako peroxisomak glioxisoma bilakatzen dira eta bertan beta-oxidazioa burutu eta azteil kolinarekin bitartez karbohidratoak sortzen dira.

Pixkanaka, itokondrioak eta nukleoa degradatuko dira eta zelula guztiz hilko da, soilik zelulosazko paretak geratzen delarik. Zelulosa ez da degradatzen, energetikoki oso garestia delako.

SENESZENTZIA ERREGULATZEN DUTEN FAKTOREAK

Etilenoa eta Azido Abszisikoa (ABA) dira hormonarik garrantzitsuenak seneszentziaren **aktibazioan**; zitokininak, auxinak eta giberelinak, bestalde, seneszentziaren **atzerapenarekin** daude erlazionatuta.

- **ZITOKININAK.** Zitokininek inbertasa entzimaren sintesia bultzatzen dute. Inbertasa entzimak sakarosa, fruktosa eta glukosa molekulatan hidrolizatzen du. Inbertasa entzima aktiboa dagoen organoak, karbohidratoak degradatzen jarraitzen du, eta laburbilduz, isurbide gisa jokatzen du; karbohidratoen gastua dagoenez bertan, landareak uste du oraindik aktibitate metaboliko altua dagoela eta ez dela seneszentzia ordua. Modu honetara, zitokininek seneszentzia prozesua atzeratzen dute. Esperimentu ugari egin izan dira tabako alndarearekin zitokinine funtzio hau frogatzeko. Ikusi izan da IPT geneak zitokininen sintesia aktibatzen duela, eta gene hori estimulatuz seneszentzia prozesua atzeratzen dela. Landare kontrolekin erkatuz, landare eraldatuen hostoak askoz berdeagoak ziren, eta bertatik ondorioztatu zen zitokininek seneszentzia atzeratzen zutela.

Zitokininek inbertasa entzima aktibatzen dute

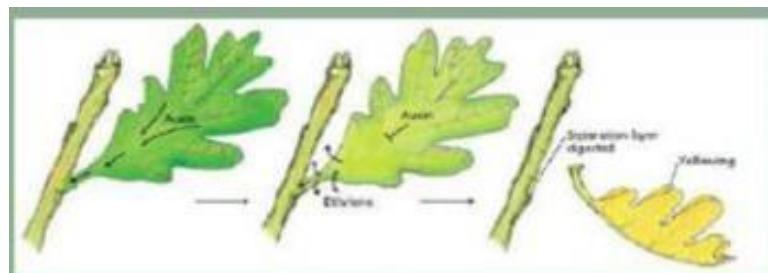


Inbertasa gain adierazia Kontrola



- **AUXINAK.** Seneszentzia prozesuan 800 gene baino gehiago daude inplikaturik, eta auxinek gene guzti hauen adierazpena atzeratzen dutela ikusi da. Auxinaren eraginpean, denboran zehar gene "suprimitu" hauek beranduago aktibatzen dira.

Hala ere, auxina kontzentrazioa baino garrantzitsuagoa da hostoan zehar dagoen auxina gradientea. Ikusi da hostoaren pezioloan auxina kontzentrazio ugari dagoenean, hostoa tente mantentzen dela, baina bertara auxina fluxua murrizten bada edo desbideratzen bada, seneszentzia eta hostoaren erorketa sustatzen dela.



Giberelinen atzerapen mekanismoa nola ematen den ez dago oso argi.

Hostoez gain, beste organoetan ere seneszentzia prozesuak ematen dira, fruitu eta loreetan, esaterako. Hostoetatik birziklaturiko karbohidrato, proteina eta mineralak fruitu eta hazietara garraiatzen dira. Fruituetan ematen den seneszentzia ordea, ez da hostoetan ematen den berdina. Fruituko seneszentzian, karbohidrato eta proteinak eraldatuak daude eta ez dira errekupekatzen hostoetan bezala. Bertako karbohidratoak eraldatzen dira, fruituen funtzio nagusia haziaren dispersioa delako, eta horretarako fruitua erakargarria izan behar delako animalientzat.

ABSZISIOA

Beti gune konkretuetan ematen den prozesua da, zehazki, **abszisio gunean**. Garapenaren hasieratik, abszisio guneko zelulak determinatuak daude, eta behar den momentuan hartuko dute parte abszisioan.

Abszisio gunea pezioloaren eta adarraren artean dago kokatua, eta zelula geruzaz dago osatua. Esan bezala, abszisioa beti emango da gune konkretu honetan.

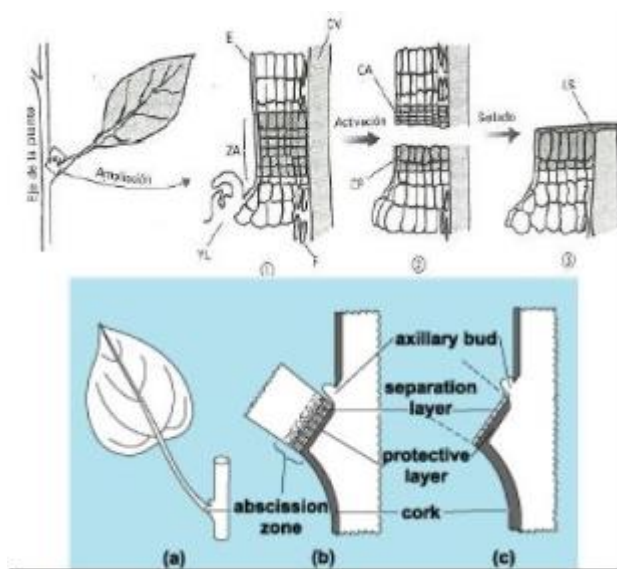
Gune honetako zelulak parenkimatikoak dira, isodiametrikak, eta protoplasma oso dentsoa daukate. Almidoia metatzen duten zelulak dira eta plasmodesmo ugari dituzte ondoko zelulekin kontaktuan egoteko. Honez gain, zelula hauen pareta ez dago lignifikatua. Orokorrean, xilema eta floemaren inguruan zuntzak eta esklereidak agertu ohi dira zurruntasuna eta egonkortasuna eskaintzeko; pezioloko abszisio guneko xilema eta floemaren inguruan ordea, ez da inolako esklereida edo zuntzik agertzen.

Seneszentzia amaitzean hostoak oso lehor daude eta abszisiorako prestatzen dira. Abszisio guneko zelulak oso azkar zatitzen dira eta zatiketaren ostean ez da landare zelulen artean agertzen den ohiko erdiko laminarik agertzen. Lamina honek itsaste funtzioa dauka eta zelulak bata bestearekiko gogor eusten ditu. Horregatik, laminarik ez dagoenez (edo ez da ondo garatzen, edo garatuta egon arren disfuncionala da) zelulak ez daude elkarri horren ondo lotuta, eta apurkorrago bihurtzen dira.

Etilenoak ere parte hartzen du prozesu honetan. Hormona honek pareta zelularreko pektinaren degradazioa bultzatzen du, **pektina-metilesterasa** entzima aktibatzen baitu. Zelulen arteko laminarik gabe eta pareta zelularra ahulduta egonik, haize bolada txikienak ere askatu dezake hostoa adarretik, eta lurrera jausten da.

Hostoa erortzean, adarrean geratu den hutsune hori suberizatzen da, zauria sigilatua ahal izateko. Izan ere, landarea babesten duen geruza epidermisa da eta abszisioa ematean epidermisa desagertzen denez, oso leku ahula da, patogenoentzat aproposa landarea infektatzeko.

Hostoez gain, fruituetan ere abszisioa ematen da. Fruitua landarera lotzen duen pezioloan ere abszisio gune bat agertzen da.



14. GAIA: LANDAREEN MUGIMENDUAK

Landareak organismo sesilak direnez, hainbat sistema dituzte inguruneko baldintzak somatzeko eta askotan mugimendu bat suposatzen dute bai organo mailan (hostoak, sustraiak...) zein zelula mailan (kloroplastoak). Mugitzeak landareari inguruneko baldintzetara moldatzeko ematen dira mugimendu hauek: zenbait baldintza optimo lortzeko (argia, ura, mineralak..) zein estres egoera bati aurre egiteko (istildura, lehortea, estres osmotikoa...). Esaterako, landare “haragijaleetan” mineral eskasia daoenean ingurune desagokietan, lurzorutik ez den beste edonondik lortzen mineralak, intsektuetatik esaterako.

Bi mugimendu daude oinarrian:

1. TROPISMOAK

Kurbadura mugimenduak dira, *estimuluaren norabidearen arabera* edo *menpekoak* direnak. Kurbadura hauek hazkuntza diferentzialaren bidez sortzen direnez, hau da, oinarrian hazkuntza aldaketak daudenez, aldaketak itzulezinak dira. Estimuluak eragin desberdinak eduki ditzake landarearengan, estimulua zein den eta honen norantzaren arabera mugimendua desberdina da: tropismo positibo (landarea estimulurantz mugitu) eta negatiboak (landarea estimulutik aldentu). Estimuluaren norabidea oso garrantzitsua da.

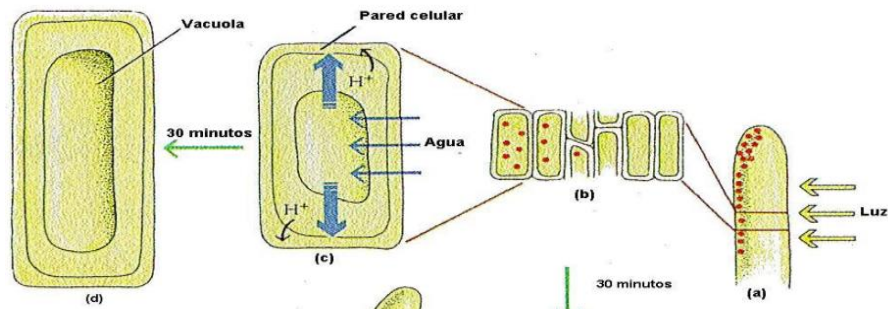
Hiru tropismo mota bereizten dira:

a) Fototropismoak (argia):

Argiaren menpeko tropismoa, auxinen kontzentrazio diferentziala. Argiak landareetan tropismo positiboak eragiten ditu normalean. Argiaren aldeko landarearen zelulen hazkuntza gutxitu, eta ilun dagoen aldeko hazkuntza areagotzen da. Hau gertatzeko, **fototropinek** hartzaile moduan jokatzeko dute mintzean, hauek argi urdina xurgatzen dute. Aktibatzerakoan, **PIN proteinen** adierazpena igo, eta auxinak argi aldetik ilun aldera garraiatuak izaten dira. Alde ilun horretan **auxina** kontzentrazioa igotzean zelulen hazkuntza tasa igo egiten da eta bakuoloak urez puutzen dira zelulak luzatu eta landarean makurdura eraginez.

Fototropismoa beti positiboa da.

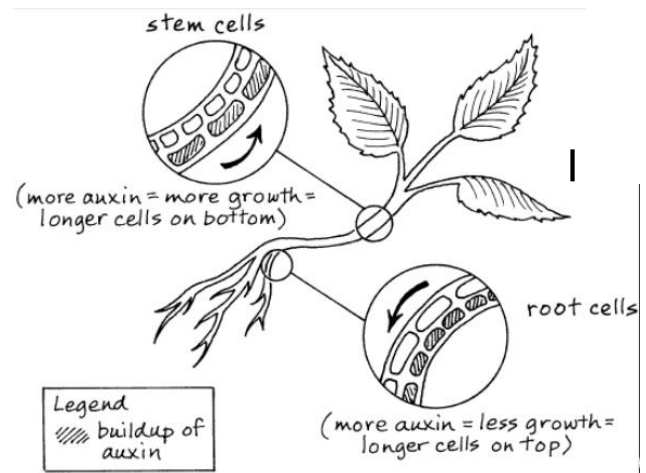




Auxina kontzentrazioak desberdin eragiten du landarearen organo ezberdinetan: Zurtoinean [AAU] handiak hazkuntza emendatzen du, aldiz, sustraietan [AAU] handiak hazkuntza murrizten du. Honen ondorioz landareen sustraiek lurpean harriak sahiestu ditzakete esaterako norabidea aldatuz.

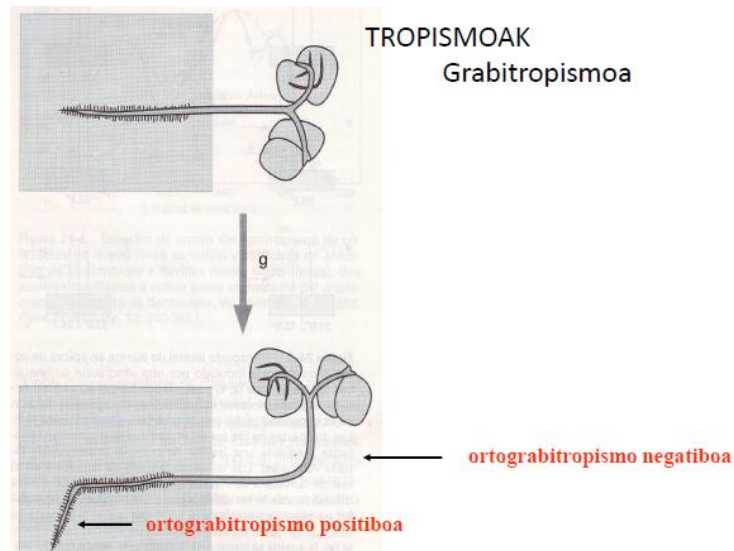
b) Grabitropismoa (grabitatea)

Grabitateak eragindako tropismoa da. Grabitatearen arabera landarearen ageriko partea gorantz eta sustraiak beherantz hazten dira. Horretarako landareek estatolito deituriko egitura dentsoak dauzkate (Amiloplastoak angiospermoen estatolitoak dira). Demagun landare bat etzanda jartzen dela. Zurtoinean estatolitoen inguruko zelulen hazkuntza handitu egiten da, sustraietan, berriz, estatolitoaren inguruan hazkuntza inhibitu egiten da. Hau gertatzeko mekanismoa auxinaren garraio diferentziala da. Estatolitoek auxina beraien ingurura erakartzen dute. Auxinek ez dute berdin jokatzeko organo ezberdinetan, batzuetan kontzentrazio altuan hazkuntza inhibitzen dute eta besteetan estimulatzen. Grabitropismoaren kasuan, sustraietan, beheko partean metatzen dira auxinak baina hazkuntza goiko partean ematen da; hau gertatzen da sustraietan auxinek hazkuntza inhibitzen dutelako kontzentrazio altuan, horregatik beheko artean ez da hazkuntzarik ematen eta goiko partea luzatzen da.



- ❖ **Ortograditropismo negatiboa:** grabitatearen aurka.
- ❖ **Ortograditropismo positiboa:** beherantz grabitatearen alde.

Gerta daiteke landare berean, organo ezberdinek grabitropismo ezberdina jasatea, irudian agertzen den bezala. Sustraiak kurbadura jasaten du grabitropismo positiborantz mugitzeko, eta zurtoinarekin kurbadura horrek grabitropismo negatiboa jarraitzen du.



c) Tigmotropismoa (estimulu mekanikoa):

Hosto kiribilak dituzten landareetan ematen da esaterako. Landareko zatiren batek zerbait ukitu edo kanpoko zerbaitek landarea ukitzean mekanohartzaileek auxina garraiatzaileen adierazpena aldatzen dute. Honela, mugimenduak eman ditzakete patroia baten inguruan kiribiltzeko bezala. → Zeozerren kontra egitean estimulu horri erantzunez kurbadura mugimendua egiten du horri erantzuteko.

Berezitasuna: *Eguzki lorea*. Egunean zehar eguzkiaren norabidea jarraitzen dute gazteak direnean. Gauen berriz egunaren hasieran zegoen posizioa itzultzen da, hurrengo egunean prozesua errepikatzeko. Heliotropismoa da (Solar tracking), tropismo mota bat. Hala ere hau itzulgarria da.



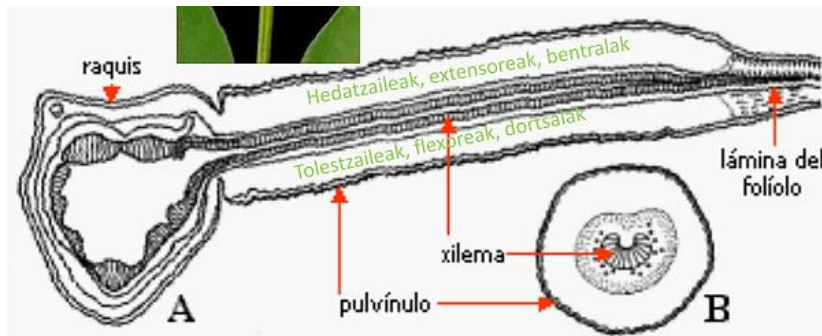
2. NASTIAK

Ez dira kurbadura mugimenduak zelula konkretuen **turgentzia aldaketak** baizik. Aldaketa hauek **itzulgarriak** dira ur mugimenduek eragin dituztelako. Estimuluaren norabideak ez du mugatzen mugimenduaren norabidea (independentea), organoaren anatomiaren menpekkoa baita.

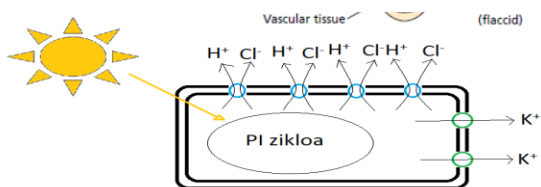
a) Niktinastia (argiak mugatua)

Kasu honetan argia da turgentzia aldaketa eragiten duena. Hostoetako organo konkretuetan eman behar da, **pulbinuluan** esaterako. Pulbinuluak hostoen pezioloan edo pezioloen puntetan topatzen diren organo bereziak dira, hostoak tente edo beherantz orientatuta egotea baimentzen dutenak. Bertan, zelula motoreak kokaturik egoten dira: Goiko partean, **zelula hedatzailea** edo

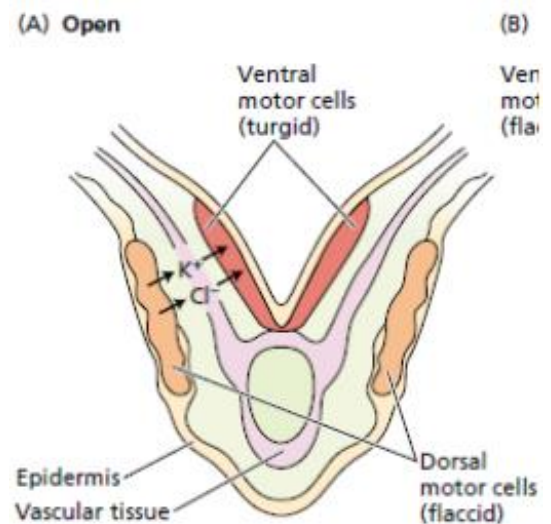
extentsoreak edo bentralak (sinonimoak); eta beheko partean, **zelula tolestzailea** edo flexorea edo dorsala (sinonimoak). Argiaren bidez, zelula hauen turgentzia aldatu, eta hostoak posizio desberdinak har ditzake. Adibidez, gaez itxita eta egunez horizontalean eguzkiak gehiago jo diezaion.



EGUNEZ zelula motoreek daukaten funtzionamendua: Argia dagoenean **zelula hedatzaileetan (Ventral motor cells)** ATPasak aktibatu eta protoiak kanporatzen dira. Ponpaketa has dadin zelula hedatzaile hauetako ftohartzaileek argi urdina xurgatu behar dute, eta fosfatidil inositolak jokutzen du 2. mezulari gisa. Protoiek mintzaren hiperpolarizazioa eragiten dute potentzial osmotiko negatiboagoa eraginez eta ur sarrerak turgentzia indusituz. Puzten direnez, tentsioa sortuko dute eta bi pezioloak tente jarriko dira, horizontalki.



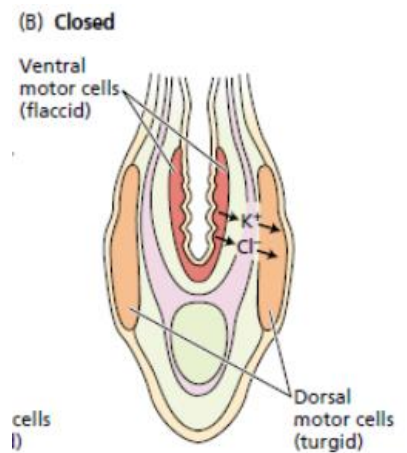
Aldi berean, **zelula tolestzaileetan (Dorsal motor cells)**, ATPasak blokeatu egiten dira mintzaren despolarizazioa eraginez. Honen ondorioz, K^+ eta Cl^- apoplastora ateratzen dira potentzial osmotikoa positiboagoa eginez, potentzial osmotikoa 0 ra hurbiltzen da. Inguruko zelulen potentzial osmotikoa negatiboagoa denez, ur galera bat eragiten du zelulen turgentzia gutxituz. Modu honetan, hostoak irekitzeko indar bat jasaten du zelula hedatzaileak turgente daudelako zelula tolestzaileak hala ez dauden bitartean. Zelula tolestzaileak ura galtzen dute.



GAUEZ, zelula motoreetako prozesuak alderantzikatu egiten dira.

Zelula hedatzaileetan (Ventral motor cells) ATPasa desaktibatuta egiten dira mintzaren **despolarizazioa** eraginez eta honek K^+ zelula barnetik ateraz. Kasu honetan ftohartzaileak argi gorriaren falta nabaritu behar du pulbinuluko zelula hedatzaileetako ATPasa aktibo egon ez dadin. Honela, zelula hedatzaileek turgentzia galtzen dute.

Zelula tolestzaileetan (Dorsal motor cells), berriz, ATPasak aktibatzen dira mintza hiperpolarizatu eta K^+ barnera sartuz. Modu honetan ura barnera sartzen da zelula tolestzaileen turgentzia handituz.



Gertaera hauen ondorioz, zelula tolestzaileak turgente eta zelula hedatzaileak indarrrik gabe aurkitzen dira. Honela, hostoak ezkerraldeko irudian ikus daitekeen forma itxia hartzen du ur galera ekiditeko.

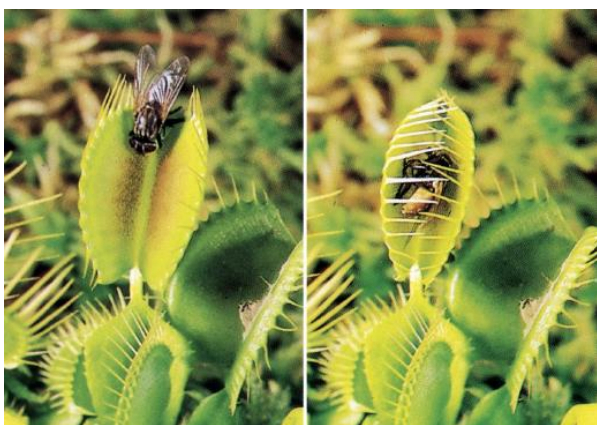
Zelula hedatzaile eta tolestzaileen kokapena ezberdina da espezie batetik bestera, horregatik landare batzuetan hostoak gorantz tolesten dira eta besteetan beherantz.

FOTOHARTZAILEAK hartzen duten parte honetan:

- ❖ EGUNEZ: Ftohartzaileak (Argi urdina) → Hostoak ireki
- ❖ GAUEZ: Fitokromoak (Argi gorria) → Hostoak itxi

b) Seismonastiak (estimulu mekanikoak)

Ekintza mekanikoak mugatzen dituen nastiak dira, estimulu mekanikoak seinale elektrikoa piztu. Hain arina da, non batzuek argudiatzen duten seinale elektriko bat bezala, baina landareek ez dute nerbio sistemarik. Ez dago oso argi seinalea nola garraiatzen den. Funtzionamendua niktinastiako pulbinuluaren berdina da, baina ftohartzaileek ez dute parte hartzen. Landare intsektujaleetan agertzen den mekanismoa da euren presa harrapa dezaten. Baita mimosen estiloko landareen hosto sentikorretan ere.

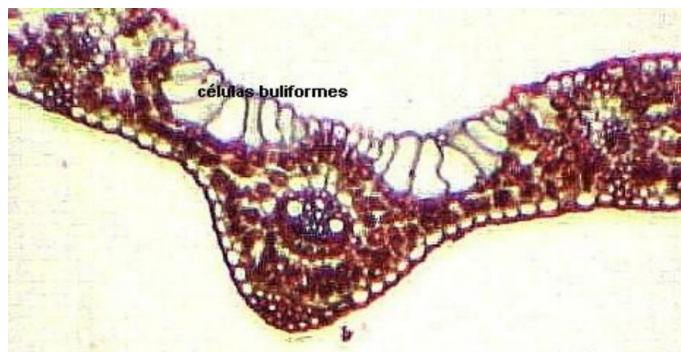


Response of the 'sensitive plant' (*Mimosa pudica*) to shock. (left) before (right) after.

c) Hidronastia

Urak mugatzen duen nastia. Folikuluek ez dute parte hartzen, zelula buliformeek hartzen dute parte estres egoera txikien aurrean hauen hanpadura kontrolatuz. Nerbio zentralen alde batean eta bestean agertzen dira zelula hauek eta zabalik edo itxita agertuko dira. Puztuta /turgente badaude, hostoa modu normalean azaltzen da. Ordea, ur falta egonez gero, zelula hauek ura galdu, hanpadura galdu eta beraz ez dago indarririk tente mantentzeko eta hostoak azalera (transpirazio azalera) murrizten dute eguzki argiak hainbeste ez jotzeko. Zelula hauek ura galtzean hostoek U baten forma hartzen dute. Modu honetan, eguzkiak ez dio horrenbeste jotzen, eta transpirazioa gutxitzen da estomak ere itxiz. Mekanismo hau estres oxidatiboari aurre egiteko erabiltzen da. Hostora eguzkiaren energia gehiegi iristean bertatik NADH eta ATP asko sortzen da. Elektroito berri hauek peroxidoak sortzen dituzte konposatu toxikoak. Horregatik, hidronastiari esker fotoinhibizioa buru dezakete eguzkiarekin duten kontaktu azalera gutxituz konposatu toxiko gutxiago sor daitezela.

Irudian hostoaren zehartebakia agertzen da, eta zelula buliformeek nerbio zentralaren alde bietan agertzen dira.



16.GAIA. Metabolismo sekundarioa. Terpenoak

Metabolito sekundarioak ez dute zer ikusirik hazkuntzarekin ezta bizi funtzioarekin ere, beren funtzio ohikoenak defentsa eta erakarkuntza dira.

Batzuetan, zaila egiten zaigu metabolismo sekundario eta primarioa banatzea. Izan ere, metabolito sekundarioen sintesi bidean, hainbat metabolito primario sintetizatzen dira ere. Adibidez, karotenoideen kasuan, biak, karotenoak eta xantofiloak, terpenoak dira eta primario edo sekundario diren esatea soilik sintesian oinarrituta ez da egokia, batzuetan primario eta sekundarioak bide metaboliko berdina konpartitzen dutelako.

Metabolito sekundarioak ez dira sintetizatzen landare espezie guztietan; talde taxonomiko txikietan aurki daitezke, oso espezifikoak dira, hainbeste, konposatu batzuk espezie bakar batean soilik aurkitu daitezkeelarik. Zenbat eta metabolitoa konplexuago eta espezializatuagoa egon, orduan eta espezie bakar batean agertzeko probabilitate gehiago. Horrez gain, landare hauen garapenaren momentu konkretu edo fase konkretu batzuetan soilik sintetiza daitezke, baita organo konkretu batean sintetizatu ere, eta ez landare osoan.

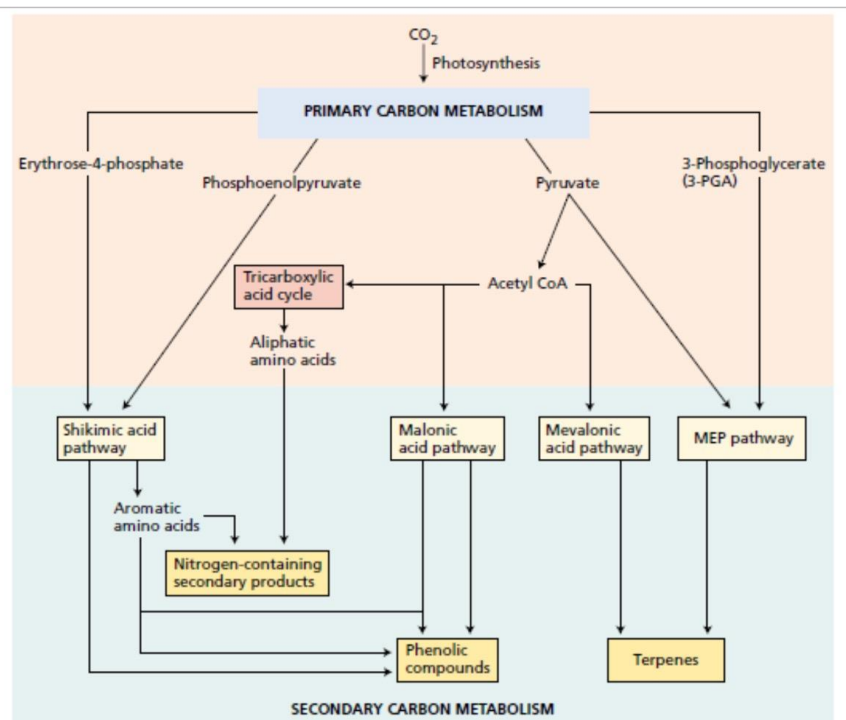
Beste desberdintasun nabaria, metabolismo primarioan parte hartzen duten konposatuak baino askoz kontzentrazio baxuagoan aurkitzen dira; aurkitzeko edo detektatzeko zailagoa. Hain baxua da hauen kontzentrazioa, non hasieran uste baitzen landarearen hondakinak zirela; hala ere, bazekiten hondakinak izan arren, funtzio garrantzitsuak betetzen zituztela. Adibidez, hagina (*Taxus baccata*) hilerrietan aurkitzen zen, landare hori, bere fruitua izan ezik, oso toxikoa da eta hilerrietan jartzen ziren animalien sarrera ekiditeko. Hainbat landare medizinalen konposatu farmakologikoen oinarrian metabolito sekundarioak aurkitzen dira.

Sarrera

Terpeno guztiek **isoprenoa** dute oinarri moduan, 5 C osatutako molekula. Terpeno, terpenoide edo isoprenoide bezala ezagutzen dira. Gehienetan, uretan disolbaezinak dira. Beraien sintesirako bi bide daude:

Azido mebalonioaren bidea

Azido mebalonikoaren bidea Azetil koentzimatik (2C) dator eta bidea zitoplasman ematen da.

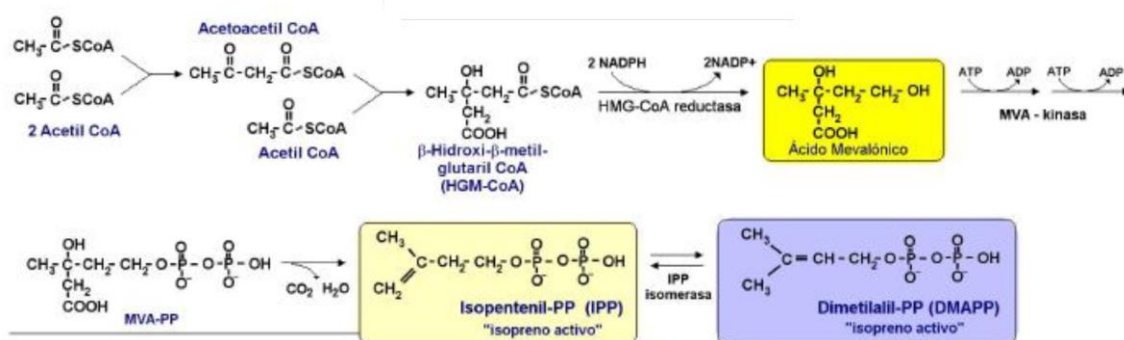


Hasieran bi Azetil koentzimen kondentsazioa ematen da eta hirugarren bat lotuko da geroago, 6 karbonodun molekula osatuz. Ondoren, 2 NADPHen bitartez erredukzioa ematen da eta azido mebalonikoa (6C) sortzen da.

Molekula hau fosforilatu egiten da bi kinasen (azido mebalonikoaren kinasa) bitartez, 2ATP gastuarekin eta deskarboxilazio bat ematen da, isopentenil pirofostafota (IPP) izeneko 5 karbonodun molekula sortzen da.

Gainera, molekula isomerizatu daiteke dimetilalilpirofosfato isomerasa entzima bitartez, lotura bikoitza lekuz aldatzen duena, DMAPP.

IPP eta DMAPP molekulen diferentzia loturak dira, fosfato guztiak berdinak dira. IPPtik eta DMAPPtik abiatuta landareak ekoizten ditu terpeno guztiak. Bi konposatu hauek isopreno aktiboak dira, ez terpenoak.

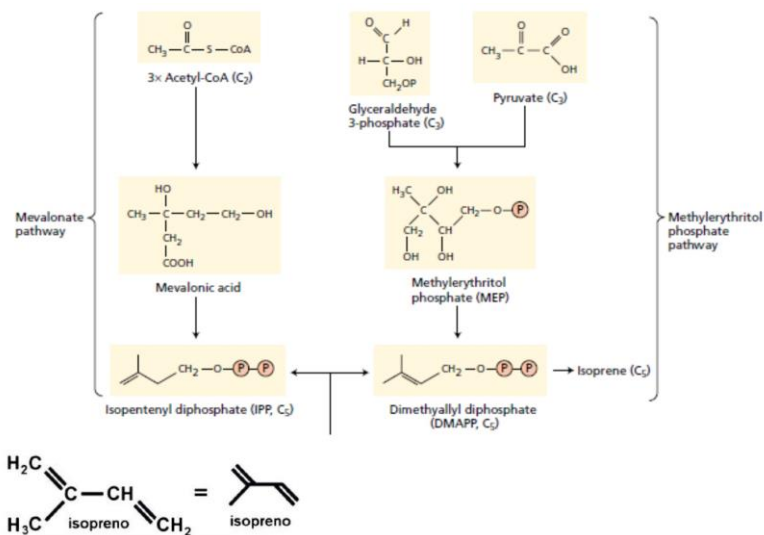


Metil-eritrol fosfato bidea(MEP bidea)

Bide honetan aitzindariak glizeraldehido-3-fosfato eta pirubato molekulak dira. Sintesi bide hau kloroplastoean ematen da, ez zitoplasman.

Hasteko Pirubato eta glizeraldehido-3-fosfatoa lotu eta bide honetan bitartekaria den molekula sortzen dute, metil-eritrol fosfatoa (MEP).

MEP fosforilatu egiten da eta honela dimetilalil bifosfato (DMAPP) sortzen da, non ondoren hau isomerizatu daitekeen IPP emanez.



Orain arte azaldutako bi bide metaboliko hauen nahaskeen bitartez, terpeno aitzindari guztiak sortu ahalko dira, terpeno mota ezberdinak lortuz: monoterpenoak (10 C), seskiterpenoak (15 C), diterpenoak (20 C), triterpenoak (30C), tetraterpenoak (40 C) eta 40 C baino gehiagoko politerpenoak.

Funtzio orokorrak

Terpenoek ez dute izpi ultramorearen xurgapenean parte hartzen. Beraien funtzio nagusiak ekarpena eta defentsa dira. Hala ere, zenbait terpenok hazkunde eta garapenean eragin zuzenak dituzte, zeren bide hauetatik hurrengo molekulak eratzen dira:

Hauek funtzio primarioari lotuta:

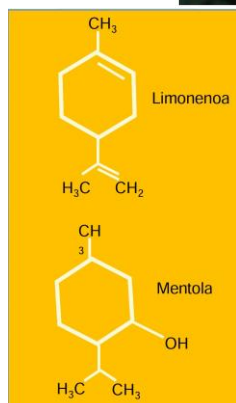
- Gibelerinak (diterpenoak): Garapenaren erregulatzaileak dira. Ez dute funtzio sekundarioa, primarioa baizik, baina sintesi bidea berdina da.
- Klorofilaren fitol taldea (diterpenoak): Mintzari ainguratzeari
- Esterolak (triterpenoak): Mintzaren egonkortzaileak
- Karotenoideak (tetraterpenoak): Fotosintesia eta fotobabesean parte hartzen dute
- Azido abszisikoa (seskiterpenoak): Garapenaren erregulatzaileak dira. Nahiz eta 15 karbono eduki, bere garapena tetraterpeno batetik dator.

Funtzio sekundarioei dagokienez:

Normalean intsektuetan eragin uxatzaile edota erakartzaile dute molekula hauek. Erakarpen funtzioa duten terpeno batzuk ageriko partean sintetizatzen dituzte landareek, konposatu hegazkorak adibidez, usainarekin erlazionatuta daudenak eta baita ere, sustraiek mikorrizak erakartzeko eta garatzeko, baina azken hauek ez dira hegazkorak. Uxatzaile funtzioari dagokionez, instektu eta herbiboroen aurkako usain txarra duten konposatuek ez dirazertan hegazkorak izan.

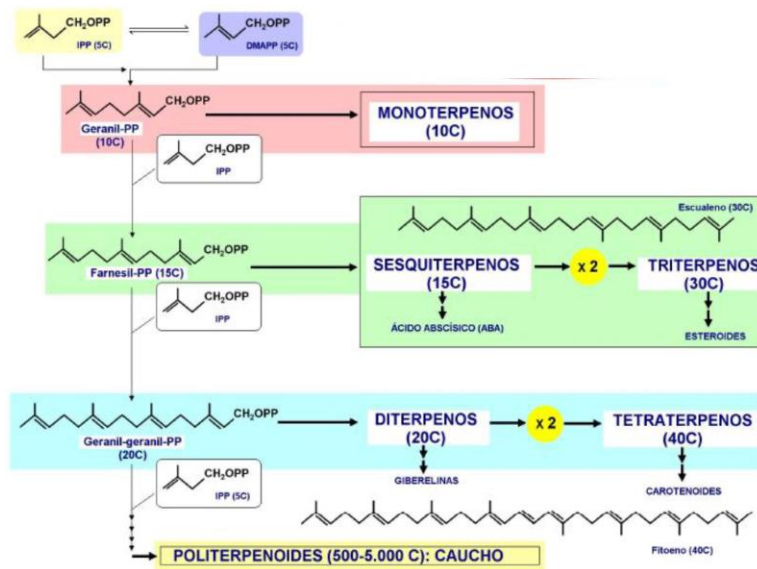
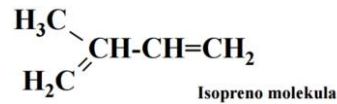
Adibidez *Chrysanthemum* (krisantemo) espezieen hosto eta loreek ekoizten dituzten piretroideak (monoterpenoak) intsektizida oso potenteak dira. Monoterpeno hauek nekazaritzan oso erabiliak dira, ingurunean iraunkortasun baxua dutelako, eta beraz, ez direlako toxikoak, gainera ornodunentzat oso toxizitate txikia dute, soilik intsektuei eragiten diete.

Esan dugun moduan, erakarpen funtzioa terpeno hegazkorak betetzen dute, normalean. Hauei olio esentzial deritze (monoterpeno eta seskiterpenoen nahasketa). Mentola (menta) eta limonenoa (cytrus) dira erakarpen funtzioa duten bi monoterpeno hegazkorren adibide.



Sailkapena eta biogenesia

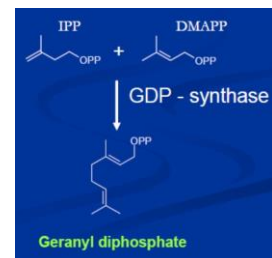
- Monoterpenoak (2 isopreno molekula)
- Sesquiterpenoak (3 isopreno)
- Diterpenoak (4 isopreno)
- Triterpenoak (6 isopreno)
- Tetraterpenoak (8 isopreno)
- Politerpenoak (8 isopreno baino gehiago)



Monoterpenoak

IPP eta DMAPP konbinatzen dira geranil difosfatoa bat eratzeko, **geranil difosfato sintasa** katalizatzen du prozesua. Aitzindari horretatik gainontzeko molekula guztiak sintetizatzen dira. Zikliko edo aziklikoak izan daitezke.

Ziklatzea: ziklasa entzimaren bitartez eraztun bat sortu. Gero bakoitzak talde funtzional ezberdinak eduki ditzake: alkohol taldea (-ol), aldehido taldea (-al), soilik karbono katea (-eno)... etab. Adibidez limoneno ziklasak--> limonenoa.



Erreakzio guzti hauek zitoplasman ematen dira, hostoen guruinetan edo guruin espezifikoetan (menta hostoaren azalan, berdez agertzen diren guruinetan), kabitare ezberdinetan, hosto, lore, fruituetan eta erretxin konduktuetan, adibidez pineno erretxina hodieetan.

Hauen sintesia oso ohikoa izaten da.

Storage:

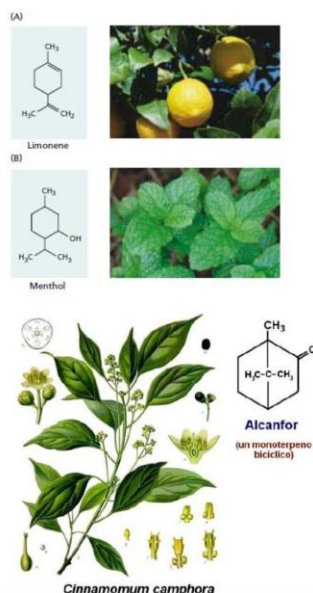
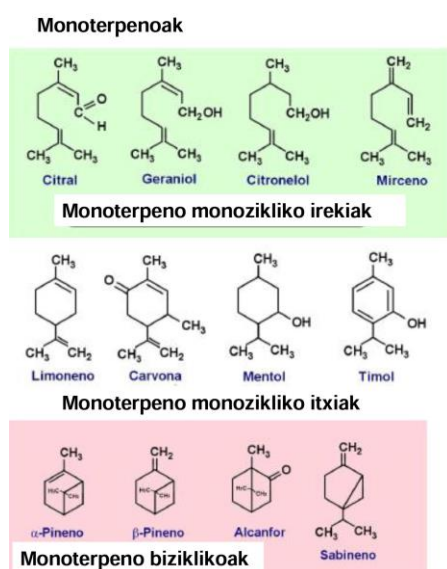
- * Glandular trichomes: *Labiatae* like *Mentha*, *Cannabis*
- * Cavities : *Eucalypt*, *Citrus*
- * Resin ducts : pine trees

Production and direct emission:

- * Flowers
- * Leaves
- * Fruit



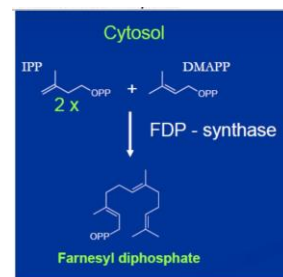
Konposatu hauetariko asko ostoetako ileetan biltegitratzen dira olio esentzialak eratuz. Olio esentzial hauek intsektuentzako uxagarriak dira, baita erakargarriagoak ere. Gainera, olio hauetariko asko merkatal garrantzi handia elikadura-, farmazi- eta lurrin-industrian.



Adibidez, Alcanfor konposatua, monoterpeno ziklikoa dena, *Cinnamomum camphora* landareak ekoizten du eta sitsek kotoia ez jateko erabiltzen den konposatua da, arrokekin gordetzen dena.

Seskiterpenoak

Seskiterpenoen molekula aitzindariaren ekoizpena (farnesil difosfatoa) **FDP-sintasak** (isopreno transferasa dena) katalizatzen du bi IPP molekula eta DMAPP molekula bat lotuz. Geraniil difosfato entzimak ez du parte hartzen. Zuzenean FDP-sintasak prozesu guztia burutzen du bi pausotan: lehenengo bi IPP lotzen ditu beraien artean eta ondoren DMAPP lotuz. Azkenean 15 karbonodun molekula dugu.

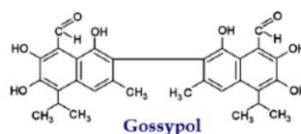


Gero parnesil dofosfato aitzindari honetatik sor daitezke molekula azikliko zein ziklikoak. Monoterpenoen kasuan bezala, ziklasa entzimak, parte hartzen du molekula ziklikoen sintesian.

Konposatu Hegazkorak eta lipofilikoak, monoterpenoekin batera, olio esentzial bezala ezagutzen dira. Adibide ohikoena, farnesola (seskiterpeno sinpleena 3 IPP loturen bidez sortua). Beste funtzietariko bat babesa izango da.

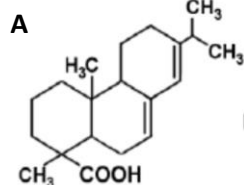
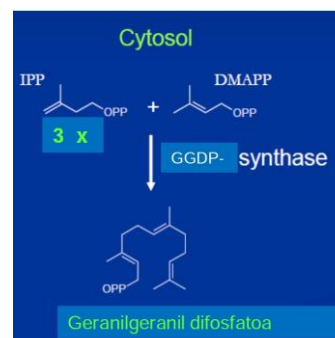
Herbiboroen kontrako funtzioa duten adibide batzuk: laktonak (ester zikliko bat) *astaraceae* familian agertzen da (eguzki-loreetan). Digestio txarra eragiten du, liseriketari baitu eragina, edo zapora mingotsa eman dezake. Bestetik, onddo eta bakterioen patogenoen kontrako funtzioa dutenak: gossypol (seskiterpeno

aromatikoearen dimero bat). ABA seskiterpeno bat da baina bere sintesi bidea ez da aipatu duguna.

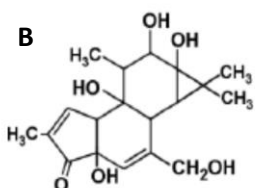


Diterpenoak

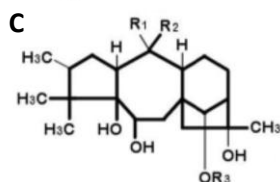
Hauen aitzindaria **GGDP-sintasak**, geranil-geranil difosfato sintasak, 3 molekula IPP eta DMAPP molekula baten lotura katalizatutaz du geranil-geranildifosfatoa eratuz. Gero, beti bezala, entzima ziklikoen eraketan ziklasa entzimek parte hartuko dute. Era ziklikoan, zein ziklikoan, (-OH, -CO, -COOH) aurki daitezke. Gainera, N izan dezaketen alkaloida diterpenoan eratuz. Diterpenoen artean hauek ditugu:



A) Landareen erretxinetan monoterpenoez gain, defentsa funtzioa ere betetzen duten diterpenoak aurki ditzakegu. Hala nola, azido abietikoa pinuaren erretxinan.



B) Intsektuentzako eta ugaztunentzako toxikoak diren diterpenoak; adibidez, Euforbiaceae familian sortzen den forbola. Nahiko toxikoa herbiboroentzako. Izatez, Medikuntza ikerketetan erabiltzen da, tumore sortailea delako.



C) Ericaceae familian grayanotoxinak sortzen dira espezialki, herbiboroentzako kaltegarriak direnak, tentsio jaisierak eraginez. D) *Taxus brevifolia* espezieak taxola ekoizten du. Medikuntzan antitumorigen bezala erabiltzen da. Kontzentrazioaren arabera eragin desberdinak izan ditzake landarean, landareak defentsa bezala erabiltzen du.

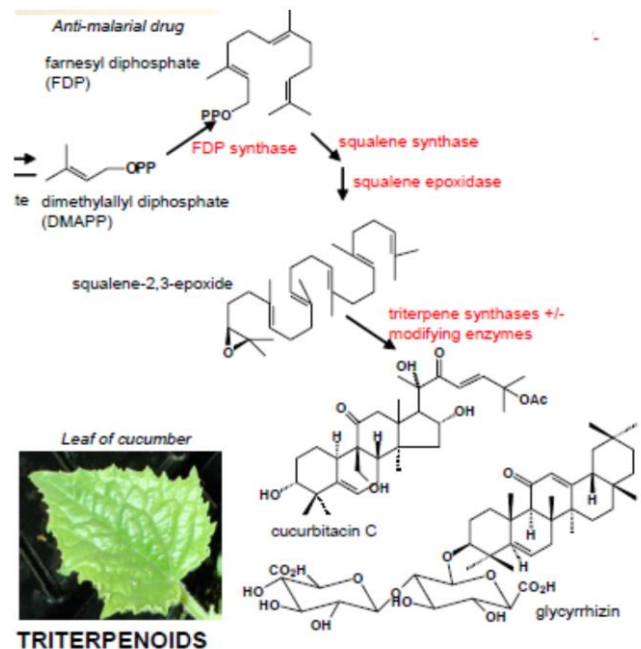


Funtzio primarioa duten diterpenoak ere aipatzekoak dira: giberelinak, honek bai sintesi bide berdina jarraitzen du, klorofilaren fitol taldea...

Triterpenoak

Parmesil difosfatotik abiatuta, **eskualeno sintasa** entzimak parte hartuz **eskualenoa** sortzen da, triterpenoen aitzindaria. Kasu honetan molekulen arteko loturen arabera talde ezberdinak daude:

Esterolak: mintzen hidrosolugarriatasuna mugatzen duten hormonak. Brasinosteroideek hormonaren antzeko funtzioa betetzen dute. Esterola molekulek, kolesterolaren aitzindaria gizakietan, 27-29°C bitartean gizakiaren kolesterola murrizten dute. Baita beste animalietan ere. Adibideak: Estigmasterol eta Citrostadienola.



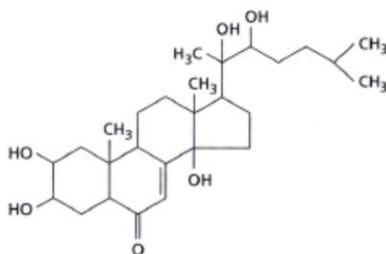
Estigmasterol



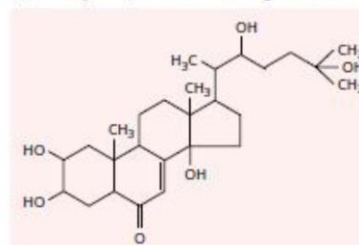
Citrostadienol

Fitoekdisonak intsektuen kontrako triterpenoak. Intsektuaren muda hormona eta landareak ekoizten duen molekula egitura aldetik oso antzekoak dira, OH talde batean ezberdintzen dira soilik. Intsektuak landare hori jaten duenean intsektua ez da gai bre muda hormona eta landarearen molekula ezberdintzeko, eta orduan muda bultzatzen du. Intsektuetan muda tarte edo momentu oso zehatzetan ematen da, tarte horietatik at (landarearen molekulak bultzatuta), intsektuarentzako letala da. Adibidea: pronasterona A

Pronasterona A

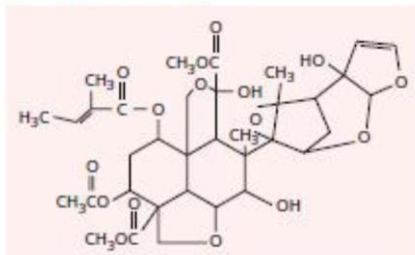


(B) α -Ecdysone, an insect molting hormone

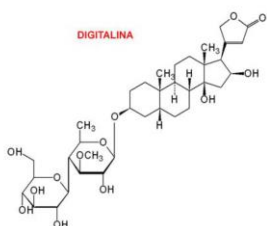


Limonoideak zapore mingotsa ematen dute zitrikoetan, intsektuen aurka egiteko. Azadrikatina da adibide bat. Izurriteetan erabili ohi da intsektizida bezala, mingotsa izan arren ornodunentzat ez delako toxikoa. **KONTUZ limonoideak \neq limonenoak.**

Azadiraktina



Digitalis purpurea



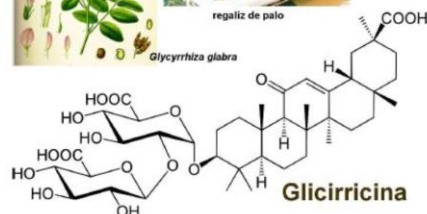
Kardenolinak: ornodunen kontra egiten duten molekulak (adibidez digitalina Digitalis purpurea landarean) Bihotzeko sodio potasio ponpak inhibitzen ditu. Bihotz arazoak dituztenek kontzentrazio oso baxuetan hartzen dituzte sendagai modura. Oso kontzentrazio altuan oso toxikoa da substantzia hau.

Saponinak: ornodunen kontra. Xaboi funtzioa dute eta, beraz, mintzak degradatzeko gaitasuna dute. Hestean epitelioko mintzetan desorekak eragiten dituzte eta digestiorako gaitasuna murrizten da. Llandarearentzako onura bezala, onddoen mintza apur dezaketela eta patogeno hauen aurka egin. Erregalizak (glizirrina substantzia), adibidez, glizirrizina molekula dauka eta tentsio altuko pertsoneri eragiten die.



regaliz de palo

Glycyrrhiza glabra



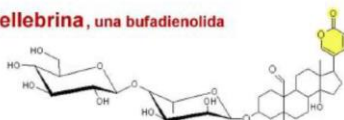
Glicirricina

Bufadienolidoak: oso oso toxikoak diren triterpenoak. Ornodunen aurka erabiltzen dituzte landareek. Antzinean, gizakiek animalien kontra botatzen ziren geizetan jartzen zituzten. Adibidez: Hellebrina molekula, ranunculaceae familian.



Helleborus niger
fam. Ranunculaceae

Hellebrina, una bufadienolida



Tetraterpenoak

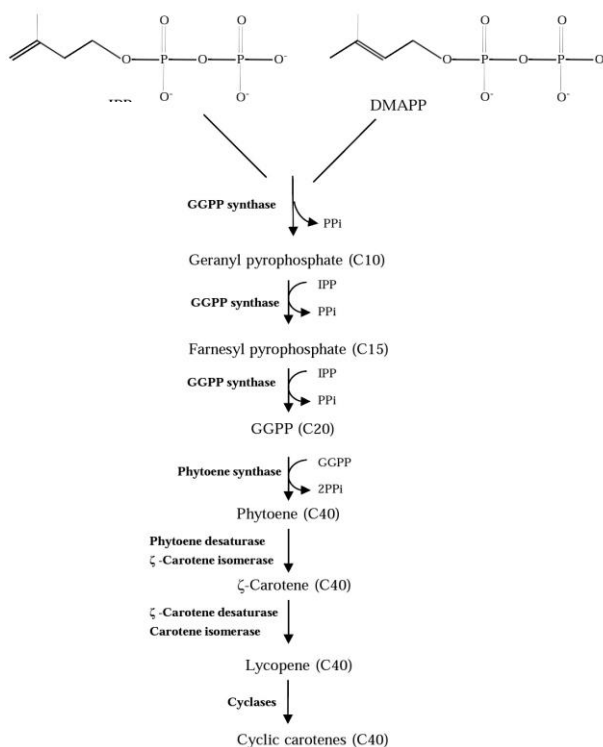
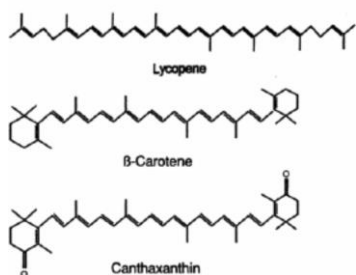
Geranil geranil difosfatotik abiatuta, **fitoeno sintasa entzimak** katalizatuta: bi GGPP lotu eta fitoenoa lortzen da. Behin fitoenoa edukita, gure molekula aitzindaria, entzima desberdinen bidez karotenoideak eratuko dira. Karotenoideak eraztundunak edo eraztun gabeak izan daitezke:

Eraztun gabeak: adibidez, likopenoa: kolore gorria ematen diona sandia eta tomateari.

Eraztundunak:

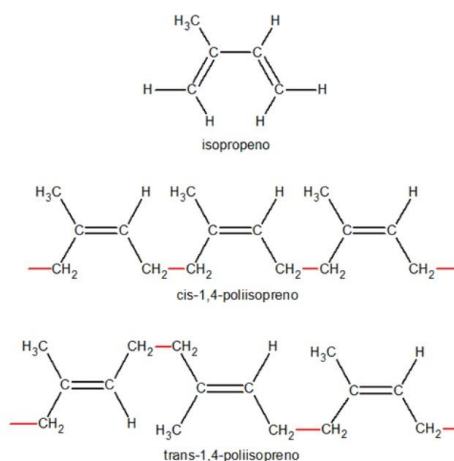
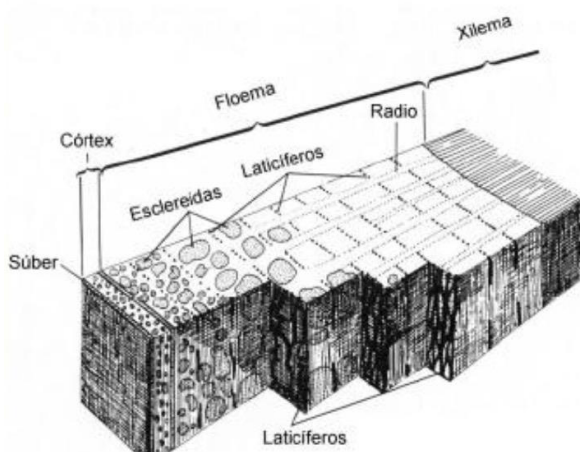
Xantofilak: Eraztunean oxigenoa dutenak

Karotenoak: ez dute oxigenorik eraztunean. (A Bitaminaren aitzindariak)



Politerpenoak

Pisu molekular handiko molekulak dira, 40 karbono baino gehiago dituztenak. 1.500-15.000 IPP molekula ingururen C-C lotura bikoitzen bidez eta cis konfigurazioarekin kautxua lortzen dugu. Aldiz, 1.500-15.000 IPP molekula inguru, C-C lotura bikoitzarekin eta trans konfigurazioarekin, goma. Adibideak:



Heavea brasiliensis landaretik kautxua lortzen da: zauriak ixteko eta herbiboroen kontra defentsa funtzioa duena.

Palaquium gutta goma eskuratzeko.

Txikle naturala *Manikara zapota* landaretik dator.

Adibideak eta funtzio espezifikoak

Usainak, zaporeak, sendagaiak, intsektizidak,... lortzeko (sintesi kimiko bidez askoz ere garestiagoa da) . Hasieran zailagoa eta neketsua bada ere, landare transgenikoak sortzen ari dira lurrin eta produktu hauek naturalki ekoizteko. Gerora landare horrek ez dituelako hainbeste hondakin kaltegarri ekoiztuko eta ekonomikoki, sintetikoak produktu horiek garatzea baino balantze merkeagoa dutelako. Transgeniko egoki batek bete behar dituen baldintzak:

Ehun konkretu batean adierazteko promotore espezifikoak behar ditu.

Garapenaren fase konkretu batean adierazi behar da, produktu hori eskuratzeko ez dugu landarearen bizi ziklo osoa itxaron behar izango.

Bere adierazpena induzigarria izan behar du.

Molekula aitzindarien hornidura nahikoa egon behar da. Ez du ezertarako balio entzima bat gain espresatzea eta substraturik baldin ez badago. Eta oreka bat egon behar da.

Zer da orain arte lortutakoa?

(+) E bitamina edo alfa tokoferola deritzon karotenoaren kontzentrazioa emendatzea lortu zen hazi oleaginosoetan.

(+) β -karoteno kontzentrazio altuagoa, koltza eta arroz aleetan (A bitaminaren aitzindaria).

(-) Geranilgeranil difosfatotik karotenoide kontzentrazioa areagotzea lortu den arren, honek, GBen kontzentrazioa murrizten du, landare nanoak lortuz. Azkenean ez dago lekuri karotenoideak sintetizatzeke eta akumulatzeko.

Badago beste aukera bat genetikoki manipulatu gabe kontzentrazioa areagotzeko: Landarea estresatuz hazkuntzan eragin gabe (bakuna baten modukoa). Izan ere, azken finean defentsa funtzioa dutenez, estres egoeratan hauen sintesia areagotzen da.

17. GAIA: METABOLISMO SEKUNDARIOA. KONPOSATU FENOLIKOAK

SARRERA

Konposatu guztiak eraztun aromatiko bat dute OH edo alkohol talde batekin, hau oinarria da. Molekula hauen aitzindariak fenilalanina (Phe), tirosina (Tir) eta triptofanoa (Trf). Landarearen auxina triptofanoarekin erlazionatuta dago. Talde hau oso heterogeneoa izango da, hainbat konposaturekin. Adibidez, azido salizinikoa, lignina... Hau kontuan izanik, hiru talde bereizten dira:

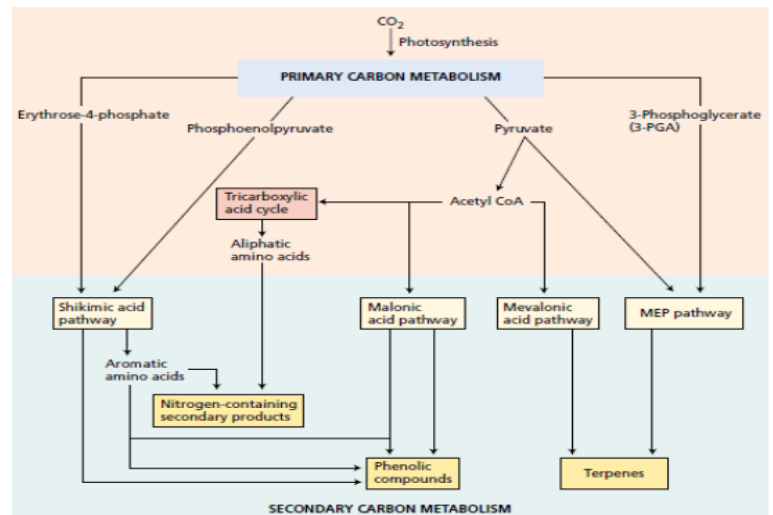
- Uretan disolbagaitzak direnak: Batez ere polimeroak, uretan disolbaezinak izango dira, baita beste zenbait likidoetan.
- Uretan disolbagarriak direnak: Batez ere, eraztun aromatiko horiek glukosari edo azukreei lotuta agertzen direnean. Batzutan eraztunak azido karboxiliko bati lotuta agertu daitezke ere.
- Disolbatzaile organikoetan disolbagarriak direnak

SINTESIA

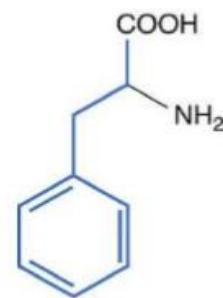
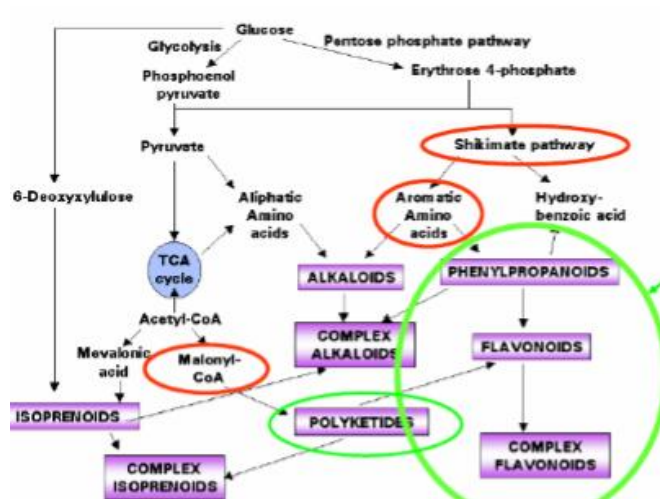
Azido xikimikoren bidetik sortu daitezke:.

Eritrosa-4- fosfata eta fosfoenolpirubatoa lotu egiten dira, azido xikimikoa sortzeko. Honek eraldaketak pairatu eta 3 eraztun aromatiko sortuko dira; tirosin, fenilalanina eta triptofanoa. Gure gorputza ez da gai hiru aminoazido horiek sintetizatzeko. Tirosina eta fenilalanina ez dira konposatu nitrogenatuak, beraz aminoazido hauek nitrogeno taldea (amina taldea) galdu behar dute. Desaminazio hau bultzatzen duena **fenilalanina amonio liasa** entzimaren bidez egingo da (PAL). PAL hau entzima gakoa izango da metabolismo primarioa eta sekundarioa lotzen duena, eta entzima hau erregulatuz konpoastu guzti hauen kontzentrazioa areagutu egin daiteke. PAL honen bidez **azido trans zinamikoa** sortuko da. Honek eraztun bat eta 3 karbonoko kate bat izango du. Konposatu hauei fenil propanoideak deritze (eraztuna + 3C katea, oinarrian).

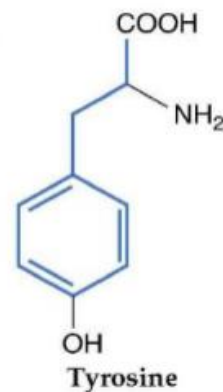
Eritrosa4P+PEP --> A. xikimikoa --> Tirosina/Fenilalanina/Triptofanoa - PAL-> A. trans-zinamikoa (fenil propanoidea)



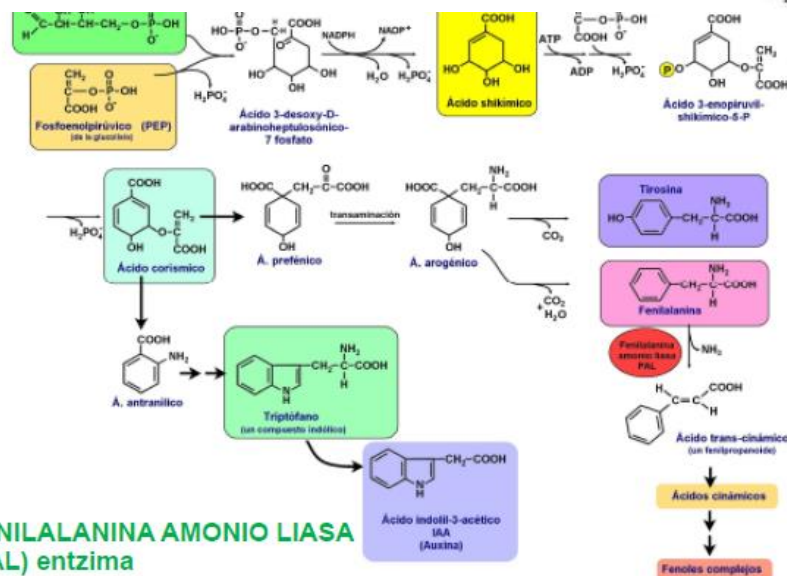
Biosintesia



Phenylalanine



Tyrosine

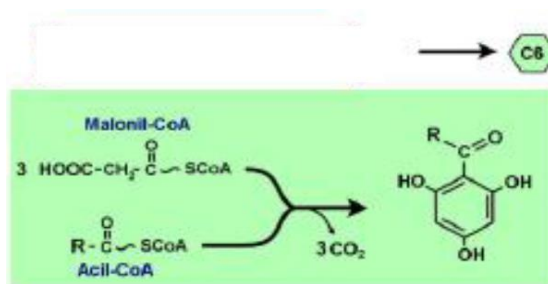


FENILALANINA AMONIO LIASA (PAL) enzima

Fenolak azido malonikoaren bidetik ere sortu daiteke:

Malonil-CoA + Azetil-CoA → Erantzun bat.

Azido xikimiko bidetik zuzenean zenbait konposatu fenoliko sinple sortzen dira.



Azido xikimikotik sortutako azido transinamikoa azido malonikoaren bidetik lortzen den eraztunarekin lotzen bada, konposatu fenoliko konposatuak edo **FLABONOIDEAK** (2 erantzun + 3C kateak) lortuko dira.

FUNTZIO OROKORRAK

- Hauek izango dira **defentsa funtzioa** dutenak **argi ultramoreekiko**, hauek xurgatzen baitute.
- **Alelopatia**: Konposatu kimikoak dira, beste landareen aurka erabiltzen dituztenak. Ez dute usten euren azpian landareak haztea : Zenbait adibide:
 - *Junglans nigra* ren hostoek, adarrek eta sustraiek juglona deritzon konposatu fenolikoa ekoizten dute. Bere efektua zurtoinaren inguruko 27m bitarte izan daiteke. Konposatu hau oxidatzen denean, oso konposatu toxiko bat eratzen da (5-hidroxinaftokinona).
 - Zenbait espezie sorgorak dira, adibidez, *Poa pratensis*.
 - Basartoa inguruko belar txarren hazkuntza oztopatze du, dihidroxikinona (sorgoleona) konposatuaren bitartez, zeinak arnasketa mitokondrialak inhibitzen duen.
- **Euste mekanikoa** (lignina): Euskarri funtzioa dute, lignina konposatu fenoliko bat da. Ligininak gainera, defentsa funtzioa dauka, jangarritasuna murrizten du, hau da, digeritzeko zaila da eta patogenoekiko babesa eskaintzen du.
- **Erakarpena** (polinizatzaile eta fruitu eta haziak barreiatzeko animalientzat). Erakarpenean parte hartzen dute, alde batetik lore do fruitu mailan egin dezakete. Kolorea konposatu fenolikoak emango du. Petuniak adibidez, pigmentu desberdinak konbinatuz kolore desberdinak lortu daitezke. Gainera 25 genek erregulatuko dute kolore hau. Kolore naranja eta horiak karotenoideak emango dituzte eta beste kolore guztiak konposatu fenolikoek ematen dituzte.

SAILKAPENA

FLABONOIDEAK EZ DIRENAK (Konposatu fenoliko sinpleak). Azido Xikimikoaren bidea soilik beharko da konposatu hauek sortzeko.

- Fenilpropanoideak (Erantzun bat C6 + C3 katea)

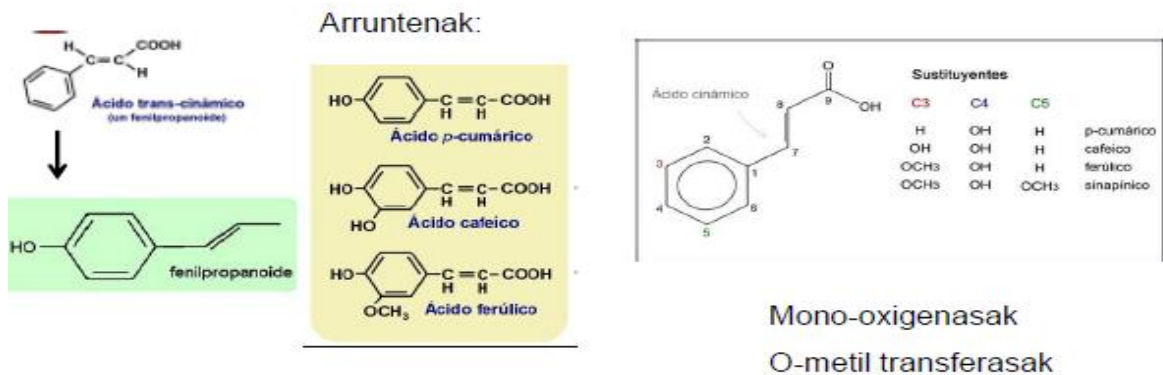
- Azido fenoliko sinpleak (Erztun bat C6 + C1 katea)
- Kumarinak (Erztun bat C6 + C6 erztun bat)
- Aurrekoen polimeroak
 - Tanino solugarriak
 - Lignina (C6+C3)n

Fenilpropanoideak:

Azido trans-zinamikoak ez dauka OH talderik beraz ez da konposatu fenolikoak. Azido kumarikoan bilakatzen denean OH lortuko du, berez konposatu fenolikoa izanik. Azido kumariko guztietatik fenilpropanoide guztiak sortuko dira.

Azido trans-zinamikoa, para-kumarikoan bilakatu, erztun aromatikoan para posizioan hidroxilo bat gehitzean. Ondorengoko erreakzioek hidroxilo talde gehiago gehitzen dituzte, edota bestelako molekula batzuk.

Konposatu guzti hauek fenilpropanoide bezala ezagutzen dira, erztun bentzeniko bat eta 3 karbonotako kate lateral (propanoa) bat dutelako.



Fenilpropanoide batetik bestera aldatzen dena da, erztunaren beste lotura batean dauden OH eta metilo taldeak.

Name	Structure	Source
cinnamic acid		oil of cinnamon, coca leaves
o-coumaric acid		cherry, plum
m-coumaric acid		cherry, plum
p-coumaric acid		most fruits (esp. blueberry, raspberry and pineapple) apple, tomato, grape, olive
ferulic acid		grains, nuts, tumeric, peppers, citrus fruit, tomato, cabbage, asparagus
sinapic acid		brussel sprouts, potatoes, rapeseed; trace amounts in citrus, pineapple, tomato
caffeic acid		grape, apple, plum, tomato, eggplant, cabbage, asparagus, endives, potatoes (the most abundant hydroxycinnamic acid)
chlorogenic acid		apple, pear, peach (and most fruits), tomato, coffee

Adibide asko daude OH edo talde desberdinen kokapena dela eta. Adibidez, azido klorogenikoan katean agertzen den CO taldeari beste azido bat gehitu daiteke. Azido p-kumarikoa eta azido kafeikoak funtzio alelopatikoa izango dute.

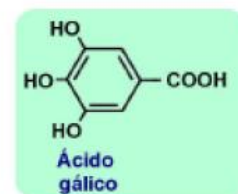
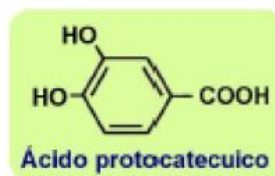
Fenolikoak orokorrean gaitasun antioxidatzailea dute OH talde dela eta, baina gaitasun hau aldatu daiteke OH taldearen kokapena dela eta.

Mono-oxigenasak OH taldeak gehitzen dituzte eta O-metil- transferasak metil taldea transferitzen dituzte.

Azido fenoliko sinpleak:

Guztiek daukate COOH taldea.

Defentsa funtzioa intsektu belarjale eta onddoentzako. Hauek eraztun bat dute C6 koa eta C1 osatutako katea, azidoa gehienbat. Azido asko bereizten dira OH eta azidoaren posizioaren eta kopuruaren arabera. Adibidez:

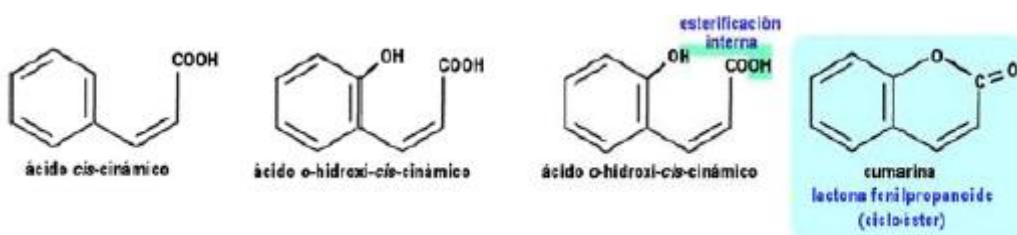


Azido salizilikoa: Nolabait mezulari bezala funtzionatuko du. Hau da, patogeno bat heltzen denean azido salizilikoaren kontzentrazioak gora egiten du landarearen defentsa mekanismoak aktibatuz.

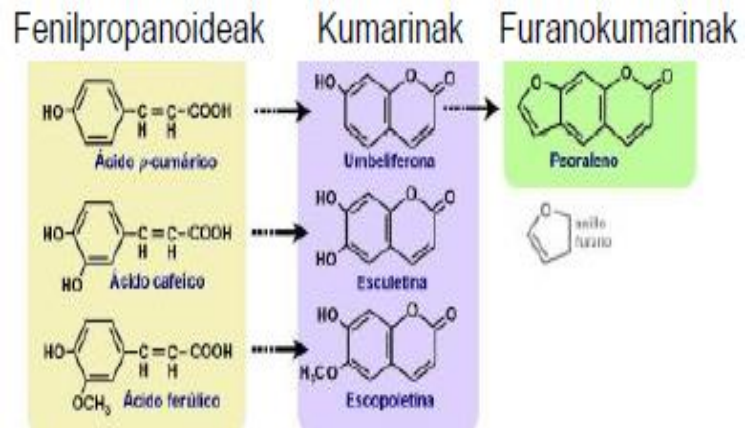
OH kopurua eta metilo taldeen posizio aldaketak konposatu ezberdinak eratzen dituzte, eta baita funtzio ezberdinak ere.

Kumarinak:

Hiru karbonoko katearen bidez beste eraztun bat sortzen da, fenilpropanoidearen esterifikazio baten bidez. Egitura honi laktona deritzo, kumarina konposatuak sortuz. Kumarinaren funtzioa toxikoa da. Belarra zikatu ezkerro eta oso heze baldin badago konposatu fenolikoak lotu daitezke dikumarola emanaz adibidez. Konposatu hauek oso toxikoak dira animalientzako. Animaliak jaten badu belar hau barruko hemorragiak izan ditzake.



Furanokumarinek ere era daitezke, kumarinak bezalakoak direnak, baina furano egitura (5C) duen eraztun bat gehiago dute. Furanokumarina hauek nahiko toxikoak izango dira, argi izpi ultramoreak xurgatzeko kapazak direlako, konposatu fototoxikoak deitzen dira. Hau xurgatzerakoan, konposatu hauek nolabait aktibatu daitezke DNA-n sartuz, eta transkripzioa blokeatzeko gai dira zelulen heriotza eragin dezaketelarik. Adibidez, apioa eta perexila.



Substantzia hauek hegazkorrak dira estres prozesuetan: zauriak eta seneszentzia prozesuetan. Oso ugariak leguminosoetan (alpanpan-*Medicago sativa*- eta hirustan-*Trifolium*). Belar ebaki berrietako zoloetan izaten den belar onduaren usainaren eragile.

Belarra siloratzen denean (hartzidura laktikoa), belarra oso heze baldin badago, dikumarol dimeroa sortzen da. Prozesu honetan, *Aspergillus fumigatus* onndoak parte hartzen duela uste da. Dikumarola molekula antikoagulatzailea da eta hortaz, hemorragiak sortzen dituena. Hortaz, gaizki siloratutako belarra jaten duten hausnarkarietan barne hemorragia hilkorrak gerta daitezke.

Furanokumarinak fototoxikoak oso ugariak dira Unbeliferetan (Apiaceae fam.). Adibidez: Apioan, txiribian, perexilan...

Aurrekoen polimeroak

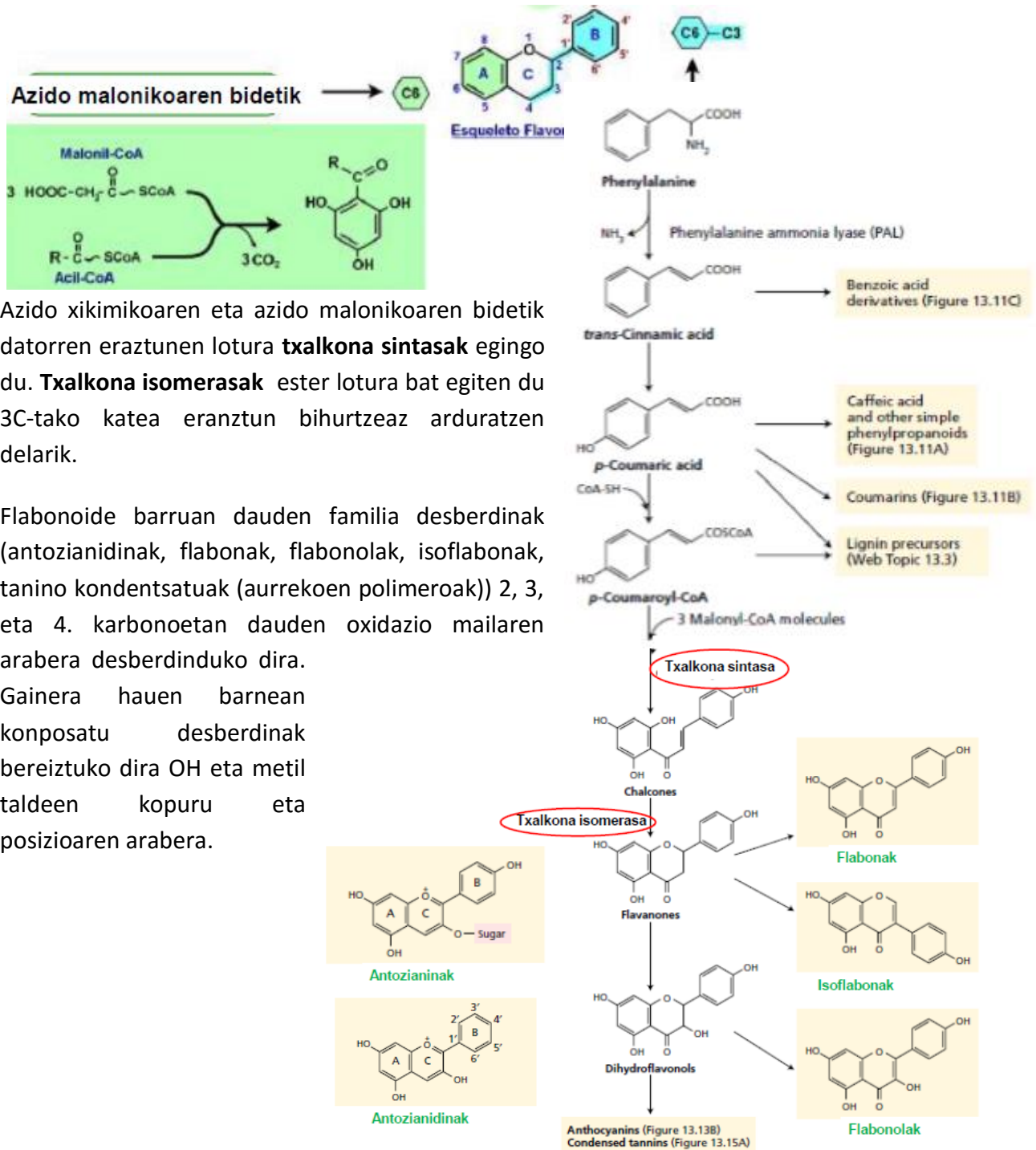
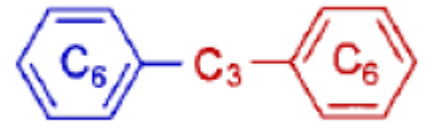
Tanino solugarriak: Azido fenoliken polimero heterogeneoak dira. Hauek aldi berean azukreekin lotuak egoten dira. (eraztuna + 1C). Konposatu hauek zapore garratzak eragiten dituzte.

Lignina: Fenilpropanoide alkoholen polimerizazioz sortuko dira. . Kumarol koniferol eta sinapinol monomeroen arteko polimeroa da. Fenilpropanoideak beraien artean polimerizatzen dira lignina emateko. Adibidez fumarola, koniferola eta sinapirola euren artean polimeratu egiten dira lignina sortzeko . Lignina funtzio bikoitza dauka: primarioa eta sekundarioa.

Lignanoak: Fenilpropanoideen dimeroak. Espezie ezberdinetan funtzio ezberdinekin agertzen dira. Bi bakarrik lotzen dira. *Podophyllum* generoan edo Arctigenin eta tracheologinetan agertzne dira adibidez.

FLABONOIDEAK (Konposatu fenoliko konposatuak).

Oinarrizko eskeletoak 15 karbono ditu: Bi eraztun aromatik, 3C-tako zubi batez lotuak. Flabonoide desberdinak metilo eta OH taldeak duten kokapenen eta kopuruen arabera desberdintzatzen eta sailkatzen dira. Eraztunaren parte bat azido malonikoaren bidetik dator eta beste eraztun bat azido xikimikoaren bidetik.



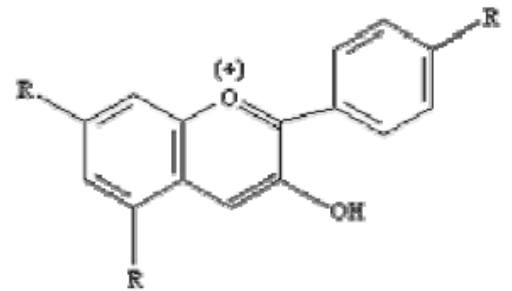
FLABONOIDE GUZTIEK DUTE AMANKOMUNEAN:

- Hostoen epidermisan edo fruituen azalean topatuko dira.
- 15C-ko molekulak dira.
- Flabonoidearen oinarritzko eskeletoak hainbat talde ezberdin izan ditzake lotuak:
 - OH taldeak edota azukreak → hidrosolugarriagoak egin
 - CH₃ taldeak → liposolugarriagoak egin
- Azukrerik ez badute, aglikona deritze eta azukrea badute, glikosido deritze.

FAMILIA DESBERDINAK:

Antozianinak eta antozianidinak:

Antozianinek jada glikosidoak izango dira, azukre talde batekin. Azukre talde hori ez badute antozianidinak deritze. Daukaten azukrea dela eta gaitasun antioxidatzailea murriztuko da, beraz antozianidinak izango dira antioxidatzaile kapazitate gehiago dutenak antozianinekin alderatuz.



Hiru karbonotako kateari dagokiola:

- Lotura bikoitza 3. eta 4. posizioen artean
- -OH talde bat 3. posizioan
- Oxigenoa kargatua, positiboki kargatua

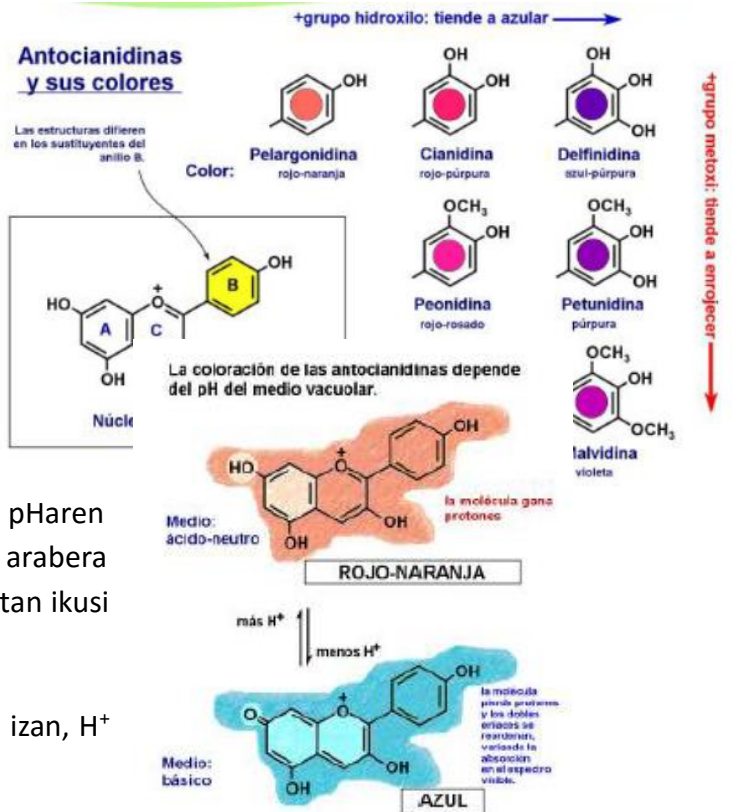
Pigmentu hauek duten kolorea aldatu egiten da, baina zergatik?

Eraztunean duten -OH eta -CH₃ taldeen arabera, gehiago edo gutxiago. OH eta CH₃ talde batek kolore aldaketa eragin dezakete, hau da, uhin luzera desberdinak xurgatzeko kapazitatea aldatzeko gai dira. 35 gene baino gehiago erregulatzen dira kolore adieraztasuna kontrolatzeko.

- Zenbat eta OH gehiago izan kolore urdinagoa.
- Zenbat eta CH₃ gehiago gorriagoa izango da, argiagoa, gorritzeko tendentzia.

Kontuan hartu behar da bi eraztun dutela, beraz kolore desberdinak izateko kapazitate asko dute, bietan eman daitezkeen OH eta CH₃ren kopuruaren arabera. Aberastasun kromatiko desberdina emateko gai izango dira.

Anthocyanidin	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄	R ₅	R ₆	R ₇	main colour
Apigeninidina	-H	-OH	-H	-H	-OH	-H	-OH	orange
Aurantinidina	-H	-OH	-H	-OH	-OH	-OH	-OH	orange
Capensinidina	-OCH ₃	-OH	-OCH ₃	-OH	-OCH ₃	-H	-OH	bluish-red
Cyanidin	-OH	-OH	-H	-OH	-OH	-H	-OH	magenta
Delphinidin	-OH	-OH	-OH	-OH	-OH	-H	-OH	purple, blue
Europinidina	-OCH ₃	-OH	-OH	-OH	-OCH ₃	-H	-OH	bluish red
Hirsutinidina	-OCH ₃	-OH	-OCH ₃	-OH	-OH	-H	-OCH ₃	bluish-red
Luteolinidina	-OH	-OH	-H	-H	-OH	-H	-OH	orange
Pelargonidin	-H	-OH	-H	-OH	-OH	-H	-OH	orange, salmon
Malvidin	-OCH ₃	-OH	-OCH ₃	-OH	-OH	-H	-OH	purple
Peonidin	-OCH ₃	-OH	-H	-OH	-OH	-H	-OH	magenta
Petunidin	-OH	-OH	-OCH ₃	-OH	-OH	-H	-OH	purple
Pulchellidin	-OH	-OH	-OH	-OH	-OCH ₃	-H	-OH	bluish-red
Rosinidin	-OCH ₃	-OH	-H	-OH	-OH	-H	-OCH ₃	red
Triacetidin	-OH	-OH	-OH	-H	-OH	-H	-OH	red



pHaren arabera

ere kolorea aldatzen da laborategiko praktketan ikusi genuen moduan:

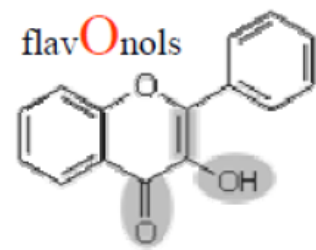
- pH ren arabera. Zenbat eta azidoagoa izan, H⁺ gehiago izan orduan eta gorriagoa.
- Metalek ere eragin dezake kolorean.

Antozianinen **funtzioa erakarpeta** izango da **polinizazioa emateko eta baita fruituen dispersiorako**.

Flabonolak:

Hiru karbonotako kateari dagokiola:

- Lotura bikoitza 2 eta 3 C artean emango da.
- -OH talde bat 3. posizioan egongo da.
- 4. Posizioan oxigeno lotura bikoitz bat



Kontzentrazio handietan toxikoak dira.

Zenbait adibide:

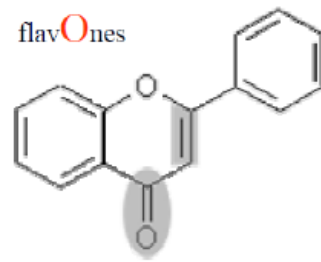
- Kertzetina
- Kaempferola

Funtzio antioxidatzailea dute. Baina gaitasun antioxidatzaile hau eraztunetan duten -OH kopuruaren menpekota izango da. Bi hauen arteko desberdintasuna OH talde kopuruaren arabera izango da. Beste funtzio batzuk dituzte baina hurrengo puntuan ere ikusiko ditugu (flabonak).

Flabonak:

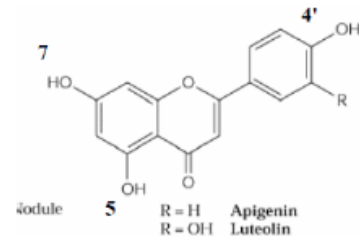
Hiru karbonotako kateari dagokiola:

- Lotura bikoitza 2 eta 3 C artean
- -OH taldea galtzen dute
- 4. Posizioan oxigeno lotura bikoitz bat



Zenbait adibide:

- Apigenina: R taldean H bat
- Luteolina: R taldean -OH bat



Funtzio antioxidatzailea izango dute ere, baina **seinalizazio funtzioa** ere duten molekulak dira. **NOD faktoreak** indusitzen dituzte, *Rhizobium* bakterioarekin noduluak eratzeko landare leguminosoetan. NOD faktoreak bakterioak erakartzeko balio duten konposatuak dira. Bakterio eta landarearen arteko sinbiosia sortzeko.

Bai flabonek eta bai flabonolek 280-300 luzeratako uhinak xurgatzeko gai dira, hots **argi ultramorea**. Zenbait intsektu polinizatzaileek izpi ultramoreak ikusteko kapazak dira (guk ezin dugu), beraz, landareak erakarpen kromatikoa eraginez, intsektua bertara bideratuko dute. Guk lorea ezkerreko landare moduan ikusi, baina intsektuek eskuineko moduan ikusi (biak lore berdina dira). Konposatu hauek erakarpen bezala funtzionatzen dute, nektar seinale moduan. Loreetan izateaz aparte hostoetan ere agertu egiten dira. Ikusi da, hosto hauetan flabonoide kontzentrazioa handitu egiten dela argi ultramoretik babesteko, beraz **babes funtzioa** ere dutela esan genezake. Esperimentu baten bitartez geneetan eraldaketa bat egin zuten, flabonolak eta flabonak ez ekoizteko, eta ikusi zen argi ultramoreetan hazitzean, ez zirela hazten. Ordean argi ultramore gabe normal hazteko gai zirela ikusi zuten. Beraz argi geratu zen babes funtzioa zutela.

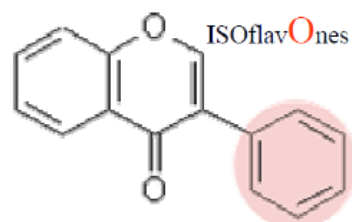


Ez dira bakarrik
loreetan agertzen,
hostoetan baita ere.

Isoflabonak:

Hiru karbonotako kateari dagokiola:

- Lotura bikoitza 2 eta 3 C artean
- -OH taldea galdu dute
- 4. posizioan oxigeno lotura bikoitz bat
- B eraztuna 3. posizioan lotura dago eta ez 2. posizioan flabonen kasuan bezala. Aldaketa honek argi kontuetan aldaketa sortu dezakete.



Oso ugariak dira landare leguminosoetan. Zenbait adibide:

- Rotenona: Intsektuak hiltzeko erabiltzen da, arnasketa inhibitzen duelako.
- Daidzeina: Ardietan antzutasuna sortzen du.
- Genisteina

Isoflabonek **usatzaile funtzioa** izango dute.

Tanino kondentsatuak:

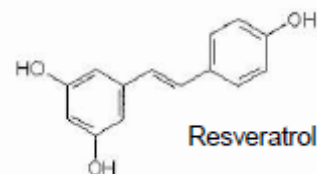
Flabonoideen polimerizazioz eratuak. Flabonoideen oinarritzko 15 C hauek (2 eraztunak eta 3Ctako kateak) errepikatuak egon daitezke, eta hauek **tanino kondentsatuak izango dira**.

Zuhaitzen enborrean metatzen dira (batez ere hilik dagoen partean, kolore marroia eman enborrari) eta **babes funtzioa** dute. Zergatik? Onddo eta bakterioen bidezko deskonposizioa eragozten dutelako.

Gainera proteinei lotzeko gaitasuna dute. Taninoak proteinei lotzean, tanino-proteinak, ez dira gai hesteko epitelioak zeharkatzeko eta hortaz, elikagaiaren balio nutritiboa asko murrizten da. Ondorioz, digestibilitate maila jaisten da.

ESTILBENOAK: (C5-C2-C5)

Bi eraztunen artean sortzen den katea, bi karbonotako katea izango da, beraz txalkona sintasa izan beharrean **estilbeno sintasa** dute. Molekula hau oso toxikoa da patogeno eta zenbait intsektuentzako, beraz babesle oso potentea bat da.



18. Gaia: ALKALOIDEAK

SARRERA

Metabolismo sekundarioan ekoizturiko nitrogenodun konposatuak dira, gehienak aminoazidoetatik eratorriak. Nitrogeno molekulak gehienetan eraztun heterozikliko batean hartzen du parte.

Sailkapenerako irizpide gisa beren jatorria hartzen da kontuan, aminoazido aitzindariaren arabera eraztun eta egitura ezberdinak izaten baitituzte.

Kimikoki eta biologikoki oso talde heterogeneoa da. Hain dibertsoak direnez, zaila da alkaloideak definitzea, mugak oso lausoak dira. Hala ere, alkaloideek orokorrean ezaugarri hauek izaten dituzte:

- Molekula alkalinoak dira, basikoak, eta horregatik zitosolean (ph= 7,2) eta bakuoloan (ph=5-6) protonatuak egoten dira, hau da, positiboki kargatuak. Propietate honi esker, normalean uretan disolbagarriak dira.
- Alkaloideen nitrogeno molekula eraztun heteroziklikoan txertatuta egon ohi da.
- Aminoazidoetatik (lisina, fenilalanina, tirosina eta triptofanoa, batez ere) edo hauen eratorrietatik sintetizatzen dira.
- Nahiko molekula toxikoak dira eta normalean nerbio sistema zentrolean eragiten dute. Landareak defentsa moduan erabili ohi ditu, eta droga asko alkaloideen taldean sartzen dira.
- Askotan, talde taxonomiko zehatzetan bakarrik aurkitzen dira. Espezifikitate handia aurkezten dute; gerta daiteke alkaloide zehatz bat soilik espezie batek sintetizatzea.

FUNTZIO OROKORRAK

Alkaloideek landareetan bi funtzio nagusi betetzen dituzte.

- DEFENTSA. Bai substantzia alelopatiko bezala zein patogeno edo harrapakarien aurka erabiltzen ditu landareak. Nerbio sistema zentrolean dute eragina.
- Nitrogeno ERRESERBA gisa funtzionatzen dute.

Erlazio zuzen bat dago alkaloideen egituraren konplexutasun kimiko eta alkaloide horrek landare erreinuan duen banaketaren artean. Kimikoki sinpleak diren alkaloideek banaketa zabalgoa daukate, kimikoki konplexuak diren alkaloideek espezifikotaun handiagoa aurkezten dutelarik.

SAILKAPENA ETA BIOGENESIA

Alkaloideek duten egitura kimiko eta jatorri biosintetikoaren arabera, hau da, nitrogenoak molekulatan daukan kokapenaren eta nitrogeno molekula honen jatorriaren arabera, 3 talde nagusi sailkatzen dira:

- **BENETAKO ALKALOIDEAK.** Amina biogeno batetik sintetizatzen dira, aminoazido baten deskarboxilaziotik datorrena. Hortaz, nitrogeno atomoa, eraztun heteroziklikoaren parte da.

Herbiboro eta fitofagoetan efektu toxiko maximoa dutenak dira beste alkaloide motekin erkatuta. Gehienetan animaliek ez dituzte jaten alkaloide hauek produzitzen dituzten landareak, nahiko zapore mingotsa dutelako. Animalien nauseak eta aluzinazioak sortzen dituzte.

Fisiologikoki oso aktiboak dira gehienak, nerbio sistema zentrolean hartzaileen gain eragiten dute, mintzean zeharreko garraioan aldaketak sortaraziz. Proteinen sintesia ere aldaketak eragiten dituzte eta entzima batzuen aktibitatea eraldatu ere. Hala ere, espeziearen arabera alkaloide hauek sorturiko eraginak oso aldakorak dira. Morfina esaterako, benetako alkaloidea da eta gizakiongan sedaziorako erabiltzen da, txakurrengan bezala. Aldiz, ktu eta zaldietan aktibatzaile gisa erabiltzen da (hipodromoetan zaldiak aktibatzeko morfina erabiltzen da).

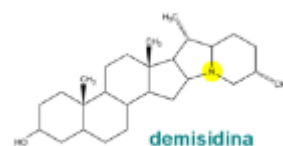
- **PROTOALKALOIDEAK.** Aminoazidoetatik eratorriak dira, baina beren nitrogenoa ez da eraztun heteroziklikoaren parte.

Autore batzuek, talde honetan sartzen dituzte aurrerago ikusiko ditugun glukosido zianogenikoak eta glukosinolatoak, landareak dituen beste konposatu alkaloide batzuk. Bi hauek ere nitrogeno molekula daukate eta nitrogenoa aminoazidoen eratorriak dira, horregatik dago eztabaida.

- **PSEUDOALKALOIDEAK.** Konposatu hauen nitrogenoa eraztun heteroziklikoaren parte izan arren nitrogenoa ez da aminoazido baten eratorria. Amonioa eta nitrogeno askea zuzenean lotzen dira egitura terpeniko batera. Base pirimidinikoetan dauka jatorria askotan nitrogeno molekulak. Arrazoi honengatik ez dira benetako alkaloide kontsideratzen.

Pseudoalkaloideen adibide batzuk honakoak dira:

- Alfa-solanina, solanidina (esteroidea): patatan agertzen da. Kontzentrazio altuetan efektu teratogenikoak izan ditzake (minbizi sorrarazlea). Patatak kolore berdexka hartzen duenean, bertan garatzen da alfa solanina.
- Demisidina: patatan ere agertzen da, eta intsektizida gisa erabili izan da kakalardoaren aurka.

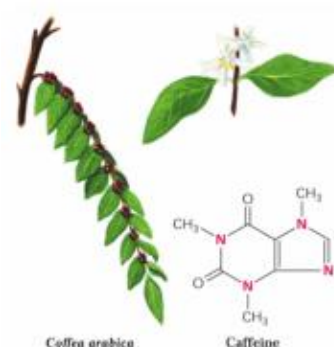


Terpenoideetan dauden egiturak eta egitura alkaloideak konbinatu egiten dira.

➤ Cicutoxina

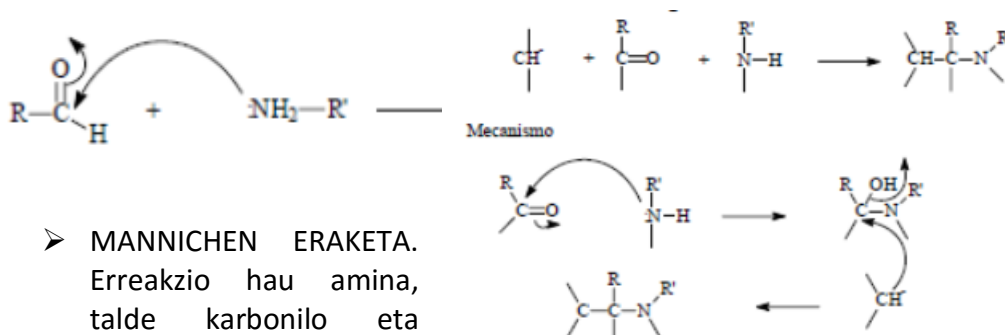
- Kafeina, teofilina, teobromina: kafeina kafean agertzen da eta beste biak kakaoan. Estimulatzailerak izan arren, benetako alkaloideekin alderatuta ez dute horrenbeste indarrik. Nitrogenoak adenina eta guanina base purikoetatik datoz.

- Akotinina. Oso egitura konplexua. Hemen ere bereiz daiteke diterpenoetan agertzen den egitura.



Nahiz eta alkaloide mota bakoitza bidezidor metaboliko ezberdin batetik eratorri, N-heterozikliko egituraren eraketa modu amankomunean ematen da alkaloide guztietan:

- SCHIFFEN BASEEN ERAKETA. Aldehido edo zetona taldea aminarekin lotzen da C-N lotura bikoitza sortuz (C=N). Espontaneoki edo aktibitate entzimatikoz eratu daiteke, talde karbonilo (aldehido/zetona) eta amina primario edo sekundario baten artean.



- MANNICHEN ERAKETA. Erreakzio hau amina, talde karbonilo eta hidrogeno azidikoa (CH taldea) duen molekula baten artean ematen da. Kasu honetan lortzen dena C-C-N lotura da.

Behin oinarrizko egitura eratu dela, hurrengo pausu biosintetikoak alkaloide motaren arabera dira. Alkaloideen konplexutasuna dela eta, ez da alkaloide guztien biosintesi prozesua ezagutzen.

Alkaloideen biosintesia organo edo ehun espezifikoaren zeluletan soilik ematen da. Adbibidez, nikotina sustraiaren gune meristematikokoetan soilik sintetizatzen da, eta opioaren alkaloideak latex hodian eskusiboki.

Honez gain, alkaloide batzuk sintetizatzen diren ehun edo organo berean metatzen dira, baina beste batzuk beste organoetara garraiatzen dira beste eraldaketa batzuk jasateko. Esaterako, *Datura stramonium* espeziean, sustraietan **hiosziamina** ekoizten da eta hostoetara garraiatzen da, bertan **eskolopamina** bihurtzeko.

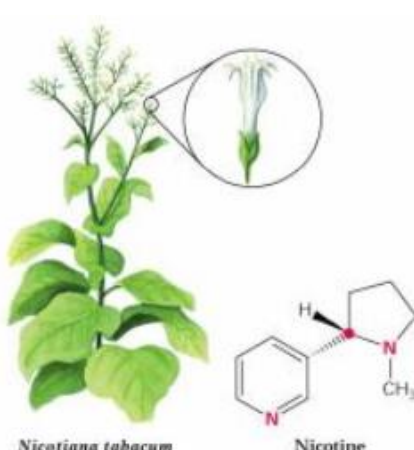
Benetako alkaloide mota nagusiak bost talde nagusitan sailkatzen dira, eratortzen diren aminoazidoaren arabera.


❖ ORNITINATIK ERATORTZEN DIREN ALKALOIDEAK.

Ornitina aminoazidotik hiru eraztun heterozikliko mota ezberdin sintetizatu daitezke:

- Pirrolidina eraztuna. Ornitina aminoazidoak Schiffen eraketa pairatzen du eta eraztun pirrolitikoa sortzen da.

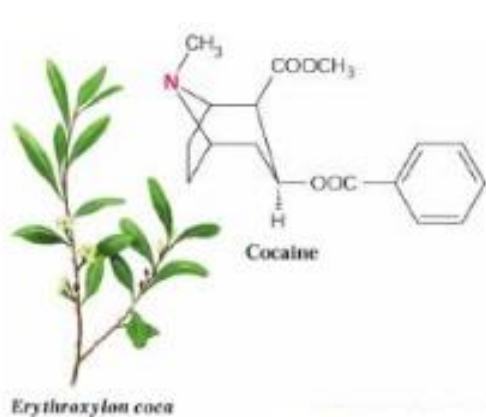
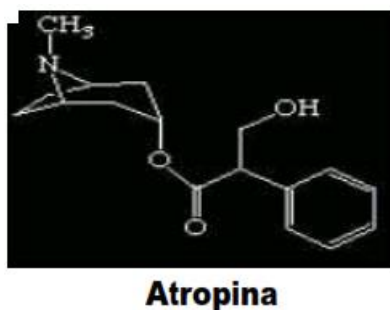
Nikotinak esaterako, bi eraztun ditu, eta beraz, bi bide beharko ditu eraztunak eratzeko. Eraztun bat ornitinatik eratorritako eraztun pirrolitikoa izango da, eta bestea aspartiko eta glizeraldehido 3-fosfatoaren baturatik sortzen den azido kinolinikoaren (eraztunduna) deribatu batetik. Nikotina intsektizida gisa erabiltzen da, intsektuei kalte letala sortzen baitie. Kontzentrazio oso altuetan gizakiarentzat ere letala izan daiteke.

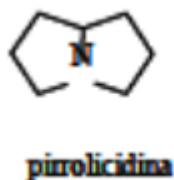


Núcleo	
PIRROLIDINA	
Precursor	Ornitina
Ejemplos	nicotina

- Tropano eraztuna. *Solanaceae* familian agertzen da batez ere. *Atropa belladonna* **atropina** alkaloida eratzen duen landarea da, eta bihotz arazoak dituzten pazienteetan edota pupilak dilatatzea beharrezkoa den prozeduretan erabiltzen da.

Erythroxylon coca landaretik sortzen den **kokainak** eta *Datura stramonium* landaretik ekoizten den **eskopolaminak** ere tropano eraztuna daukate.



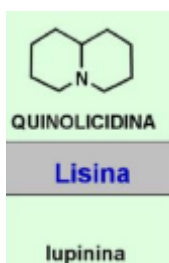


- Pirrolizidina eraztuna. Nitrogenoa konpartitzen duen eraztun bikoitza da. Ikuspuntu farmakologikotik ez dira horren ezagunak. Erretrostsina alkaloidea, *Senecio* eta *Heliotropium* espezieetan agertzen da.

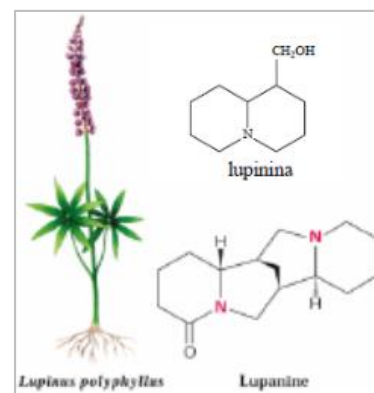
❖ LISINATIK ERATORTZEN DIREN ALKALOIDEAK.

Aminoazido honetatik 2 eraztun heterozikliko mota sintetizatzen dira:

- Piperidina eraztuna. 6 aldetako eraztuna da, hexagonala. Fisiologikoki nahiko aktiboak izaten dira, eta **koniina** eta **pinidina** dira eraztun hau daukaten konposatuen adibideak. **Isopeletierina** konposatua adibidez, *Pinuca granatum* granadan agertzen da.



- Kinolizidina eraztuna. *Lupinus* espezieetako hazietan agertzen da batez ere. Hazi hauek jan baino lehen, uretan egon behar dira konposatu alkaloide hauek disolbatzeko, nahiko erreakzio gogorak sortzen dituztelako kontzentrazio altutan, nauseak eta bomitoak, besteak beste.

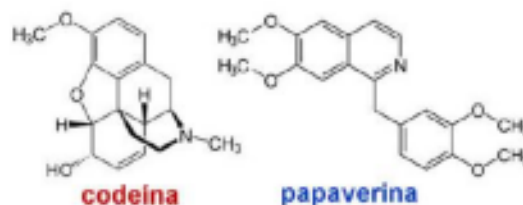


❖ TIROSINATIK ERATORTZEN DIREN ALKALOIDEAK.

Tirosina aminoazidotik, isokinolina eraztuna sintetizatu daiteke, eta bi eraztunez osatua dago. **Morfinaren** eta **opioaren** alkaloideak talde honetan sartzen dira. Isokinolinadun alkaloideak batez ere *Papaver* generoetako landareek eraten dituzte, eta nahiko konposatu adiktiboak dira (Bayer enpresa saiatu zen bere garaian konposatu hauek eraldatzen, horren adiktiboak ez izateko, baina morfina azetilatzuz heroína sintetizatu zuen, askoz ere adiktiboagoa dena).



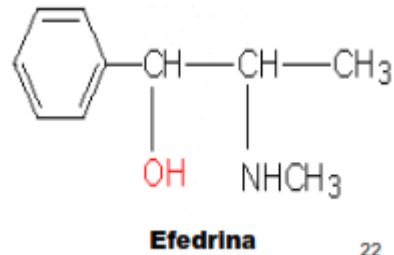
Papaver somniferum espezieetik **kodeina** eraten da, sukarra daukagunean erabiltzen duguna, adibidez. **Papaberina** beste molekula bat da, espezie beretik sortua, eta erlaxatzaile muskular gisa erabiltzen da. Mota honetako beste konposatu alkaloide



bat **etorfina** da, gizaiarekin kontaktu hutsa hilkorra dena, baina albaitaritzan tamaina handiko animaliak sedatzeko erabiltzen dena.

❖ FENILALANINATIK ERATORTZEN DIREN ALKALOIDEAK.

Autore batzuek ez dituzte benetako alkaloide gisa kontsideratzen fenilalaninatik eratorritako alkaloideak, protoalkaloide gisa deskribatzen dituzte. Nahiz eta nitrogenoa aminoazidoetatik eratorria izan, N molekula ez dago eraztun heterozikliko batean (protoalkaloideen ezaugarria). **Efedrina** eta **meskalina** adibideak dira, eta fisiologikoki funtzio aktibatzailea izaten dute, baina N eraztunaren barruan ez egoteagatik, ez dute horrenbesteko indarra.

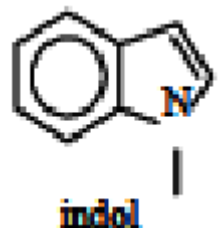
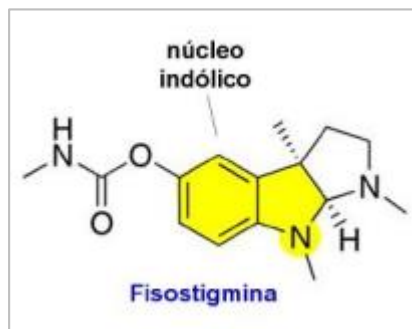


22

❖ TRIPTOFANOTIK ERATORTZEN DIREN ALKALOIDEAK.

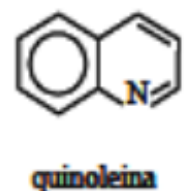
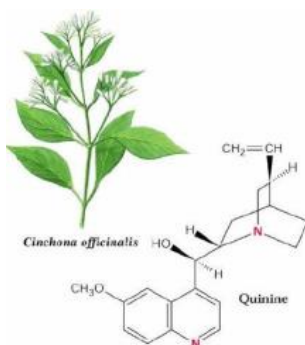
Triptofano aminoazidotik bi eraztun heterozikliko mota sintetizatzen dira:

- Indolaren eraztuna (orokorrean nahiko toxikoak): bi eraztun osoa dago. *Physostigma venenosum* espezieak **fisostigmina**



alkaloidea ekoizten du eta honek hipersekrezioa eragiten du animalietan, deshidratazioa pairatzeko arrisku handia sorraziz. Beste eraztun indolikodun alkaloide mota bat **toxiferinak** dira, nerbio sistema zentrolean eragiten dutenak, baina hala ere, dosi txikiagoetan farmakologian erabiltzen direnak. **Estriknina** beste adibide bat da.

- Kinoleinaren eraztuna. Hau ere bi eraztun osoa dago. *Cinchona officinalis* espezieetik **kinina** alkaloidea sintetizatzen da, malariaren kontra erabiltzen dena. Malaria sortarazten duena *Plasmodium falciparum* protozoa da, eta eltxo batek garraiatzen du. Kininak protozoaren hazkuntza inhibitzen du, honen heriotza sortaraziz. Hala ere, gaur egun protozoak erresistentzia garatu egin duenez, ez da horren erabilgarria.

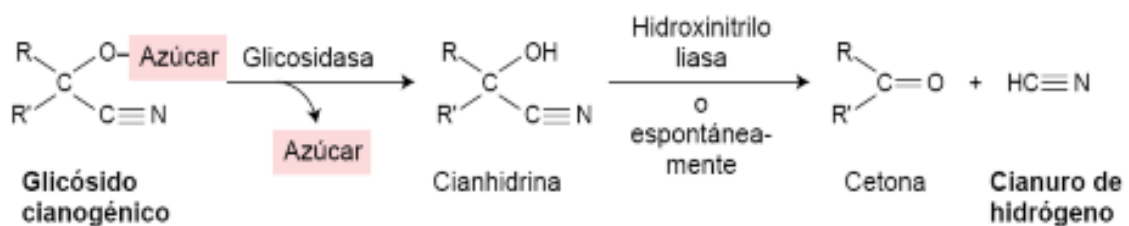


ALDATU AKTIBATZAILE → ESTIMULANTE

Beste nitrogenodun konposatu batzuk.

GLUKOSIDO ZIANOGENIKOAK

Glukosido zianogenikoak nitrogenodun konposatuak ere badira, nahiz eta ez izan alkaloideak. Karbono talde bat daukate, bi erradikal askeri, zianuro talde bateri eta O glukosidiko lotura bidez glukosa bati lotuta. Hori da oinarritzko egitura, eta gero erradikalen arabera desberdintzen dira, erradikal batzuk kate linealak, hidrogenoak edo metilo taldeak eta beste batzuk ziklikoak izanik. Berez ez dute toxikotasunik, baina glukosidasa entzimak hidrolizatzen dituenean, zianidrina molekula eratzen da eta honek espontaneoki edo aktibitate entzimatiakoaren ondorioz zianuroa eratzen du. Zianuroak zitokromo oxidasa eta katalasa entzimak inhibitzen ditu, arnasketa egiteko beharrezkoak direnak, eta beraz, hilkorra izan daiteke.



Glukosido zianogenikoak hostoen zelula epidermikoaren bakuoloetan agertzen dira eta glukosidasa zelula mesofiloko zeluletan; espazialki oso bananduak daude. Belarjale batek landarea jatean ordea, konposatua eta entzima nahastuko zaizkio organismoan eta liseritzean zianuroa eratzeko arrisku handia daukanez, animalia hil daiteke arnasketa inhibitzen zaiolako. Hau da landarearen estrategia, bi konposatuak espazialki banatuta izatea landarearentzat kaltegarria ez izateko, baina animaliaarentzat bai.

Trifolium generoko espezieetan ugariak, larreetan bizi direlako animaliekin batera.

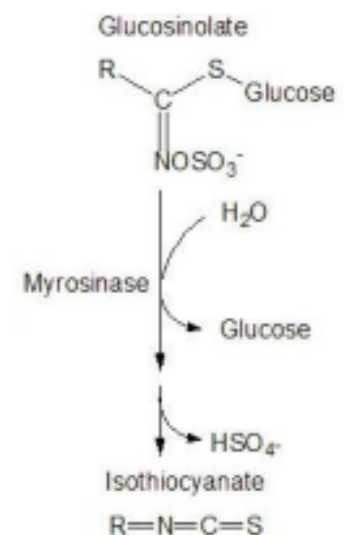
Durrina, basartoan agertzen den glukosido zianogenikoa da. Zehazki, epidermiseko zelulen bakuoloetan agertzen da, eta glukosidasa entzima soilik mesofiloko zeluletan.

GLUKOSINOLATOAK

Batez ere *Brassicaceae* familiako espezieek sortzen dituzte, hala nola, azak edo brokoliak. Elikagaiak sukaltzean, usain bereizgarriak sortzen dira glukosinatoen ondorioz. Oinarria glukosido zianogenikoen antzekoa da.

Bi sufre talde, nitrogeno atomoa, glukosa (sulfato bati lotuta) eta R taldea daukaten molekulak dira. Erradikal hau aldakorra da: kate alifatikoa, eratzuna,...izan daiteke.

Glukosinatoak bere, ez dira hegazkorrak eta ez dute usain txarrik. Hala ere, mirosinasa entzimak sufreak eta glukosaren arteko lotura hidrolizatu egiten du, eta sortutako molekula hau tolestu eta eraldatzean, sulfato taldea galdu egiten du. Molekula berriari isotiozianato deitzen zaio.





Oinarrian, isotiozianatoek honako egitura daukate: $R=N=C=S$. R erradikala, esan bezala, aldakorra da. Isotiozianatoak konposatu hegazkorak izan daitezke eta usain txarra ematen diote landareari. Landare askotan, entzima eta glukosinolatoak zelula ezberdinetan gordetzen dira, espazialki banatuta. Glukosido zianogenikoen antzeko mekanismoa daukate.

AMINOAZIDO EZ-PROTEIKOAK

Aminoazido ez-proteikoak, izenak dioen bezala, proteinak ekoizteko erabiltzen ez diren aminoazidoak dira. Forma askean agertzen dira eta normalean defentsa mekanismoa daukate. Aminoazido proteikoetatik bereizten dituen ezaugarri bakarra, CH_2 baten ordez oxigeno taldea izatea da.

Aminoazido ez-proteikoek bi erataratu funtzionatu dezakete:

- Aminoazido proteikoen gehitzea edo batzea inhibitzen dute proteinak sintetizatzen diren bitartean.
- Landareak gai dira aminoazido proteiko eta ez-proteikoen artean desberdintzen, baina animaliak ez. Landareek, beren proteinen sintesian aminoazido ez-proteikoren bat agertzen bazaio gaitasuna dute aldatzeko. Animaliek ordea, aminoazido hauek ingeritzean, beren proteinen sintesian akoplatzen dituzte aminoazido proteikoak balira bezala, eta ondorioz, proteina ez-funtzionalak sintetizatzen dituzte.

→ ZENBAIT PROTEINEK BELARJALEEN LISERIKETA INHIBITZEN DUTE.

Zenbait leguminosek, alfa-amilasaren inhibitzaileak diren entzimak ekoizten dituzte. Leguminosak orokorrean larretan aurkitzen dira, eta etengabeko estrespean daude, animaliak ere larreetan ibiltzen direlako. Amilasa, almidoiaren hidrolisiaz arduratzen den entzima da. Animaliek leguminosen entzima berezi hau digeritzen dutenean, almidoia liserigaitz bihurtzen dute, hidrolizatze beharrezkoa den amilasa inhibitzen dutelako.

Beste zenbait espeziek, lektinak ekoizten dituzte. Lektina proteinak karbohidratoei eta karbohidratodun molekulei lotzen zaizkie. Lektina atxikitua daukaten konposatuak ezin dira xurgatuak izan, eta gainera, hesteetako zelula epitelialetara lotzen direnez, mantenugaien xurgapena oztopatzen dute.

Beste leguminosa batzuek, tomatearekin eta beste zenbait landarerekin batera, proteasen inhibitzaileak sintetizatzen dituzte. Animalien liseri hodian, tripsina edo kimotripsina entzimek lotzen zaizkie eta hortaz, proteinen liseriketa inhibitzen dute. Proteinak ezin direnez hidrolizatu, ez dute aminoazidorik izango beren proteina propioak ekoiztu ahal izateko.

Proteina berezi hauek esker, landareen balio nutrizionala murriztu egiten da, belarjaleek jaten dutenaren zati handi bat ezin dutelako degradatu.

19.Gaia. Landareen ekofisiologia

1- Zenbait kontzeptu

Landareen ekofisiologiak landarearen eta ingurunearen arteko elkarrekintza aztertzen ditu, zeina positiboa edo negatiboa izan daitekeen. Elkarrekintza hori negatiboa denean, ekofisiologiak landareak pairatzen duen estresa ikertzen du, bai eta landareak estres horri nola aurre egiten dion ere. Baina, nola definitu genezake estresa ekofisiologiaren aldetik?

Lehenik eta behin ingurunea definitu behar dugu. Guk landareak ingurunearekin duen elkarrekintzak aztertzen ditugu. Baina zerk definitzen du ingurunea?

- Ingurunea: medio konplexu bat da non faktore desberdinak dauden, abiotikoak (fisikoak eta kimikoak), eremu bizigabea osatzen dutenak, eta biotikoak, eremu biziduna osatzen dutenak. Faktore fisiko eta kimikoen artean, tenperatura, argia, lurzorua, pH, haizea, ura.. etab ditugu, bakoitzak bere magnitudearekin. Faktore biotikoen artean, landarearen ikuspuntutik: parasitoak, beste landareak, sinbionteak, herbiboroak...

Ikusiko dugu, zer faktore biotiko eta abiotikoek eragiten duten landarearen funtzionamendua eta, elkarrekintza horietan, zeintzuk diren negatiboak. Horrela lortuko ditugu estresaren definizio desberdinak.

Estresa egoera desfaboragarri bat da, non baldintzak ez diren optimoak landarearentzat. Estresa definitzeko modu ezberdinak daude.

Landarea bizi funtzio guztiak modu egokian betetzen dituenean, egoera optimoan aurkitzen dela onartuko dugu. Baina, faktore desberdin asko daude landarearen inguruan, esan dugun moduan, esaterako: tenperatura, ura, haizea... eta bakoitzaren egoera optimoa puntuala da, oso konkretua eta zehatza, adibidez, 25C-ko tenperatura.

Esan daiteke landarea etengabe dagoela estres egoeran faktore guztiak egoera optimoetan izatea oso zaila delako. Faktore bakoitzaren egoera optimo hori definitu beharrean, parametro edo puntu baten menpeko tarte optimo bat definitzen da non faktore guztien arteko oreka bat lortuko den eta hori lortzea ez da hain zaila. Faktoreetako bat oreka horretatik ateratzen bada ordea, landarea estrespean egongo da, hau da, parametro bat nahikoa da oreka hori apurtu eta landareari estresa eragiteko.

Landareak estres egoerari aurre egiteko eta bizi zikloa osatzeko, genetikoki finkatutako berezko moldapenak aurkezten ditu. Landarea berarentzat berria den egoera baten, estres egoera baten aurrean aurkitzen denean, estresa ematen deneko lehen momentuan landareak duen erresistentzia, hau da, maila basala, jaitsi egiten da. Egoera berri horren aurrean landareak kalte mekanikoak pairatu ditzake fitofago edo belarjale baten bidez eta ondorioz landarearen defentsek behera egiten dute. Estresa somatzen

duen hasierako momentu horretan erresistentziak behera egiten duen faseari **larrialdiko-fasea** deritzo. Behin larrialdiko fasean dagoela, landareak bi erantzun ditu:

- a) Landarea hil egiten da ez delako gai estres egoera berri horri aurre egiteko.
- b) Erresistentzia maila handitu dezake estres egoera berri horri aurre egiteko. Horretarako, erantzun mekanismoak martxan jarriko dira eta landarea erresistentzia maila berri bateraino helduko da, non estabilizatu egingo den orekan mantenduz. Fase honi **tolerantzia-fasea** deritzo. Erresistentzia maila berri horretara iristean hainbat mekanismo fisiologiko piztuko dira estres horri aurre egiteko.

Nahiz eta landarea oreka edo estabilitate fase batera heldu den, estres egoera horren iraupenaren eta intentsitatearen arabera landareak bi aukera ditu:

- a) Erresistentzia maila berria mantendu dezake konstante aurrerantzean eta bere bizi ziklo osoa osatu.
- b) Landareak tolerantzia fasean martxan jarri zituen mekanismoak baliteke nahikoak ez izatea estres horri aurre egiteko eta ondorioz landarea hil egin daiteke. Defentsa mekanismoen kolapsoa eman daiteke landareari heriotza eraginez honi **kolapso-fasea** deritzo.

Aipatu ditugun hiru faseak hauek estresa denbora luzez mantentzen denean ematen dira. Demagun estresa etengabe ez dela ematen, adibidez, arratsalde batean tenperatura asko igotzen dela baina gero betiko egoerara bueltatzen direla. Askotan, hau ematen denean, landarea ez da heltzen erresistentzia-maila handitzera eta mekanismoak aktibatzen eta egoera basalean mantentzen da. Gehienetan erresistentzia fase horretan ematen den defentsa mekanismoak oso eraginkorrak dira, beti ere, landarea larrialdi fasean hiltzen ez bada. Estresa desagertzen denean, ez dago faserik, hasierako egoerara bueltatzen da.

Landareak eratzen duen erresistentzia maila konstante horren eta erresistentzia mailaren igoeraren ezagutzak hainbat aplikazio ditu eta egun oso erabiliak dira. Adibidez, lehorte egoera baten aurrean badakigu landareak sustrai gehiago garatzen dituela ahalik eta ur gehien xurgatzeko, landarea, hazten ari den bitartean, baldintza estresagarri batzuen pean jarri daiteke, apropos, honen erresistentzia maila igotzeko. Kontuan izan behar da baldintza estresagarri horiek kontrolpean izan behar direla. Zenbait kasutan, egoera naturaletan landareari estres maila txiki bat aplikatzen zaio bere defentsa mekanismoak piztu eta erresistentzia maila emendatzeko. Honi esker, benetako estres egoera baten menpean sartzen denean, landarearen erresistentzia maila, maila basala baino altuagoa izango da eta landare erresistenteago bat lortuko da, hau da, erantzuna hobeagoa izango da. Teknika hau negutegietan asko erabiltzen den aplikazioa da. Askotan energetikoki mekanismo hauek martxan jartzea landareentzako garestia da, hau da, karbohidratoak kontsumitzen ditu eta ondorioz posible da hazkuntza modu desegoki batean ematea.

Erantzun hauek landare osoan eman beharrean, estresa pairatzen duen organoan eman daitezke. Ur estresa deneko kasuetan, adibidez, maiz landarearen sustraiek bakarrik

nabaritzen dute estres egoera eta erantzuna sustrai mailan ematen delarik. Organo zehatzetan ematen diren erantzun motei erantzun lokalak deritze. Beste zenbait kasutan, erantzuna landare osoak eman dezake, erantzun orokorra deritzona. Beraz, landare osoak ematen duen erantzuna erantzun orokorra da eta organo espezifiko batek bakarrik ematen duen erantzuna erantzun lokala.

Moldapena vs. Aklimatazioa

- **Moldapena** epe luzeko erantzunarekin dago erlazionatuta, hau da, geneetan dagoen informazioa adierazten da eta landareak ematen duen erantzuna denboran zehar mantentzen da. Moldapenak populazio mailan funtzionatzen du eta eraldaketak belaunaldiz belaunaldi transmititzen dira, azkenean espezie guztiek ezaugarri hori edukiko dute.
- **Aklimatazioa** epe laburreko erantzunarekin dago erlazionatuta, hau da, landareak estresa pairatu bezain laster ematen dituen erantzunekin, zeinak ez diren belaunaldiz belaunaldi transmitituko. Nahiz eta landareak plastikotasun bat aurkeztu, moldagarritasun bat, espezie bereko landareak ez dute zertan erantzun bera eman, populazio osoak ez du ezaugarri hori edukiko. Aklimatazioan garatutako mekanismoak epe laburreko mekanismoak izanik, genetikoki finkatuak ez daudenak, hurrengo estres egoera bat gertatzen denean, baliteke hurrengo belaunaldiko landareek aklimatazio mekanismoak berriz garatu behar izatea.

Landare batek moldapena eta aklimatazioa, biak batera, pairatu ditzake, hau da, moldapena emateak ez du esan nahi aklimatazioa ezin denik eman eta alderantziz. Izan ere, landare bat mutazio bati edo aldaketa genetiko bati esker gai izango da aklimatatzeko. Indibiduo honek edukiko duen deszendentzia guztiak mutazio hori jasoko du baina beste espezie berdineko indibiduoek ez dute edukiko. Denbora pasa heinean, mutazio hori mantentzen bada, helduko da momentu bat, non espezie berdineko indibiduo guztiek aldagai hori edukiko duten eta orduan moldaera bat bihurtuko den.

KONTUZ! Erantzun horretan ez da hautespen natural bat ematen.

Tolerantzia vs. Erresistentzia

- *Tolerantzia landareak jasan dezakeen estresari aurre egitea da, hau da, adibidez ur eskasia estres egoera bada, lehortearen bizi daitezkeen landareen ehunetan ur gutxirekin egon daitezke eta egoera horretan ur gutxi egonda bizi zikloak bete ditzakete. Hau egin dezakete tolerantzia mekanismo desberdinak dituztelako landareek; adibidez zelula barruan ur gutxi dagoenean organuluaren inguruan azukreak (k.h.) kokatzen dira ez lehortzeko.*
- *Erresistenteak diren landareak ihes egiten diote estresari. Mekanismo desberdinak dituzte estresa saihesteko edo atzeratzeko eta aurkeztu dituzten mekanismoak ur galera saihesteko edo ur gehiago hartzeko dira. Hauek ur gutxi edukita ez dute bizirik irauten, hau da, ehunek beti izan behar dute ura bestela ez dute bizi ziklorik betetzen eta toleranteak bai.*

Landare erresistenteen mekanismoak:

- Batzuk bizi zikloa aurreratu edo atzeratu egiten dute lehortearen noiz gertatzen den arabera
 - Kutikula lodia ere aurkeztu dezakete, transpirazioz ur gutxiago galtzeko. (adib: Arteak)
 - Beste batzuk, kaptusek adibidez, ura metatzen dute aldezturik hosto mamitsuei esker. Hosto txikiagoak edo pubeszentziadunak garatu ditzakete beste landareek transperentziaz ur gutxiago galtzeko.
- Toleranteek ura galdu eta gutxi horrekin gai dira metabolismoa aurrera eramateko, erresistenteek berriz, ezin dute estres hori jasan eta horregatik mekanismoak dituzte ehunak beti hidratatuta izateko.

Inguruko baldintzen arabera estres baten aurrean estrategia desberdinak izan ditzakete. Batzuk oso lehiakorrak dira, besteak tolerantak eta beste batzuk gogorrak(erresistenteak) izaten dira. Segun eta zein den estresaren maiztasuna landareek izan ditzakete mekanismo ezberdinak lor ditzakete.

- **Gogorrak(erresistenteak):** Hazi txiki eta asko ekoizten dituzte, leguminosoak adibidez, fotosintesia egiten dutenean lortutako karbohidratoak hazkuntzara bideratuko dira eta ez dituzte metatzen. Loraketan hazi txiki eta ugari garatzen dituzte, bizi ziklo arina burutzen dute.
- **Lehiakorrak:** ingurune optimotan bizi direnak (ur, argi, elikagai optimoak) fotosintesia burutzean lortutako karbohidratoen zati bat hazkuntzara bideratzen dute eta bestea erreserbetara. Hazkundera nahiko azkarra da eta haziak handiagoak(erreserbak dituztelako) izaten dira baina gutxiago ekoizten dituzte besteekin konparatuz.
- **Toleranteak (erdibidean) :** hazkuntza geldoa izaten da eta fotosintesian sintetizatutako karbohidratoak erreserbara bideratzen dira hazkundera bideratu beharrean. Hazi gutxi eta txikiak ekoizten dira.

***Edozein estresekin hormonak artetik desoreka eragingo du eta hauen aldaketak eragin fisiologiko eta biokimikoak eragin. Hormonak transkripzio faktoretan eragin eta gene isilduak aktibatu edo aktibatutakoak eragina emendatu dezakete.**

2- Estres abiotikoak

Lehorte estresa

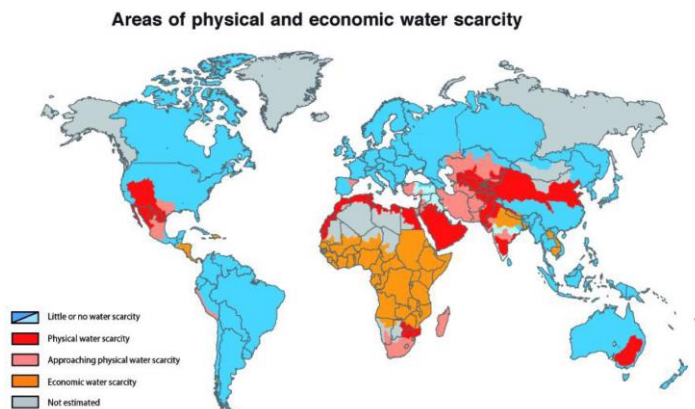
Landareen gain gehien eragiten duen estresa. Landareak ura: %97 transpiraziorako, %2 bolumenez handitzeko eta %1 metabolismoan erabiltzen du. Lehorte baten aurrean landareek jasate duten eraginak hauek dira:

- Turgentzia galdu eta deshidratazioa ematen da.
- Ur potentziala murrizten da.
- Estres oxidatiboa: transpiraziorako ura galtzen denez, CO₂-a jaisten da eta ondorioz, Calvin zikloa eteten da eta ATP eta NADPH forma erreduzituan geratzen dira. NADPH ez dagoenez, NADP⁺ egoeran tilakoideen mintzean

ematen den elektroio garraioa ez da emango, NADP^+ -ak elektroioak ezin dituelako hartu. Ondorioz elektroioak O_2 -ra joango dira eta H_2O_2 bihurtuz, toxikoa dena.

Ur potentzialaren diferentzialarekin erlazionatuta dago estresa: Kanpoan eta landarean -1eko ur potentziala dugu beraz, estresa dago landareak ezin duelako ura xurgatu. Mekanismoak honen aurka:

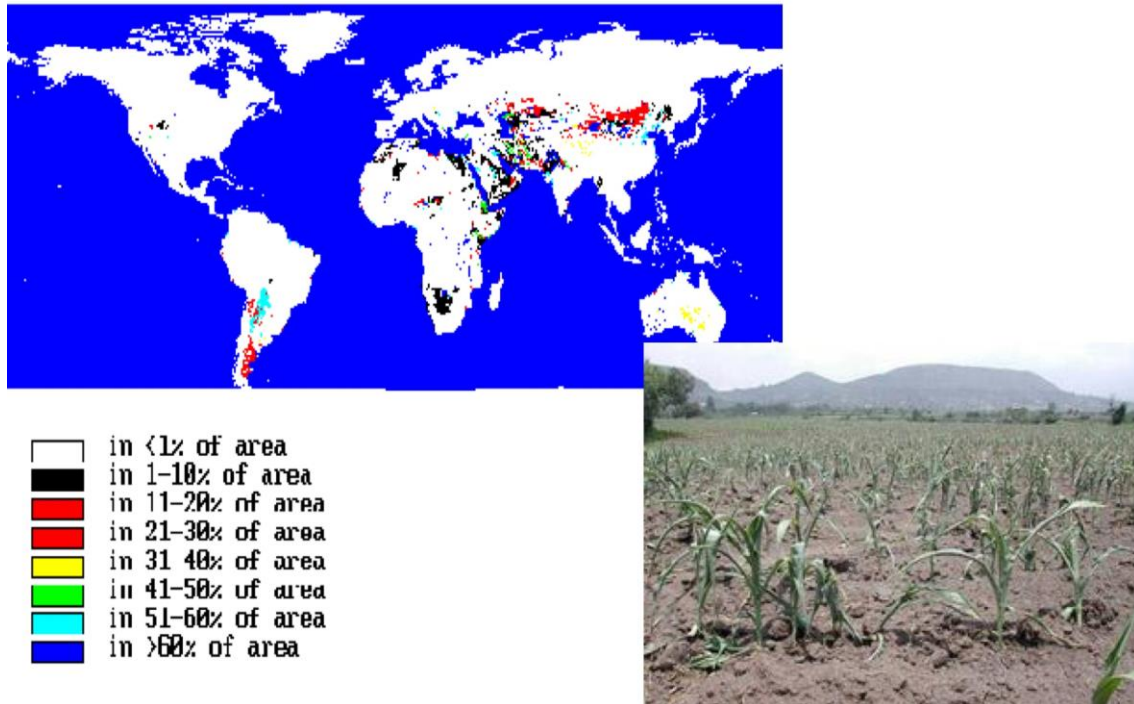
- Sustraian bere ur potentziala jaitsi. Zelulak bere ur potentziala murrizten du aktiboki bakuolotan ioiak akumulatuz, orduan potentzial osmotikoa murrizten da, beraz, sustraian ur-potentzial murrizten da eta ur xurgapena ahalbidetzen da.
- Bestetik, ikusi da lehorte askotan sustraiak asko luzatzen direla eta ondorioz ur gehiago lortzeko kapazitatea daukate.
- Landare erresistente batzuek beraien bizi zikloa aurreratu edo atzeratu dezakete lehortearen noiz emango denaren arabera.
- Kutikula lodia garatu dezakete transpirazioz urik ez galtzeko.
- Hosto mamitsuetan ura metatuta mantendu dezakete, kaktusek egiten dutena, esaterako.



Gazitasunaren ondoriozko estresa

Nahiko garrantzitsua mundu mailan eta batez ere, kostaldeko landareek pairatze dute. Ur molekulak gatz molekularekin lotu eta uraren eskuragarritasuna murrizten dute, beraz ur potentziala jaisten da eta lehorte estresaren sintoma berdinak pairatuko ditu landareak: ur falta. Baina, horrez gain, Na^+ eta Cl^- berez, toxikoak dira kontzentrazio altuetan eta kalteak eragin dezakete fotosintesian eta baita ere, hainbat entzimen aktibitatea desorekatu. Orduan, honi aurre egiteko landarearen erantzunak hauek dira:

- Lehorte estresean aipatutako mekanismoak, zelulen ur potentziala murriztea, esaterako.
- Na^+ eta Cl^- aktiboki kanporatu edo akumulatu organulu konkretuetan (bakuolo) edo guruin espezifikoetan, ez hain toxiko izateko.



Anaerobiosia

Demagun oxigenoaren falta dugula sustraietan lurzoruan airerik ez dugulako. Beraz, lehenengo sintoma arnasketaren murrizketa da, beraz, ATP defizientzia bat emango da landarean. Bestalde beste sintoma batzuk ditugu:

- Oxigenorik ez dagoenean, sustraietan etileno molekularen aitzindaria, ATC molekula, sortzen da. Sustraietatik landare osora hedatzen da, eta hostoetara ailegatzean, etilenoa sortu eta seneszentzia bultzatzen da.
- Calvin zikloan desoreka emango da. Izan ere, nahiz eta CO_2 egon, Errubiskoak ez du ondo funtzionatu eta ez da zikloa ondo beteko.

Horri aurre egiteko hainbat erantzun ditu landareak eta mekanismo guztiak ageriko partean emango dira, lurrazpiko zatiak baitu oxigeno arazoa:

- Bide metaboliko anaerobikoak martxan jarri; hartzidura, esaterako. Hala ere, bide metaboliko hauek arazoak ekar ditzakete ere; adibidez, hartziduraren produktuak azidoak direnez, zitosolaren pHa asko azidifikatzen da eta kontzentrazio altuetan toxikoak diren hainbat konposatu sortzen dira. Gainera, bide anaerobikoak ez dira arnasketa bideak bezain errentagarriak.
- Beste mekanismo bat arenkima garatzea litzateke. Arenkima, zurtoinean garatzen den ehuna, garatzea seneszentzia prozesuan ematen da. Arenkima zurtoinetik hedatzen da eta hainbat zurtoinaren zelulak galtzen ditu eta zulotxoak uzten dituzte, poro modukoak, eta zulotxo hauetatik airea igaroko da. Zurtoinean eratzen diren poroei lentizela deritzo.

Tenperatura

○ Tenperatura hotzen estresa (0-15)

Arazoak:

- Entzimen aktibitatea jaitsi egiten da tenperaturaren oso dependentea baitira.
- Mintzaren jariakortasuna murrizten da tenperaturen jaitsierarekin. Horrek elektroien mugimenduak desegonkortzea eragin dezake eta, horrekin batera, estres oxidatiboa ere.
- Ura 0C-tik behera kristalizatzen da eta bolumen gehiago duenez egoera solidoan, izotzak mintzak apurtzen ditu zuzenean.



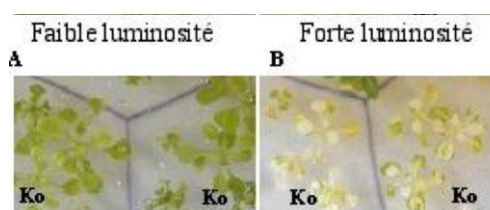
Mekanismoak:

- Zenbait molekula sintetizatzen dituzte beste hainbat proteina egonkortzeaz arduratzen direnak, entzimak, esaterako. Adibidez, mitokondrioan entzima batzuk zeuden, berao produzitzen zutenak, modu honetan beste entzimen aktibitatea ez da etengo.
- Konposatu batzuk ekoiztu egiten dituzte, gatzak akumulatzeko eta modu horretan uraren izozte tenperatura jaisteko. Ondorioz, urak gradu baxuagoak beharko ditu izotz bihurtzeko.

○ Tenperatura altuen estresa

Argiaren bidezko edo erreadiazio estresa

Pigmentuak erradiazio zuzen eta handietan errazago daturatu daitezke eta beraz, fotosintesi-etekina murriztu. Horren aurrean, landareek igotzen dute saturazio-maila, kloroplastoen saturazioa prolongatzeko. Bestetik, landare batzuk hosto oso finak, orratz itxurakoak, garatzen dituzte hostoaren irradiazio azalera murrizteko. Bestetik, pigmentu babesleak garatzen diuzte batzuetan, adibidez, karotenoak, hainbat argi isladatuko dituztenak.



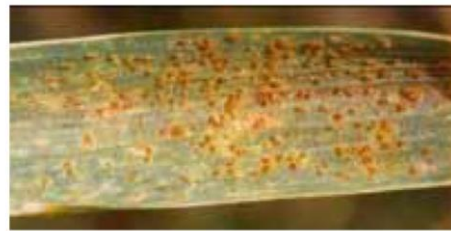
3- Estres biotikoak

Izaki bizidunei dagokien eta estresa eragiten duten faktoreei deritze. Kaltegarriak landareentzat: bakterioak, onddoak, intsektuak, herbiboroak eta beste landare batzuk (muerdago adibidez). Hiru talde nagusietan banatuko ditugu:

- Patogenoak

Birusak, onddoak, bakterioak.. gaixotasunak garatzen dituzten organismoak dira; bai landare osoa, baita landarearen parte bat kalte dezaketenak.

- Nekrotrofoak: landare ostalaria hiltzen dute, hau degradatuz. Berdin zaie ze landare espezie den, ez dira espezializatuko.
- Biotrofoak: ez dute landarea hiltzen. Bertan geratzen dira ete alandareak denboran zehar irauten du. Oso espezializatuak dira, espezie konkretuei eragiten diete.



Ze mekanismoren bidez sartzen dira patogenoak landarearen barnean?

- Zaurietatik (hala ere, oso zaila da landareek zauri bat izatekotan, oso azkar ixten baitute).
- Estometatik
- Patogeno batzuk zelulosa degradatzen duen entzima espezializatuak sintetizatzeko gai dira. Modu honetan, aktiboki pareta apurtzen dute eta sartzen dira.
- Beste batzuek, toxinak sintetizatzen dituzte. ToxinaK direla-eta, landarearen znbait bide metaboliko inhibituta geldituko dira; adibidez, hormonien sintesiaren bideak desegonkortu, babes bideak, fotosintesia.... Etab. Biotrofoak diren patogenoek ez dituzte bide metaboliko primarioak inhibituko, orduan landareak iraungo du denbora luzeagoan, nahiz eta landarea defendatzeko gai ez izan. Nekrotrofoek, aldiz, bide metaboliko primario, zein sekundarioak inhibituko dituzte eta modu honetan, azkenean, landarea hil egingo da.

Zeintzuk dira sintomak landarean?

- Askotan arnasketa-tasa emendatzen da hainbat defentsa mekanismo martxan jaten baitira.
- Patogenoa bertan dagoenez, karbohidratoen sintesia mantentzen den arren, landarearen karbohidrato eskuragarritasuna murrizten da, patogenoak erabiltzen dituelako.

- Ur arazoak, estomak ezin ondo zabaldu..etab.

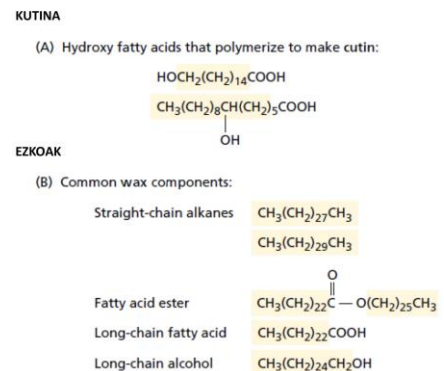
Landarearen defentsak mekanismoak honen aurrean:

- Defentsak kimikoak

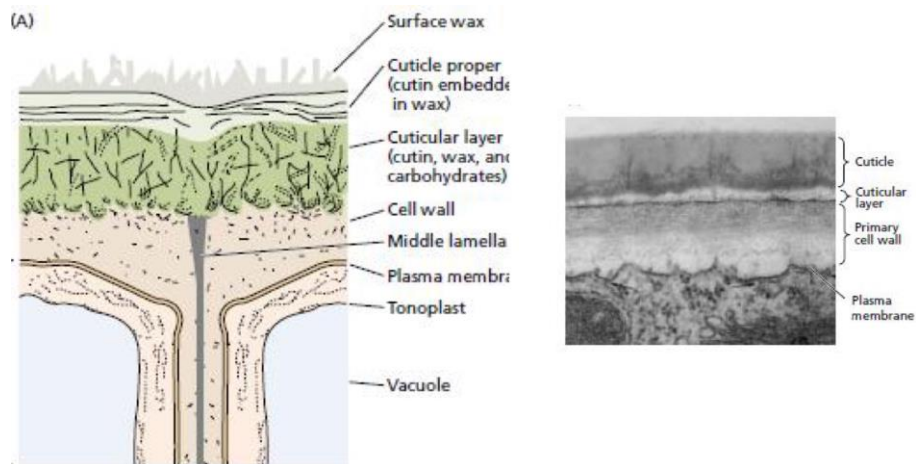
- ❖ Entzimak sintetizatu: adibidez, kitinasa entzima, ondoko paretan dagoen kitina degradatzen duena.
- ❖ Patogena sartzen den landarearen parte horretan heriotza programatua abiarazi. Modu honetan, ingurune hori hiltzen da eta patogena ezingo da horretaz elikatu. Erantzun honi erantzun hipersentikorra deritzo.
- ❖ Zenbait metabolito sekundario garatu, terpenoak, alkaloidak eta konposatu fenolikoak. Hainbat metabolito sekundarioek funtzio babestzaile dute-eta.

- Defentsak fisikoak:

- ❖ Kutikula garatzea, normalean, epidermisaren gaineko partea osatzen duten zelulen gainean agertzen da, epidermisaren goian zein behean. Bi funtzio nagusi ditu kutikulak: badakigunez, geruza iragazgaitz oso potentea da, oso hidrofoboa, beraz, patogenoekiko oso defentsak mekanismo garatua da. Adibidez, hainbat patogenoek, ondoko esateko, hezetasuna behar dute beraien esporen garapenerako eta kutikulak hau sahiesten du, hain murrizta da hezetasuna, zein ondoko ezingo baita hazi. Bestetik bere osagaien artean, **ezkoak** eta **kutina** ditugu, biak konposatu hidrofobikoak. Kutina batez ere hidroxi gantz azidoz dago osatuta; beraz, ester loturen bidez polimerizazioak eman daitezke kutinen artean eta polimero horiek geruza hori zeharo iragazgaitza bihurtuko dute. Ezkoen kasuan, konbinazio asko egon daitezke: hidrokarburo kate luzeak, gantz azidoen esterrak, gantz azido kate luzekoak eta kate luzeko alkoholak.



Beheko irudian azaltzen zaigu nola kokatzen diren ezkoak eta kutina kutikula osatzeko: ikusten denez, goian ezkoak daude soilik, erdian beste geruza bat dago ezko eta kutinaren nahasketaz osatuta eta, azkenik, geruza berdea dugu, kontaktu zuzena daukana pareta zelularrarekin, ezkoak, kutina, pektina eta beste hainbeste zuntzez osatuta. Hau da landareak daukan lehenengo defentsak, hala ere zenbait patogeno espezializatuek defentsak hau apur dezakete.



- ❖ **Suberina**, babes mekanismo gisa landareak sintetizatzen duen substantzia. Batez ere, sustraietan kokatzen da; baina baita ere, abszisio pozesua ematerakoan hostoa askatzen deneko zatian sintetizatzen da, uzten den zauritxoa ixteko. Kimikoki suberina gantz azido dikarboxiliko dago osatuta, orokorrean kate oso luzedunak direnak.

- **Fitofagoak**

Landarea zuzenean jan egiten dute, hartu egiten dute zatia. KALTE bat sortzen dute landareean, hauek galtzen dutelako parte bat. Adibidez, intsektuak, herbiboroak..etab)

Fitofagoen aurka zenbait konposatu hegazkor askatzen dituzte landareek, gehienak alkaloideak eta beste metabolito sekundarioak direnak, hauek usatzeko.



- **Parasitoak**

Normalean beste espezieko landareak izaten dira parasitoak. Ez dute landarea hiltzeko helbururik, kaltetzea baizik eta lehia bat ezartzen da bi landareen artean.

Honen aurka landareak konposatu alelopatikoak sintetizatuko ditu. Hauek, landareak ekoizten dituzten, eta, askotan, beste landareentzako kaltegarriak diren konposatuak dira. Lehia kimikoa ezartzen da bi landareen artean. Adibidez, eukaliptoaren inguruan ez da beste landararik hazten, eukaliptol konposatu alelopatikoa sintetizatzen dutelako, beste landareen hazien hazkuntza inhibitzen dena.

