

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

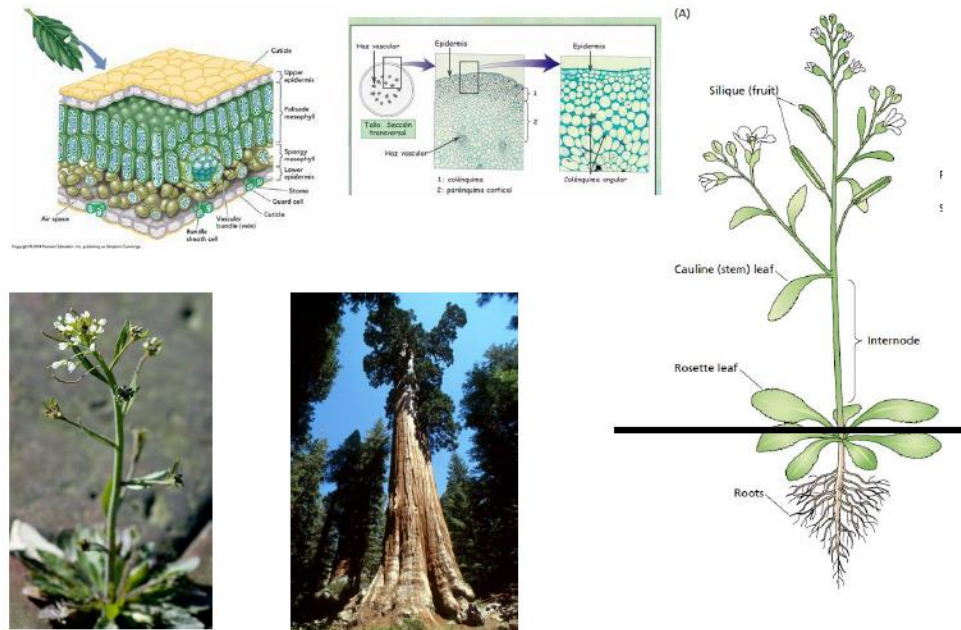
Landareak egitura axialak dira, hau da ardatz bat dute eta organo ezberdinak ardatz hori jarraituz egituratzen dira simetrikoki. Ardatz hori lurzoruarekiko perpendikularki ageri da eta goiko partean zurtoinak eta beheko partean sustraiek eratzen dute. Ardatz sekundarioak ere badaude, ageriko partean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

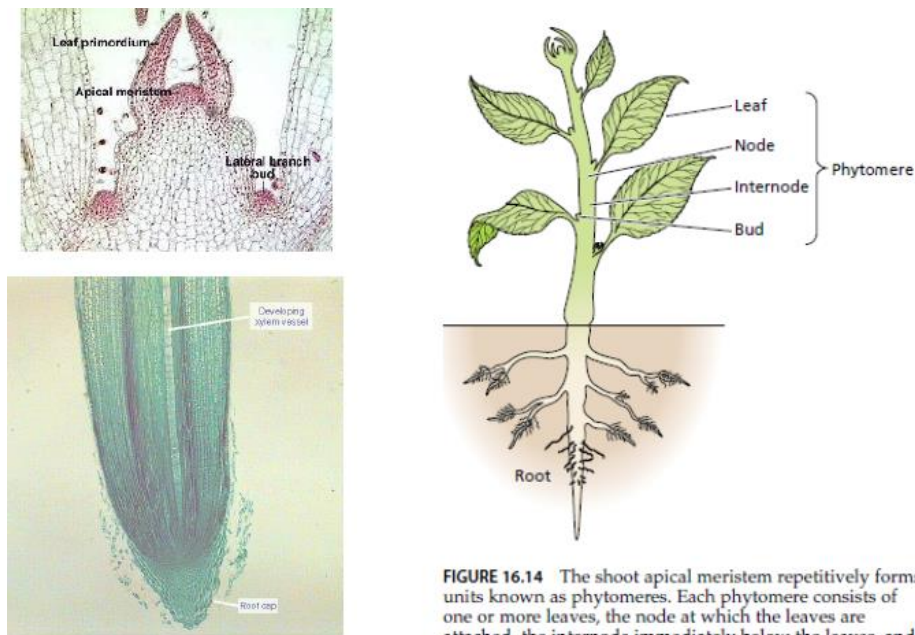


FIGURE 16.14 The shoot apical meristem repetitively forms units known as phytomeres. Each phytomere consists of one or more leaves, the node at which the leaves are attached, the internode immediately below the leaves, and one or more buds in the axils of the leaves.

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)

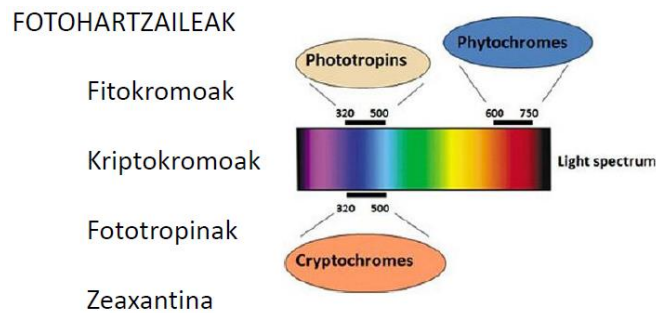
ETILENOA:

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

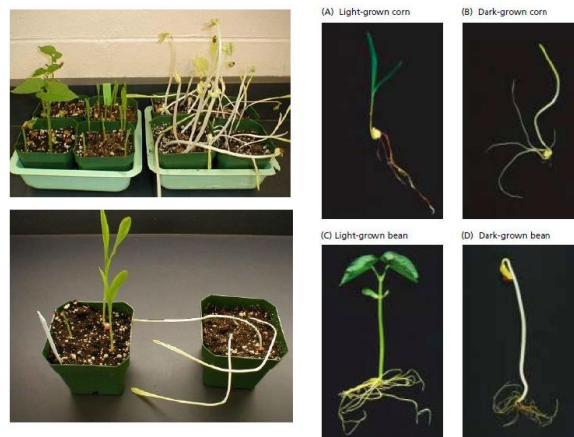
ARGIA INFORMAZIO ITURRI BEZALA

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 diferentziazatuz 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 experimentutan 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.

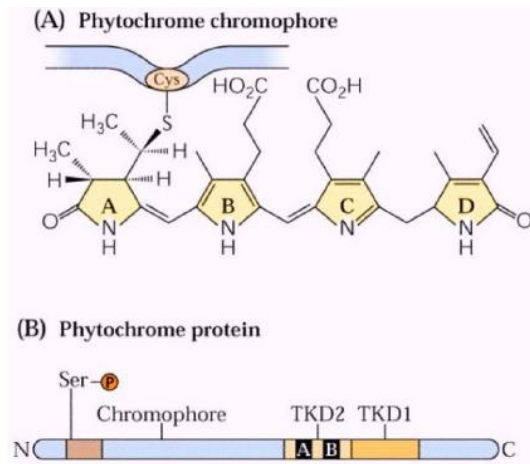
Burutzen dituzten funtzioak oso desberdinak dira. Erantzun biokimiko azkarrak ematean, mintz potentzian eta ioien fluxuan aldaketak emango dira. Erantzun biokimiko geldokoetan, adierazpen genetikoan aldaketak sortaraziko dira. Zitokromoek, kasu honetan, transkripzio faktore bezala jokatu dute.

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 zitzairen 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.

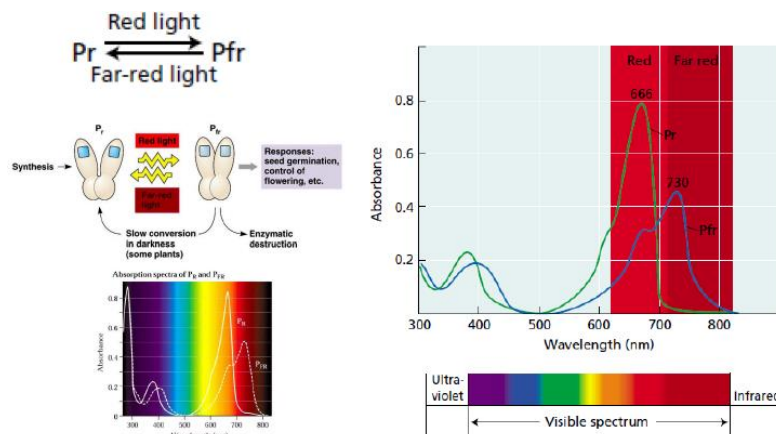


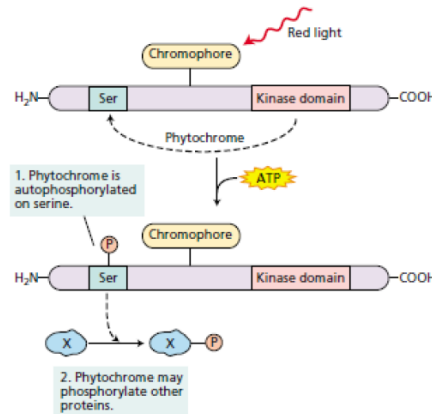
FIGURE 17.3 Absorption spectra of purified oat phytochrome in the Pr (green line) and Pfr (blue line) forms overlap. (After Vierstra and Quail 1983.)

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:

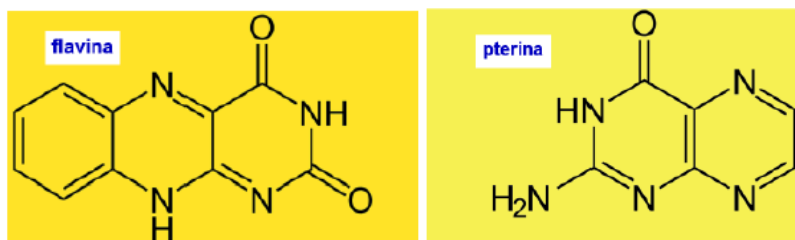
- Peziolo eta adabetarteen luzapena
- Hostoen hazkundera
- Estomen desberdintzapena
- Tuberkuluen eraketa
- Hazien hozidura
- Loraketa
- Eskotomorfogenesitik fotomorfogenesirako bidea sustatu (zurtoinaren luzatze-tasa txikitu, kako apikala zuzentzen hasi, pigmentu berdeen ekoizpena)

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 ahalbidetzen 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.

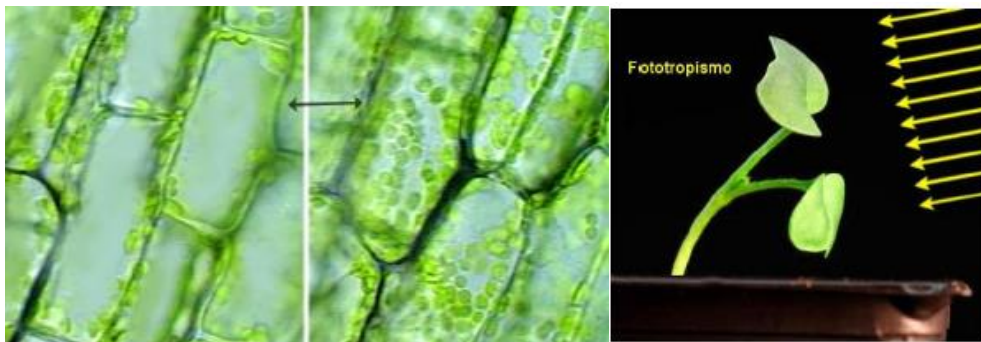
➔ FOTOTROPINAK

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.