

# 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

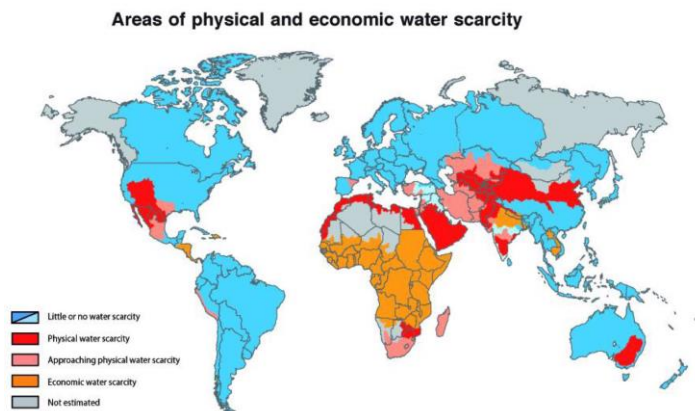
Landareen gain gehien eragiten duen estresa. Landareak ura: %97 transpiraziorako, %2 bolumenez handitzeko eta %1 metabolismoan erabiltzen du. Lehorte baten aurrean landareek jasate duten eraginak hauek dira:

- Turgentzia galdu eta deshidratazioa ematen da.
- Ur potentziala murrizten da.
- Estres oxidatiboa: transpiraziorako ura galtzen denez, CO<sub>2</sub>-a jaisten da eta ondorioz, Calvin zikloa eteten da eta ATP eta NADPH forma erreduzituan geratzen dira. NADPH ez dagoenez, NADP<sup>+</sup> egoeran tilakoideen mintzean

ematen den elektroio garraioa ez da emango,  $\text{NADP}^+$ -ak elektroioak ezin dituelako hartu. Ondorioz elektroioak  $\text{O}_2$ -ra joango dira eta  $\text{H}_2\text{O}_2$  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:

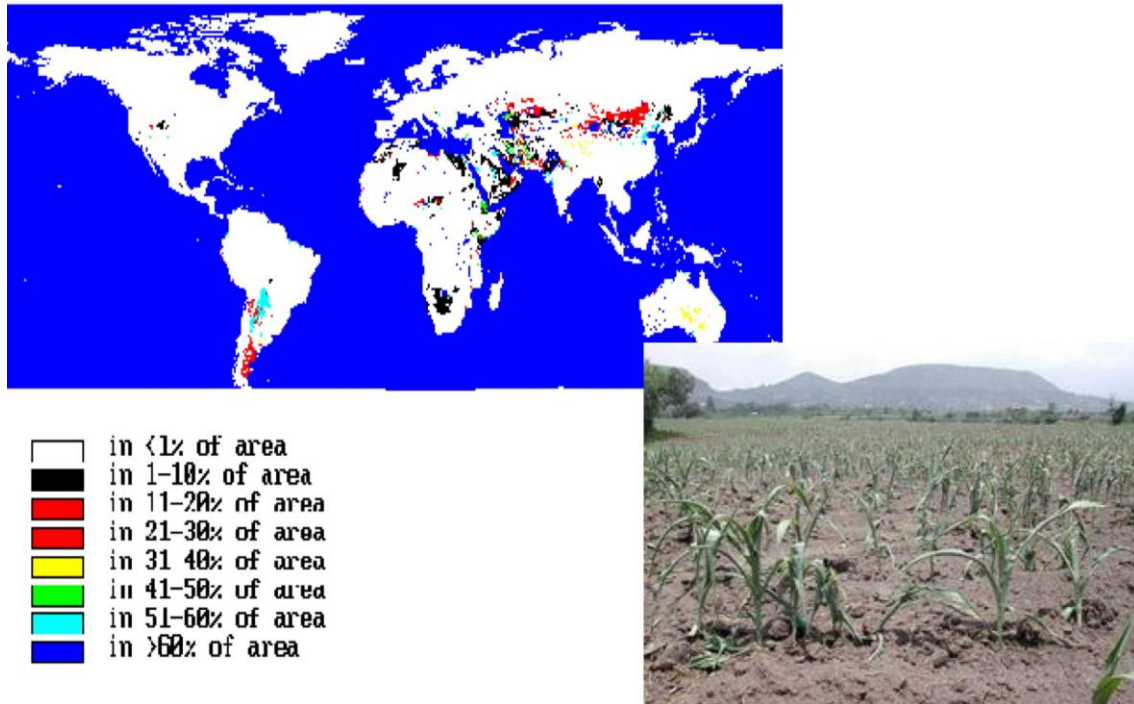
- Sustraietan bere ur potentziala jaitsi. Zelulak bere ur potentziala murrizten du aktiboki bakuolotan ioiak akumulatuz, orduan potentzial osmotikoa murrizten da, beraz, sustraiaren ur-potentzial murrizten da eta ur xurgapena ahalbidetzen da.
- Bestetik, ikusi da lehortea askotan sustraiak asko luzatzen direla eta ondorioz ur gehiago lortzeko kapazitatea daukate.
- Landare erresistente batzuek beraien bizi zikloa aurreratu edo atzeratu dezakete lehortea 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 lehortea estresaren sintoma berdinak pairatuko ditu landareak: ur falta. Baina, horrez gain,  $\text{Na}^+$  eta  $\text{Cl}^-$  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:

- Lehortea estresean aipatutako mekanismoak, zelulen ur potentziala murriztea, esaterako.
- $\text{Na}^+$  eta  $\text{Cl}^-$  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  $\text{CO}_2$  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.



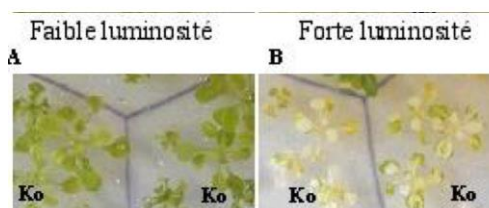
Mekanismoak:

- Zenbait molekula sintetizatzen dituzte beste hainbat proteina egonkortzeaz arduratzen direnak, entzimak, esaterako. Adibidez, mitokondrioan entzima batzuk zeuden, beroa 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.





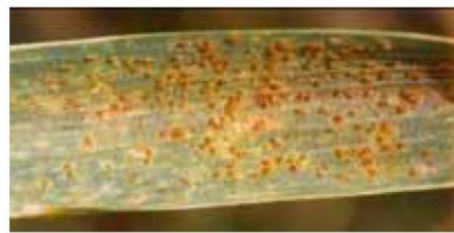
### 3- Estres biotikoak

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.
- Biotrofoek: 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.

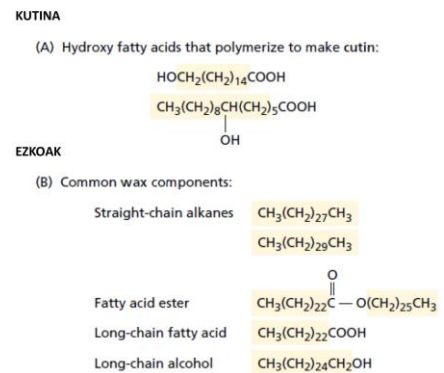
Landarearen defentsak mekanismoak honen aurrean:

- Defentsak kimikoak

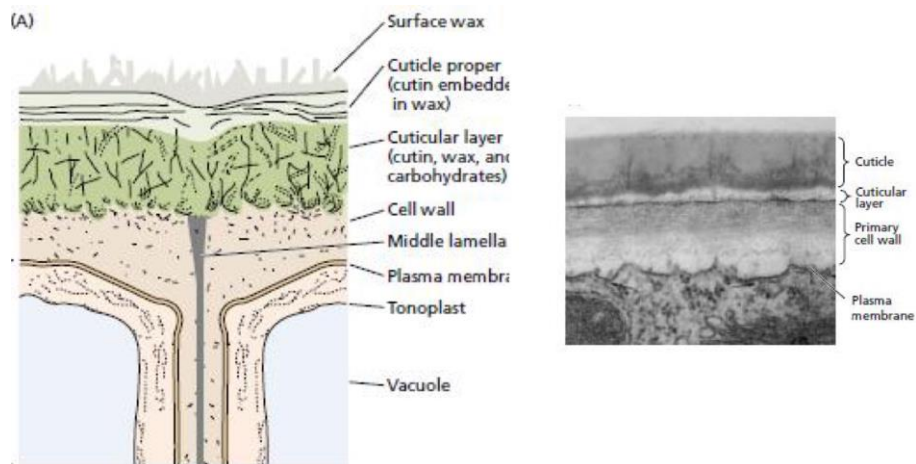
- ❖ Entzimak sintetizatu: adibidez, kitinasa entzima, onddoen paretan dagoen kitina degradatzen duena.
- ❖ Patogenoa sartzen den landarearen parte horretan heriotza programatua abiarazi. Modu honetan, ingurune hori hiltzen da eta patogenoa ezingo da horretaz elikatu. Erantzun honi erantzun hipersentikorra 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, onddoek esateko, hezetasuna behar dute beraien esporen garapenerako eta kutikulak hau sahiesten du, hain murrizta da hezetasuna, zein onddoa 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.

