

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) loratzeko 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 udarra 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:

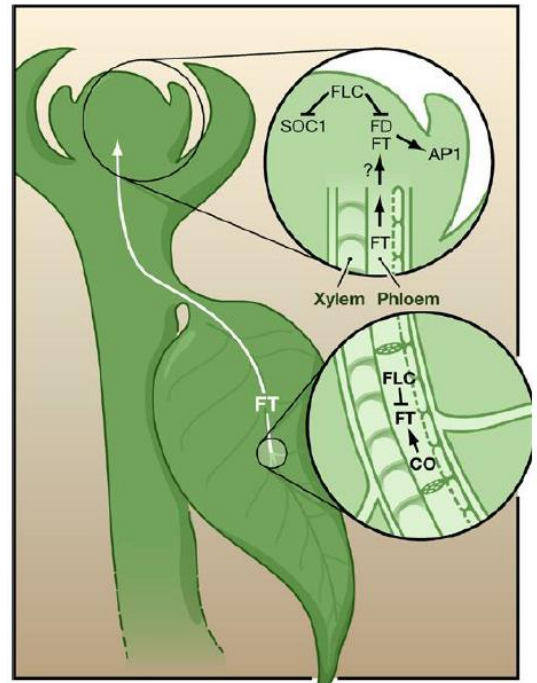
- 1) Meristemo ezaugarri geneak: loratzeko informazioa jaso eta integratu.
- 2) Lore organoen ezaugarri geneak: aurreko integrazioaren ondorioz, gene hauek aktibatuko dira lorearen atal ezberdinak emateko.

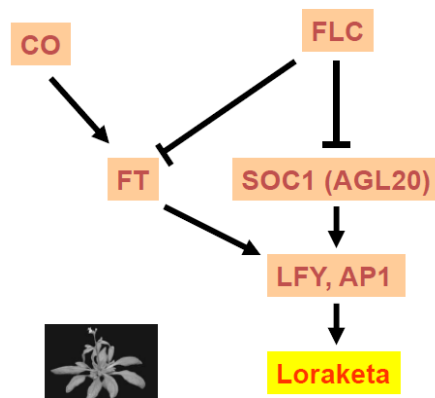
Bi gene multzo hauek erregulatuko dituzte meristemo begetatiboaren eraldaketa lore begetatibo bihurtzeko.

Hostoak (seinale harrera gunea), **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.

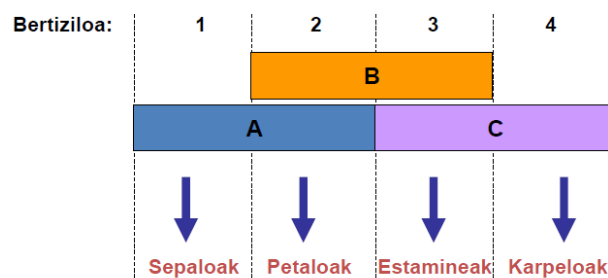
Oinarrian 5 gene nagusi daude prozesu honetan (funtzioak ez daude zehaztuak):

■ 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.

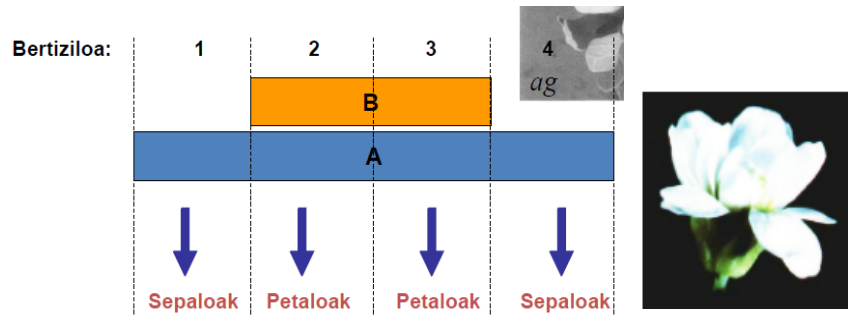


- **1. bertiziloa: SEPALOA:** soilik A funtzioa duten geneak aktibo daudenean sortuko da (AP1 eta AP2)
- **2. bertiziloa: PETALOA:** A (AP3) eta B funtzioak dituzten geneak aktibo daudenean sortuko dira petaloak
- **3. bertiziloa: ESTAMINA:** B eta C geneak aktibo daudenean sortu (A inaktibo)
- **4.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

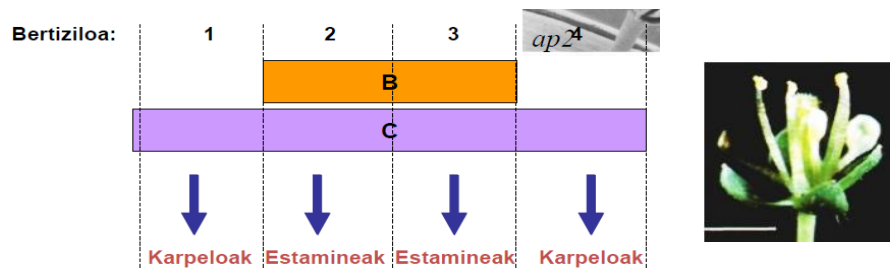
Aipatutako gene hauek transkripzio faktoreak (TF) askatuko dituzte kaskada entzimatiko batzuk sortzeko. Hau nola demostratu da?

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

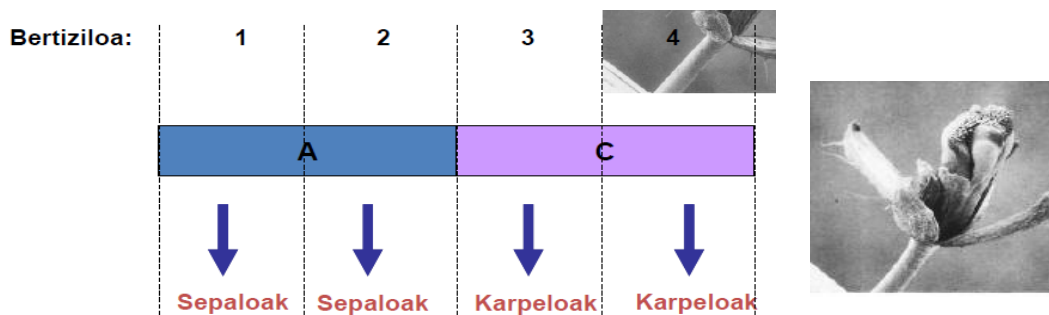
- C mutaturia: A genea aktibo 4 bertiziloetan (A eta B funtzionalak)
 - 3. lekuan → petaloa (A eta B-ren konbinazioa)
 - 4. lekuan → sepaloa (soilik A azaldu)



- 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:

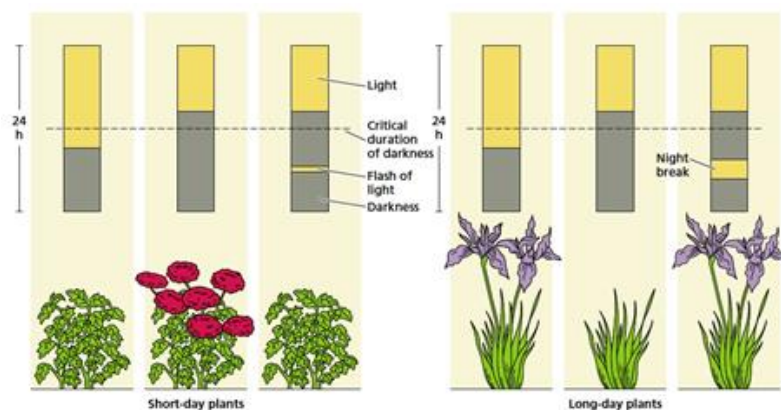
1) FOTOPERIODOA:

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.

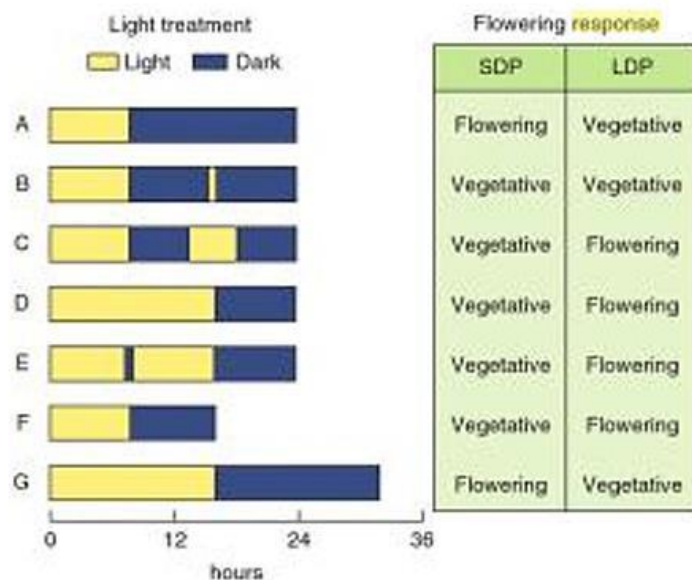
Ondorioz, nola azaldu daiteke beheko irudian agertzen diren bi kasuak?



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 moztzen 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 gaua luzea den edo ez? (kimikoki)

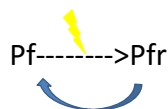
Hostoetako kromatoforodun proteina (fitokromoa=PR) batzuk kitzikatu egin daitezke argia jasotzen dutenean. Pf egoeran inaktibo egongo da, eta argi gorria xurgatzen duenean Pfr egoerara aldatzen da aktibo bilakatuz. Horrela dagoela, erantzun fisiologiko bat burutuko du:

- 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

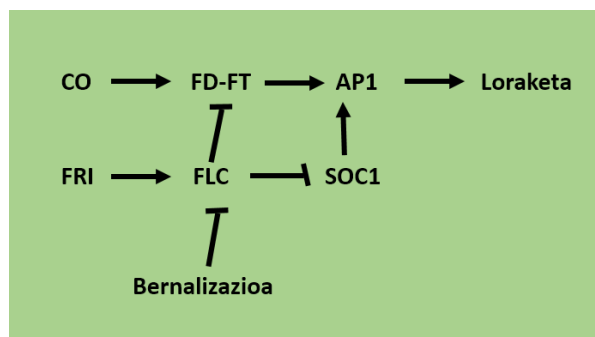
2) BERNALIZAZIOA

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.

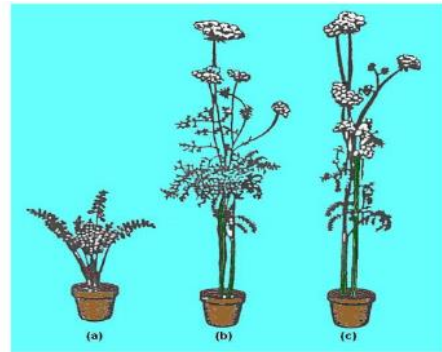
Kontuan hartu behar da gibelerinek ez dutela loraketa sustatzen espezie guztietan.

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.