



IKER
GAZTE
NAZIOARTEKO
IKERKETA EUSKARAZ

VI. IKERGAZTE

NAZIOARTEKO IKERKETA EUSKARAZ

2025eko maiatzaren 28, 29 eta 30a
Bilbo, Euskal Herria

ANTOLATZAILEA:
Udako Euskal Unibertsitatea (UEU)



Aitortu-PartekatuBerdin 4.0

ZIENTZIAK ETA NATURA ZIENTZIAK

**Glifosatoarekiko erresistentzia
duten *Amaranthus palmeri*
populazioen fisiologia:
glifosatoaren garraioa,
metabolizazioa eta oxidazio-
estresa**

*Eneko Trebol-Aizpurua,
Mikel V. Eceiza, Ana Zabalza,
Mercedes Royuela
eta Miriam Gil-Monreal*

69-76 or.
<https://dx.doi.org/10.26876/ikergazte.vi.05.08>

ANTOLATZAILEA



BABESLEAK



EUSKO JAURLARITZA
GOBIERNO VASCO



LAGUNTZAILEAK



Glifosatoarekiko erresistentzia duten *Amaranthus palmeri* populazioen fisiologia: glifosatoaren garraioa, metabolizazioa eta oxidazio-estresa

Eneko Trebol Aizpurua, Mikel V. Eceiza, Ana Zabalza, Mercedes Royuela, Miriam Gil-Monreal
Nafarroako Unibertsitate Publikoa, Zientziak Saila, IMAB (Institute for
Multidisciplinary Research in Applied Biology)
trebol.132420@e.unavarra.es

Laburpena

Glifosatoarekiko erresistenteak diren *Amaranthus S. Watson palmeri* belar txar inbaditzaile populazioak ezagutzen dira. Bi esperimentu prestatu dira, bata hidroponikoan eta bestea hosto-disen inkubazioa oinarritutakoa. Lehenengoan, erreferentziazko populazio sentikorretan (NCS) eta glifosatoarekiko erresistenteak diren populazioetan (NCR), glifosatoaren mugimendua eta metabolizazioa baloratu da, glifosatoaren eta honen degradazio-metabolitoaren (AMPA) edukia neurtuz eta degradazioan parte hartzen duen AKR entzimaren jarduera aztertuta. Bigarren esperimentuan, NCS eta Aragoiko bi populaziotan (PS, potentzial sentikorra, eta PR, potentzial erresistentea) glifosatoak oxidazio-egoeran duen eragina aztertu da, oxigeno-espezie errektiboen edukia, lipidoen peroxidazioa eta proteinen karbonilazioa baloratuz.

Hitz gakoak: *Amaranthus palmeri*, AMPA, herbiziden degradazioa, glifosato, oxidazio-estresa.

Abstract

Amaranthus S. Watson palmeri, resistant to glyphosate, is known to have invading weed populations. Two experiments have been prepared, one on hydroponics and the other on the incubation of leaf discs. In the first, in reference sensitive populations (NCS) and glyphosate-resistant populations (NCR), the movement and metabolism of glyphosate has been assessed, measuring the content of glyphosate and its degradation metabolite (AMPA) and analysing the activity of the AKR enzyme involved in degradation. In the second experiment, the effect of glyphosate on the oxidation state of two populations of NCS and Aragon (PS, sensitive potential, and PR, resistant potential) has been studied, assessing the contents of reactive oxygen species, lipids peroxidation, and protein carbonization.

Keywords: *Amaranthus palmeri*, AMPA, glyphosate, herbicide metabolism, oxidative stress.

1. Sarrera eta motibazioa

Belar txarrak, gizakiaren funtzio, helburu eta lana oztopatzen duten landareak dira eta orokorrean nekazaritza-arloan inpaktu gehien duten landareak dira. Haien kontrolerako hainbat metodo eta maneiu existitzen dira, nagusiena eta erabiliena kontrol kimikoa, herbiziden erabilera, da. Herbizidek landarearen funtzionaltasunean arazoak eragiten dituzte, organismoaren hazkuntza mugatuz edo ekidinez (Cobb & Reade, 2010). Herbizid-talde bakoitzak prozesu biokimiko jakin batean eragiten du, ekintza-mekanismoa deritzona, eta bertatik landarearen heriotzaraino gauzatutako erantzun fisiologiko guztiak herbizidaren ekintza-modua osatzen dute.

Glifosatoa, munduko herbizidarik erabiliena (Duke & Powels, 2008), 5-enolpirubilsikimato-3-fosfato sintasaren (EPSPS) inhibitzailea da, aminoazido aromatikoak ekoizteko bide metabolikoaren funtsezko entzima. Herbizidak entzima horren substratuarekin, sikimatoarekin lehiatzen du, eta EPSPSa inhibitzean sikimatoaren pilaketa gertatzen da (Steinrücken & Amrhein, 1980). Ondorioz, ibilbideko aminoazido aromatikoaren ekoizpena inhibitzen da. Orokorrean, landareek glifosatoa degradatzeko gaitasun murriztua dute, eta aminometilfosfoniko azidoa (AMPA), glifosatoaren degradazio-metabolitoa, sortzen dute, baita beste hainbat metabolito batzuk ere (Jugulam & Shyam, 2019). Prozesu honetan hainbat entzima metabolizatzailek parte hartzen dute, horietatik aipagarriena Aldo-keto erreduktasa (AKR) entzima delarik, Zhou *et al.* (2022) lanean *Lolium* landareetan ikertu zuten bezala.

Landare-espezie ezberdinetan herbizideekiko erresistenteak diren populazioak topatu dira eta hauen kontrola nekazaritza modernoaren erronka handienetakoa bat da. Erresistentzia, landare batek

herbizida bidezko tratamendu baten ondoren bizirauteko eta ugaltzeko duen gaitasuna da, zeina baldintza normaletan kontrolatua izango bailitzateke. Erresistentzia hori mota ezberdinekoa izan daiteke: dianarekin erlazionatutakoa (*Target site, TS*), edota dianarekin erlazionatu gabekoa (*Non-Target site, NTS*). Glifosatoaren erabilera masiboak eta ondoriozko hautespen-presioak herbizida horrekiko erresistenteak diren belar txarren populazioak garatzea eragin du (Heap & Duke, 2018; Székács & Darvas, 2012). Guztira, glifosatoarekiko erresistenteak diren 60 espezieen populazioak deskribatu dira, 28 monokotiledoneo eta 32 dikotiledoneo (Heap, 2025).

Amaranthus palmeri, lan honetan aztergai dugun landarea, C4 motako fotosintesia duen landare dioikoa da eta hazkuntza azkarrekoa eta ugalkortasun altukoa da (Vélez-Gavilán, 2019). Aldakortasun genetiko handiko landarea da, eta horrek, glifosatoarekiko eta beste herbizidekiko erresistenteak diren populazioen garapena bultzatzen du. Glifosatoaren kasuan, bi erresistentzia-mekanismo ezberdineko populazioak identifikatu dira: TS eta NTS erresistentziadunak (Heap & Duke, 2018; Jugulam & Shyam, 2019).

Oxidazio-estresari dagokionez, estres biotiko edota abiotiko gehienekin lotutako fenomeno kimiko eta fisiologikoa da, eta landareetan gertatzen da oxigeno-espezie errektibo (ROS) ezberdinen gainekoizpenagatik eta pilaketagatik (Demidchik, 2015). Oxigeno-espezie errektibo ezagunenak superoxidoa ($O_2^{\bullet-}$) eta hidrogeno peroxidoa (H_2O_2) dira, lehenengoak azkenekoa ematen duelarik superoxido dismutasa (SOD) bitartez (Traxler *et al.*, 2023). Bestalde, lipidoen peroxidazioa eta proteinen karbonilazioa oxidazio-estresaren ondorioak direnez, honen markatzaileak dira (Ciacka *et al.*, 2020).

2. Arloko egoera eta ikerketaren helburuak

Lan honen helburu orokorra *Amaranthus palmeri* espeziaren populazio sentikor eta erresistente desberdinek glifosatoaren aurrean duten erantzun fisiologikoa aztertzean datza.

Helburu orokorra, bi helburu zehatzetan banatu da, eta hauek lortzeko, bi diseinu esperimental erabili ziren:

- **Glifosatoaren garraioa eta metabolizazioa aztertzea.** Aireztatutako ur-ontzietan (kultibo hidroponikoan) erreferentziazko populazio sentikorrak (NCS) eta glifosatoarekiko erresistenteak diren erreferentziazko populazioak (NCR) hazi ziren. Glifosatoa hostoei aplikatu zitzaizen eta bi populazioen organo ezberdinetan glifosato eta AMPA kantitatea, eta AKR entzimaren jarduera neurtu ziren.
- **Glifosatoak landarearen oxidazio-egoeran zer eragin duen aztertzea.** *A. palmeri* populazio potentzial sentikor (PS populazioa), potentzial erresistente (PR populazioa) eta erreferentziazko populazio sentikorraren (NCS) landareen hosto diskei, azido sikimikoa eta glifosato kontzentrazio gorakorrek aplikatu zitzaizkien. Populazioek tratamenduen aurrean oxidazio-estresarekiko duten erantzuna aztertu zen, ROS kantitatea, lipidoen peroxidazioa eta proteinen karbonilazioa neurtuz.

3. Ikerketaren muina

3.1. Material eta metodoak

3.1.1. Landare materiala

Hainbat *A. palmeri* populazio ezberdinekin lan egin da. Lehenik, Ipar Karolinan jatorria duten populazio sentikorra, *North Carolina Sensitive* (NCS), eta populazio erresistentea, *North Carolina Resistant* (NCR), Gaines Doktoreak (Colorado State University, Fort Collins, CO, Estatu Batuak) eskainiak. Bestalde, Aragoi erkidegoan topatutako bi *A. palmeri* populazio ezberdinak erabili dira: potentzialki sentikorra den PS populazioa (Baños de Ebro), eta potentzialki erresistentea den PR populazioa (Altorricón), Marí doktoreak (CITA, Aragoi, Espainia) eskainiak.

3.1.2. *A. palmeri* kultibo hidroponikoan

Landareak Eceiza *et al.* (2022) lanetako metodoari jarraituta hazi ziren. Ameriketako *A. palmeri* populazioak aztertu ziren, NCS eta NCR, sentikorra eta erresistentea, hurrenez hurren. Landareak 2,52

kg/ha glifosato-dosi gomendagarriarekin tratatu ziren, Fortin Green® herbizida komertziala erabili zen eta ihinzatuz aplikatu zen. 0. Egunean, herbizida aplikazioa eman aurretik, soluzio nutriboa, hosto zaharrak (momentu horretan bazeudenak) eta sustraiak lagindu ziren. Jarraian, glifosato aplikatu zen, eta 3,4, 5 eta 7 egunetan, soluzio nutritiboan eta landareen hosto berriak (tratamendua aplikatu ondoren ateratakoak), hosto zaharrak (tratamendua aplikatu zenean bazeudenak) eta sustraiak lagindu ziren. Glifosato eta AMPA edukierak elektroforesi kapilarraren bidez neurtu ziren. Horrez gain, hosto-laginetan AKR entzimaren jardura neurtu zen. Horretarako, laginetako proteina erauzketa egin, gatzgabetu eta NADPH-aren oxidazioa 340 nm-tan neurtu zen.

3.1.3. Hosto-disken esperimentua

Esperimentu honetan hiru populazio ezberdinekin lan egin zen: NCS, eta Aragoiko B eta R populazioak. Landareak kultibo hidroponikoan hazi ziren 3.1.2. puntuan adierazitakoa jarraituz eta populazio bakoitzetik 1 zm diametroko hosto-diskak (3-4 diska/tratamendu) atera ziren. Diskak mikropilak batean ondoko tratamenduekin 24 orduz inkubatu ziren: tratatu gabekoa, sikimatoa (3,5 mg/mL), glifosato 1x (2,4 mg/mL) eta glifosatoa 2x (4,8 mg/mL). Superoxido eta hidrogeno peroxido kantitatea neurtu zen Matzrafi *et al.* (2017) eta Terrón-Camero *et al.* (2018) lanetako metodoetan oinarrituz. Lipidoen peroxidazioa neurtzeko, MDA kantitatea neurtu zen Iturbe-Ormaetxea *et al.* (1998) laneko prozesua jarraikirik. Proteinen karbonilazioa Tola & Missihoun (2023) lanaren arabera neurtu zen.

3.1.4. Analisi estatistikoa

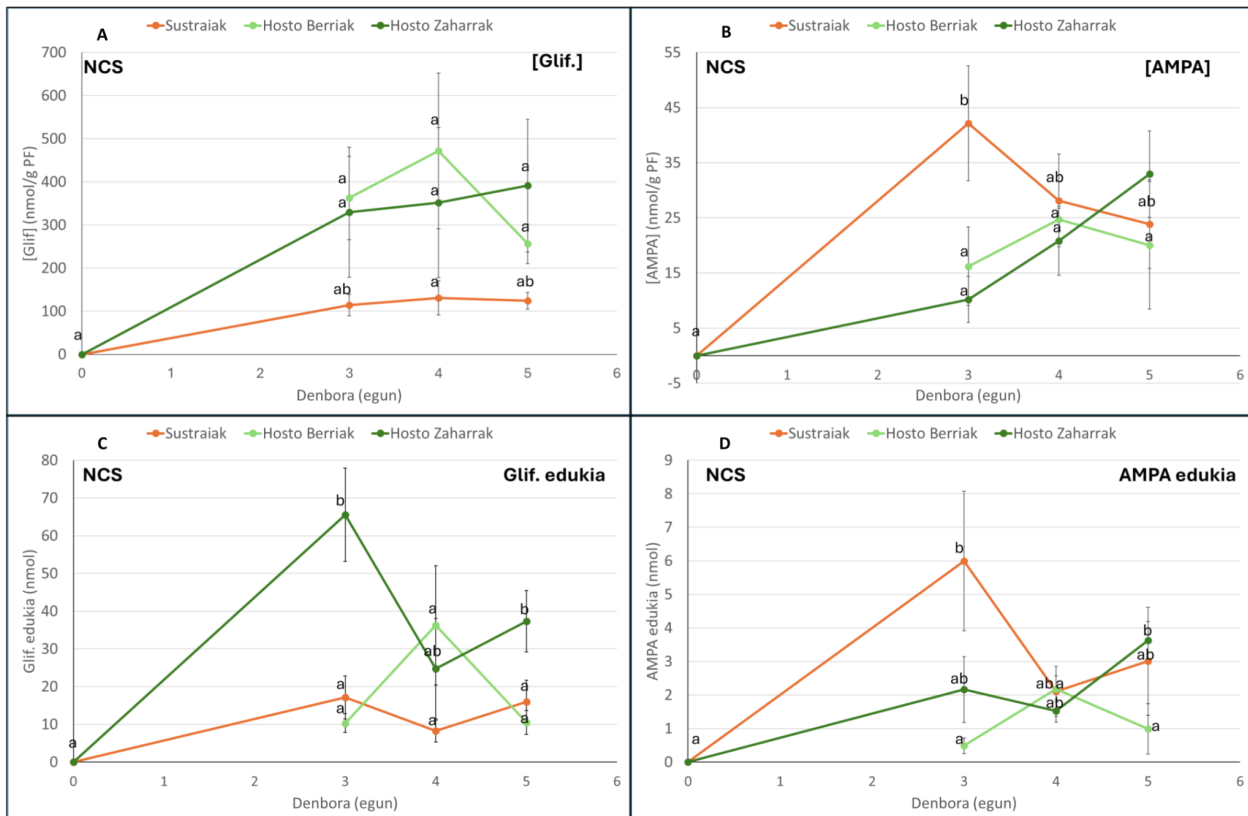
Bariantzen analisia egiteko bide bateko ANOVA egin zen eta batzbestekoen alderaketa egiteko Tukey HSD eta T3 Dunnett frogak erabili ziren, bariantzen homogeneotasun eta ez homogeneotasunaren arabera, hurrenez hurren.

3.2. Emaizak eta eztabaida

Esperimentu hidroponikoan, NCS populazio sentikorrean, glifosatoaren kontzentrazioa eta edukia areagotu zen 3. egunera arte hosto zahar eta sustraietan eta 4. egunera arte hosto berrietan, eta horren ostean maila murriztu zen (1. Irudia), landare sentikorrak glifosatoaren eraginez oso kaltetuta zeudelako. AMPA metabolitoak antzeko joera izan zuen, baina honen kasuan sustraietan gehiago topatu zen, eta honekin lotuta soluzio nutritiboan AMPA eduki altuak lortu ziren (1. Taula). Reddy *et al.* (2004) eta Gomes *et al.* (2014) lanetan adierazita dagoen bezala, metabolito hau, glifosatoaren antzera, landarearen organismoan zehar garraiatu daiteke. Sustraietan topatutako AMPA kontzentrazioa eta eduki altuak metabolitoaren garraioaren ondorio izan liteke, glifosatoa metabolito ezberdinetan degradatu daitekeelako (Reddy *et al.*, 2008). NCR populazio erresistentean, glifosato baloreak 7. egunera arte areagotu ziren, bainan, orokorrean, NCS populazioa baino baxuagoak izan ziren (2. Irudia). Nandula *et al.* (2012), Dominguez-Valenzuela *et al.* (2017) eta Kubis *et al.*-ek (2023) deskribatu zutenaren antzera, AMPA eduki altuagoak aurkitu ziren populazio erresistentean, sentikorrean baino (2. Irudia). Glifosatoaren metabolizazioa aztertzeko, AKR entzimaren jardura aztertu zen. Populazio sentikorrean, glifosatoa aplikatu ostean, AKR aktibitatea areagotu zen, aldiz, NCR populazioan AKR aktibitate-maila konstante mantendu zen. (3. Irudia). Gainera, bi populazioen kontrolak alderatzean ezberdintasunak ikusi ziren (3. Irudia), NCR-n aktibitate altuagoa izanik, eta glifosatoa degradatzeko gaitasun nabarmenagoarekin erlazionatu zen.

1.Taula. Glifosato eta AMPA kontzentrazio (nmol/mL) eta edukia (nmol) populazio sentikorreko (NCS) soluzio nutritiboan. Batazbeste $\pm$ EE (n=3-6). ANOVA, HSD Tukey edo T3 Dunnet; $p \leq 0,05$.

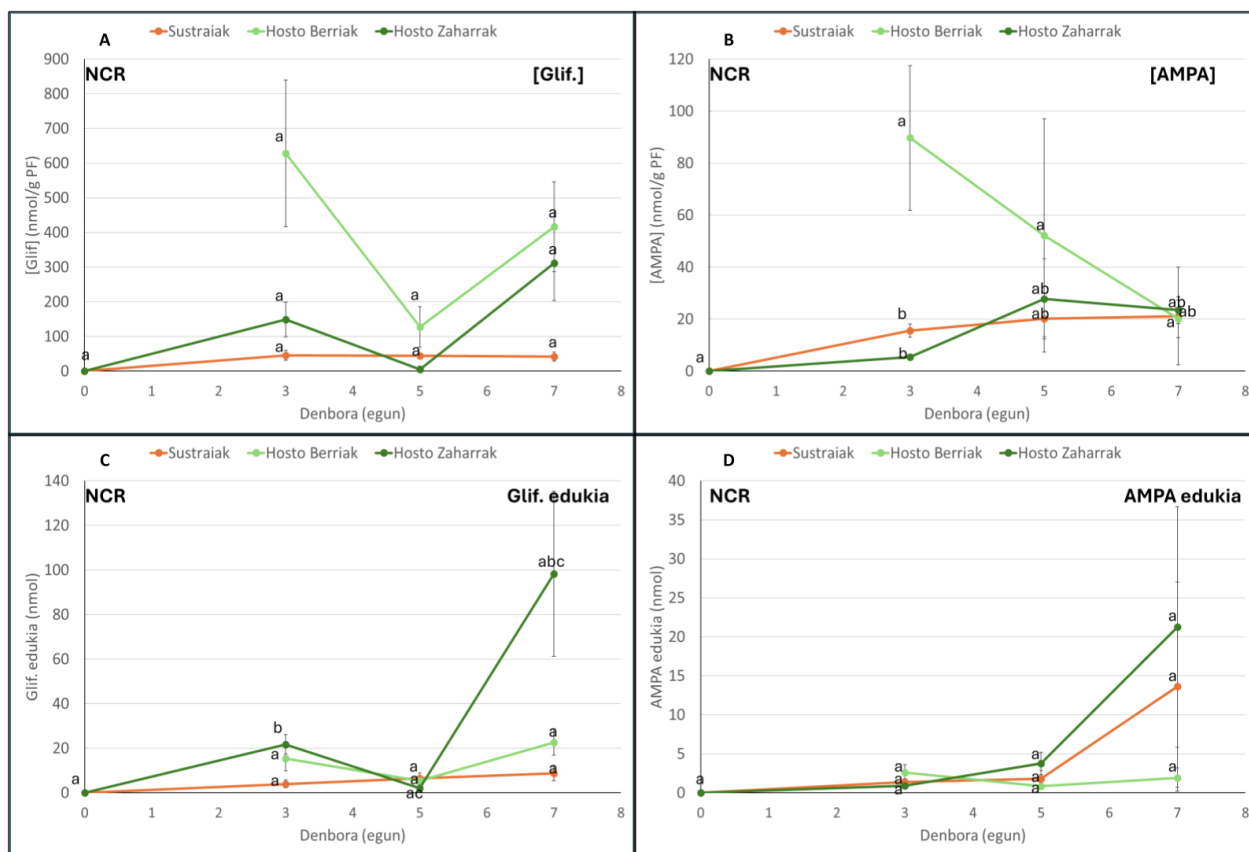
Denbora (eguna)	0	3	4	5
[Glif.]	0,00 $\pm$ 0,00	0,13 $\pm$ 0,08	0,12 $\pm$ 0,07	0,07 $\pm$ 0,07
Glif. edukia	0,00 $\pm$ 0,00	522,75 $\pm$ 335,1	462,60 $\pm$ 231,51	276,13 $\pm$ 276,13
[AMPA]	0,00 $\pm$ 0,00	0,76 $\pm$ 0,25	0,99 $\pm$ 0,5	0,29 $\pm$ 0,29
AMPA edukia	0,00 $\pm$ 0,00	2.121,94 $\pm$ 1.231,22	3.765,30 $\pm$ 1.896,45	1.125,8 $\pm$ 1.125,8



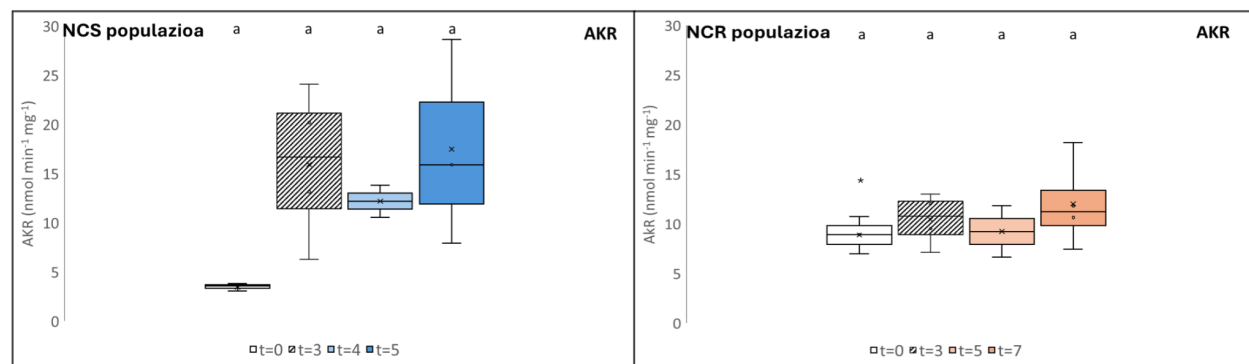
1. Irudia. *Amaranthus palmeri*-ren populazio sentikorreko (NCS) sustrai, hosto berri eta zaharretan denboran zehar neurtu den glifosato-kontzentrazioa nmol/g pisu fresko (PF) (A, goian ezkerrean), glifosato edukia organo osoan (B, goian eskuinean), AMPA kontzentrazioa nmol/g pisu fresko (PF) (C, behean ezkerrean), eta AMPA edukia organo osoan (D, behean eskuinean). Batazbeste $\pm$ EE (n=3-6). Letra desberdinek parametro bakoitzeko denbora-momentuen artean desberdintasun estatistiko esanguratsuak adierazten dituzte (ANOVA, HSD Tukey edo T3 Dunnet; $p \leq 0,05$).

2.Taula. Glifosato eta AMPA kontzentrazioa (nmol/mL) eta edukia (nmol) populazio erresistenteko (NCR) soluzio nutritiboan. Batazbeste $\pm$ EE (n=3-6). ANOVA, HSD Tukey edo T3 Dunnet; $p \leq 0,05$.

Denbora (eguna)	0	3	5	7
[Glif.]	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Glif. edukia	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
[AMPA]	0,00 $\pm$ 0,00	0,58 $\pm$ 0,22	0,73 $\pm$ 0,03	0,66 $\pm$ 0,34
AMPA edukia	0,00 $\pm$ 0,00	2.207,92 $\pm$ 865,69	2.669,97 $\pm$ 186,54	2.330,83 $\pm$ 1.213,77



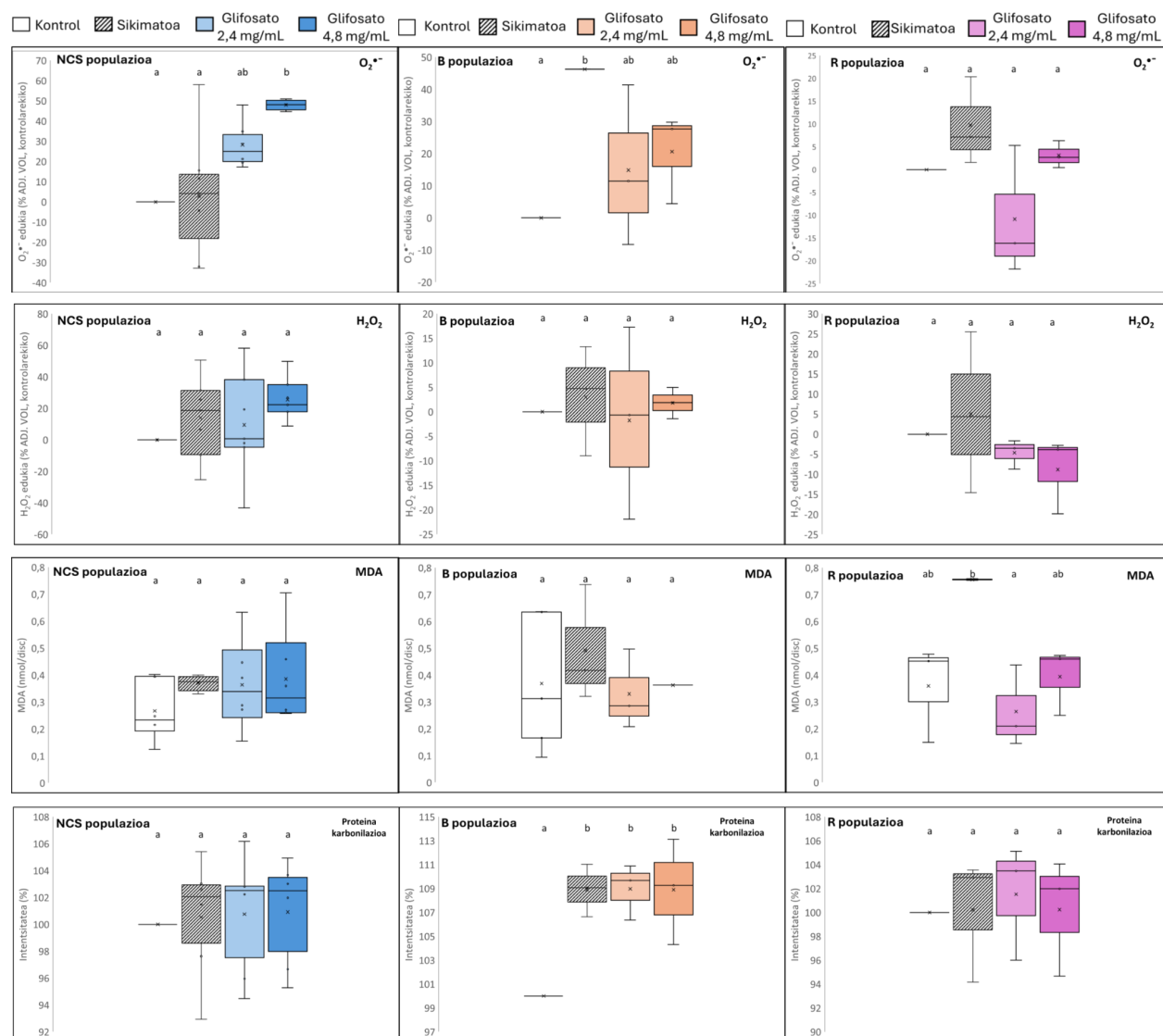
2. Irudia. *Amaranthus palmeri*-ren populazio erresistenteko (NCR) sustrai, hosto berri eta zaharretan denboran zehar neurtu den glifosato-kontzentrazioa nmol/g pisu fresko (PF) (A, goian ezkerrean), glifosato edukia organo osoan (B, goian eskuinean), AMPA kontzentrazioa nmol/g pisu fresko (PF) (C, behean ezkerrean), eta AMPA edukia organo osoan (D, behean eskuinean). Batzbestea $\pm$ EE ($n=3-6$). Letra desberdinek parametro bakoitzeko denbora-momentuen artean desberdintasun estatistiko esanguratsuak adierazten dituzte (ANOVA, HSD Tukey edo T3 Dunnett; $p \leq 0,05$).



3. Irudia. *Amaranthus palmeri*-ren bi populazioetako (NCS, sentikorra, urdinez koloreztatuta; NCR, erresistentea, laranja koloreztatuta) aldo-keto erreduktasaren (AKR) jardura. Batzbestea $\pm$ EE ($n=3-4$). Letra desberdinek parametro bakoitzeko denbora-momentuen artean desberdintasun estatistiko esanguratsuak adierazten dituzte, eta * bidez bi populazioen arteko kontrolen ($t=0$ eguna) artean ezberdintasun esanguratsuak iradokitzen da (ANOVA, HSD Tukey, T3 Dunnett; $p \leq 0,05$).

Hosto-disketako oxidazio-estresa aztertzean, NCS populazioan superoxido eta hidrogeno peroxido edukietan glifosato tratamenduetan gorakada nabaritu zen (4. Irudia), fisiologia sentikor batean bezala. PS populazioan, superoxido-maila areagotu zen (4. Irudia), sentikortasun joera erakutsirik. Glifosatoaren ondorioz superoxidoaren igoera eman zen (Meloni & Bolzón, 2021; Eceiza *et al.*, 2022), eta NCS populazio sentikorrean erradikal honen maila altuenak lortu ziren, Eceiza *et al.* (2022) lanean ageri den

bezala. Izan ere, hidrogeno peroxidoan ez ziren ezberdintasunik ikusi (4. Irudia). PR populazioari dagokionez, superoxido eta hidrogeno peroxido edukietan ez ziren ezberdintasunik antzeman (4. Irudia), bere izaera erresistentea erakutsiz. Bestalde, sikimato tratamenduak oxigeno-espezie erreaktiboen ekoizpenean zertxobait eragin zuela ikusi zen (4. Irudia). Lipidoen peroxidazioan (MDA), populazio sentikor batean, glifosatoaren ondorioz MDA edukia areagotzeko joera izan ohi da, eta NCS disketan joera hori antzeman zen (4. Irudia), Eceiza *et al.* (2022) lanean ikusi zen bezala. PR populazio erresistentean, glifosatoak ez zuen MDA edukian eraginik izan (4. Irudia), beste populazio erresistente batean ikusi zen bezala (Eceiza *et al.*, 2022). Azkenik, proteinen karbonilazioa aztertu zen. NCS populazioan, proteinen karbonilazioan gorakada bat nabaritu zen, baina emaitza adierazgarrienak PS populazioan jaso ziren, sikimato eta glifosato tratamenduek eragin berdina izan baitzuten (4. Irudia). R populazioan, aldiz, ez ziren tratamendu artean emaitza adierazgarriak ikusi (4. Irudia). Eceiza *et al.* (2022) lanaren arabera, populazio erresistentean, glifosatoak eragin oxidazio-estresak ez zuen kalte oxidatzailearik egin, lan honetan lortu ziren emaitzen antzera.



4. Irudia. NCS (erreferentziakoa sentikorra), PS (potenzial sentikorra) eta PR (potenzial erresistentean) populazioetako hosto-disketan neurtu diren superoxido ($O_2^{\bullet-}$), hidrogeno peroxido (H_2O_2), MDA edukiak, eta proteinen karbonilazioa. Letra desberdinek tratamenduen arteko desberdintasun esanguratsuak adierazten dituzte. Batazbestea $\pm$ EE ($n=3-4$). ANOVA, HSD Tukey, T3 Dunnett; $p \leq 0,05$.

4. Ondorioak

Kultibo hidroponikoan, populazioen artean alderdi bisual ezberdintasun nabarmena antzeman zen, NCS populazioa (sentikorra) kaltetua ikusi baizen, NCR ordea ez.

NCR populazioak glifosato-maila lausoagoak eta AMPA eduki altuagoak izateak populazioaren fisiologia erresistentearekin lotu zen. NCS eta NCR populazioetan, sustraietan eta soluzio nutritiboan AMPA eduki altuak topatu izana herbizidaren aurrean defendatzeko joera bezala interpretatu zen. AKR entzimaren jarduera ikertzean, landare sentikorretan aktibitatea areagotu zen glifosatoaren eraginez, baina NCR landareetan, jatorriz, kontrol landareetan, AKR aktibitatea altuagoa zen, populazio honek glifosatoa degradatzeko gaitasuna adieraziz.

Hosto-disken esperimentuan, PS populazioan glifosatoaren efektua NCS populazio sentikorran izandako efektuaren antzekoa izan zen, superoxido ekoizpena eta proteinen karbonilazio altua eraginik. Honek, PS populazioaren fisiologia sentikorra adierazi zuen. PR populazioan, superoxido, hidrogeno peroxido eta MDA edukian eta proteina karbonilazioan ez ziren ezberdintasunik topatu tratamenduen artean, populazioaren erresistentzia erakutsiz. Bere fisiologia erresistentean sakontzeko, etorkizunean superoxido dismutasa (SOD) aztertzea interesgarria izan liteke, superoxido erradikalaren degradazioan parte hartzen duelako. Oxidazio estresa ikertzean, sikimatoak glifosatoaren zenbait efektu fisiologiko antzeko eragin zituen, glifosatoaren eragin parekoa izan zuen. Beraz, PS populazioak glifosato zein sikimatoaren aurrean sentikortasuna adierazi zuen, eta PR populazioaren erresistentzia egiaztatu zen.

5. Etorkizunerako norabidea

Ikerketa-esparru honetan, belar txarren fisiologia eta erresistentzia-mekanismoak ezagutzea funtsezkoa da, nekazaritza munduan haien kudeaketa ulertzeko eta laboreen maneia optimizatzeko. Glifosatoak eta gainerako herbizidek belar txarren hazkuntza nola oztopatzen duten ezagutzea, ekintza-mekanismo berriak dituzten herbizidak garatzeko lagungarri izango da. Hauen erabilerak hautespen-presioa murrizten lagunduko du eta, ondorioz, erresistentzien garapena motelduko da. Hala ere, herbizidak oso erabilgarriak badira ere, bere erabilera masiboa ez da jasangarria eta kontrol integral batera joatea ezinbestekoa da.

6. Erreferentziak

- Cobb, A. H., & Reade, J. P. H. (2010). *Herbicides and Plant Physiology*, Second Edition. Wiley- Blackwell, Hoboken, 1-296. <https://doi.org/10.1002/9781444327793>
- Ciacka, K., Tymiński, M., Gniazdowska, A., & Krasuska, U. (2020). Carbonylation of proteins-an element of plant ageing. *Planta*, 252(1), 12. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03414-1>
- Demidchik, V. (2015). Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology, *Environmental and Experimental Botany*, Volume 109, 212-228. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021>.
- Dominguez-Valenzuela, J. A., Gharekhloo, J., Fernández-Moreno, P. T., Cruz-Hipolito, H. E., Alcántara-de la Cruz, R., Sánchez-González, E., & De Prado, R. (2017). First confirmation and characterization of target and non-target site resistance to glyphosate in Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) from Mexico. *Plant physiology and biochemistry : PPB*, 115, 212–218. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.03.022>
- Duke, S. O., & Powles, S. B. (2008). Glyphosate: a once-in-a-century herbicide. *Pest Management Science*, 64(4), 319–325. <https://doi.org/10.1002/ps.1518>
- Eceiza, M. V., Gil-Monreal, M., Barco-Antoñanzas, M., Zabalza, A., & Royuela, M. (2022). The moderate oxidative stress induced by glyphosate is not detected in *Amaranthus palmeri* plants overexpressing EPSPS. *Journal of Plant Physiology*, 274(May), 153720. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153720>
- Gomes, M. P., Smedbol, E., Chalifour, A., Hénault-Ethier, L., Labrecque, M., Lepage, L., Lucotte, M., & Juneau, P. (2014). Alteration of plant physiology by glyphosate and its by-product aminomethylphosphonic acid: an overview. *Journal of Experimental Botany*, 65(17), 4691–4703. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru269>

- Heap, I. (2025). The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Online. Internet. <http://www.weedscience.com/Home.aspx>
- Heap, I., & Duke, S. O. (2018). Overview of glyphosate-resistant weeds worldwide. *Pest Management Science*, 74(5), 1040–1049. <https://doi.org/10.1002/ps.4760>
- Iturbe-Ormaetxe, I., Escuredo, P. R., Arrese-Igor, C., & Becana, M. (1998). Oxidative Damage in Pea Plants Exposed to Water Deficit or Paraquat. *Plant Physiology*, 116(1), 173–181.
- Jugulam, M., & Shyam, C. (2019). Non-Target-Site Resistance to Herbicides: Recent Developments. *Plants (Basel, Switzerland)*, 8(10), 417. <https://doi.org/10.3390/plants8100417>
- Kubis, G.C.; Marques, R.Z.; Kitamura, R.S.A.; Barroso, A.A.M.; Juneau, P.; Gomes, M.P. (2023). Antioxidant Enzyme and Cytochrome P450 Activities Are Involved in Horseweed (*Conyza Sumatrensis*) Resistance to Glyphosate. *Stresses*, 3, 47-57. <https://doi.org/10.3390/stresses3010005>
- Matzrafi, M., Shaar-Moshe, L., Rubin, B., & Peleg, Z. (2017). Unraveling the Transcriptional Basis of Temperature-Dependent Pinoxaden Resistance in *Brachypodium hybridum*. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1064. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01064>
- Meloni, D. & Bolzón, G. (2021). Hydrogen peroxide, superoxide, lipid peroxidation and membrane damage in leaves of the tree *Prosopis nigra* (Fabaceae) under simulated glyphosate drift. *UNED Research Journal*. 13. e3170. 10.22458/urj.v13i1.3170.
- Nandula, V. K., Reddy, K. N., Koger, C. H., Poston, D. H., Rimando, A. M., Duke, S. O., ... Ribeiro, D. N. (2012). Multiple Resistance to Glyphosate and Pyriproxyfen in Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*) from Mississippi and Response to Flumiclorac. *Weed Science*, 60(2), 179–188. doi:10.1614/WS-D-11-00157.1
- Reddy, K. N., Rimando, A. M., & Duke, S. O. (2004). Aminomethylphosphonic acid, a metabolite of glyphosate, causes injury in glyphosate-treated, glyphosate-resistant soybean. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(16), 5139–5143. <https://doi.org/10.1021/jf049605>
- Reddy, K. N., Rimando, A. M., Duke, S. O., & Nandula, V. K. (2008). Aminomethylphosphonic acid accumulation in plant species treated with glyphosate. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(6), 2125–2130. <https://doi.org/10.1021/jf072954f>
- Steinrücken, H.C. and Amrhein, N. (1980) The Herbicide Glyphosate Is a Potent Inhibitor of 5-Enolpyruvylshikimate Acid-3-Phosphate Synthase. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 94, 1207-1212. [https://doi.org/10.1016/0006-291X\(80\)90547-1](https://doi.org/10.1016/0006-291X(80)90547-1)
- Szekacs, A., & Darvas, B. (2012). Forty Years with Glyphosate. *Herbicides-Properties, Synthesis and Control of Weeds*, ISBN: 978-953-307-803-8. DOI: 10.5772/32491
- Terrón-Camero, L.C., Molina-Moya, E., Sanz-Fernández, M., Sandalio, L.M., Romero-Puertas, M.C. (2018). Detection of Reactive Oxygen and Nitrogen Species (ROS/RNS) During Hypersensitive Cell Death. In: De Gara, L., Locato, V. (eds) *Plant Programmed Cell Death. Methods in Molecular Biology*, vol 1743. Humana Press, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7668-3_9
- Tola, A. J., & Missihoun, T. D. (2023). Iron Availability Influences Protein Carbonylation in *Arabidopsis thaliana* Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(11), 9732. <https://doi.org/10.3390/ijms24119732>
- Traxler, C., Gaines, T. A., Küpper, A., Luemmen, P., & Dayan, F. E. (2023). The nexus between reactive oxygen species and the mechanism of action of herbicides. *The Journal of Biological Chemistry*, 299(11), 105267. <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2023.105267>
- Vélez-Gavilán, J. (2019). *Amaranthus palmeri* (Palmer amaranth). *Invasive Species Compendium (CABI)*. <https://doi.org/10.1079/ISC.4649.20203482869>
- Zhou, F. Y., Han, H., Han, Y. J., Nyporko, A., Yu, Q., Beckie, H. J., & Powles, S. B. (2022). Aldo-keto reductase may contribute to glyphosate resistance in *Lolium rigidum*. *Pest Management Science*, 79(4), 1528–1537. <https://doi.org/10.1002/ps.7325>

7. Eskerrak eta oharrak

- Artikulu hau Master Amaierako Lan baten laburpen bat da.
- Lan hau gauzatzean lagundu duten guztiei izugarri eskertzen zaie: Mikel, Gustavo, Miriam, Clara, eta laborategiko beste kideei ere bai.
- Masterreko lana egin bitartean bi laguntza ekonomiko jaso ziren: UPNAk eskainitako Master Amaierako Lanerako ikerkuntza-hastapenerako beka, eta UPNAk eskainitako kolaborazio-beka