



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

Astiro bizi eta zahar hil: *Ramonda myconi* landarearen hostoen fisiologiaren garapen-aldaketak

*Ane Kortabarria-Perez,
Usue Pérez-López eta
José Ignacio García-Plazaola*

77-84 or.
<https://dx.doi.org/10.26876/ikergazte.vi.05.09>

ANTOLATZAILEA



BABESLEAK



EUSKO JAURLARITZA
GOBIERNO VASCO



LAGUNTZAILEAK



Astiro bizi eta zahar hil: *Ramonda myconi* landarearen hostoen fisiologiaren garapen-aldaketak

Ane Kortabarria-Perez¹, Usue Pérez-López¹, José Ignacio García-Plazaola¹

¹Euskal Herriko Unibertsitatea (EHU)

ane.kortabarria@ehu.eus

Laburpena

Ramonda myconi (L.) Iberiar Penintsulako landare endemikoa da, erabateko ihartzetik zein izoztetik bizirik irauteko ahalmen aparta duena. Haren bizitza luzea izan arren, *R. myconi*-ren hostoen bizitzaren iraupen espezifikoa eta haren bizitzan zehar askotan jasan behar izaten dituen ihartzeei aurre egiteko mekanismoak ezezagunak dira. Ikerketa honetan, frogatu da *R. myconi*-k asimilazio-tasa txikia duela urtean zehar, eta hostoak zahartu ahala, estresei aurre egiteko gaitasuna handitu egiten dela. Ondorioz, hosto zaharrak toleranteagoak dira ingurune estresarekiko. Oro har, hostoen bizitza luzeari eta adin desberdinak dituzten hostoetan dauden desberdintasun fisiologikoei esker, landarea arrakastaz hazten da ingurune oldarkorretan, eta gai da ihartzeari eta izozteari aurre egiteko.

Hitz gakoak: berpizte-landarea · fotosintesia · ihartzea · hostoen zahartzea · izoztea · *Ramonda myconi*

Abstract

The resurrection plant Ramonda myconi, endemic to the Iberian Peninsula, has an extraordinary ability to survive desiccation and freezing. Despite its long lifespan, the specific duration of life of R. myconi leaves and their mechanisms to withstand desiccation multiple times throughout their life are uncertain. This study has shown that R. myconi maintains a low assimilation rate during the year, and as the leaves get older, the ability to cope with stress increases. As a result, senescent leaves are more tolerant to environmental stresses. Overall, the long lifespan of the leaves and the physiological differences in leaf age allow the plant to successfully grow in a hostile environment while being able to cope with both desiccation and freezing conditions.

Keywords: desiccation · freezing · leaf ageing · photosynthesis · Ramonda myconi · resurrection plant

1. Sarrera eta motibazioa

XXI. mendean zehar, gizakiak eragindako klima-aldaketak muturreko fenomenoaren probabilitatea handitu du, esaterako, hamar urteko lehorteak, ohikoagoak eta larriagoak bihurtu baitira. Gainera, tenperaturarekin lotutako klima-eragileetan aldaketak gertatu dira, muturreko beroaldi zein hotzaldietan, esaterako, eta joera hori berotze globala handitu ahala indartu egingo da (Arias et al., 2023). Muturreko tenperaturek zuzenean eta aldi berean eragin diezaiekete fotosintesiari eta arnasketari (Frank et al., 2015), nahiz eta eragina desberdina izan espezieen eta ekosistemen artean (Larcher, 2003). Badira zenbait landare erabat ihartu edo izoztu arren bizirik irauteko gai direnak. Horiei “berpizte-landare” esaten zaie, eta hainbat taldetako 300 espezie inguru sartzen dira multzo horretan (Liu et al., 2019). Geografikoki, espezie horiek planeta osoan zehar banatuta daude, eta hego hemisferioan nahiz ipar hemisferioan aurki daitezke, baina Afrika, Amerika eta Australiako eskualde tropikal eta subtropikal idorretan nagusitzen dira (Tebele et al., 2021). European berpizte-landare espezie gutxi batzuk badira, guztiak Gesneriaceae familiakoak (Djilianov et al., 2016).

Gesneriaceae Lamiales leinuko familia pantropikal bat da eta landare-belarkara iraunkorrak, zuhaixkak eta zuhaitz txikiak barne hartzen ditu (Möller et al., 2013). Gesneriaceae familiako bost espezie daude European. Banaketa-eremua txikia izan arren, zenbait zonek glaziar-zikloetan (Pleistozenoan) Europako gesneriazeoentzako babesleku glaziar gisa jardun zezaketen, eta, ondorioz, landare espezieen desagertzea saihestu (Dubreuil et al., 2008). European bizi diren espezieak arroilen iparraldeko hegaletan eta harkaitzetako haitzarteetan bizi dira, inguruko zuhaitzen babesean (Rakić et al., 2017).

Iberiar Penintsulako espezie endemiko bakarra *Ramonda myconi* da (Kuzmanovique et al., 2014). Pirinioen iparraldeko mendi-hegaletan dauden amildegi itzaltsuetan bizi den landare iraunkorra da, baita Kataluniako erdialdean eta mendebaldean dauden kareharritzko beste mendigune batzuetan ere (Xabier Pico et al., 2002). Espezie horrek, ihartzean bizirik irauteko

aparteko gaitasuna du. Ihartze-tolerantziari esker, landareok ur edukiaren % 90a gal dezakete, hostoei eta sustraiei kalte iraunkorrik egin gabe (Gechev et al., 2012). Funtzio metabolikoak berehala berreskura ditzakete berriro ureztatu ondoren, batzuetan 24 ordu baino gutxiagotan (Veljovic-Jovanovic et al., 2006). Hori dela eta, berpizte-espezieak foku ezin hobea bihurtu dira landareek deshidratazioarekiko duten tolerantzia ikertzeko, eta etorkizun batean nekazaritzako laboreetan ihartzearekiko erresistentzia hobetzeko aukera eskaintzeko (Farrant eta Moore, 2011). Bereizi egin behar dira ihartze-tolerantzia eta lehortearekiko tolerantzia. Lehenak landarea bera lehortu arren bizirik mantentzen dela esan nahi du; bigarrenak, aldiz, landareak ingurunearen lehortearen bizitzeko gaitasuna duela, adibidez, hostoetan ura metatuz. Ihartze-tolerantzia hazkunde moteleko landare txikietan aurkitu da batez ere (Alpert, 2006), eta horrek ideia honetara garamatza: landarearen hazkunde motelak eta haren tamaina txikiak aukera ematen dio bere prozesu metabolikoen gaineko kontrol hobea izateko, bestelako landareekin alderatuta (Asami et al., 2018). Ihartzeak negatiboki eragiten du landarean, esate baterako, zelula-mailako deshidratazioak proteinen desnaturalizazioa eta agregazioa eragiten du, eta mintz-lipidoen egitura aldatzen du, eta estres osmotikoa eragin (Farrant et al., 2021). Gainera, ihartzeak oxigeno espezie erreaktiboen (OEE) gehiegizko metaketa eragiten du, hala nola anioi superoxido erradikala ($O_2^{\cdot-}$), hidrogeno peroxidoa (H_2O_2) eta hidroxilo erradikala ($HO^{\cdot}$), oso toxikoak direnak. Mekanismoak dagokienez, ihartzeak areagotu egiten du babes antioxidatzailean inplikaturako entzima-jarduerak (Jovanovic et al., 2011). Gainera, berpizte-espezieetan fotosintesia murrizteak ihartzean OEEen sorrera murrizten laguntzen du (Vidovic et al., 2022). Bestalde, erradiazioaren xurgapena murrizteko hostoak tolestea, edo antioxidatzaileak, antozianinak eta beste konposatu fenoliko batzuk biltegitratzea bezalako estrategia babesleak oxidazio-estresa murrizten dute (Farrant eta Moore, 2011). Hala ere, angiospermoen berpizte-landareetan ihartze-tolerantziari lotutako erantzun eta mekanismo horiek aldatu daitezke, batzuk orokorrak izanik, eta beste batzuk, berriz, espezie jakin batzuenak (Mitra et al., 2013).

Europako berpizte-landareetako bi, horietako bat *Ramonda myconi*, ihartze-tolerantzia gain, izozte-tolerante espezieetat ere hartzen dira, neguan zeroz azpiko tenperaturak biziraun baitituzkete (Fernandez-Marín et al., 2018), eta tolerante bikoitzeko espezie bihurtu. Deshidratazioak zelula barruan izotzeko kristal eraketa ekiditen duenez, izozte- eta ihartze-tolerantzia gurutzatuak zentzua du. Bi estresak antzeko ondorio fisiologikoak dituzte zelula-mailan, izozteak deshidratazio zelularra eragin ohi baitu zelulen artean izotz-kristalak sortzen hastean (Verhoeven et al., 2018). Horren ondorioz, zelulek ur edukiaren % 10 baino gutxiago izan dezakete (Wolfe eta Bryant, 1999). Horregatik, landareek deshidratazioarekin eta, zehazki izoztearekin, lotuta dauden erronkei aurre egin beharko diete eta, ondorioz, ihartzeak eta izozteak antzeko defentsa-premia fisiologikoak dituzte (Verhoeven et al., 2018).

Bestalde, *Ramonda myconi* iraupen luzeko landare-belarkara izanik (Xabier Pico eta Riba, 2002), haren bizitza luzea organismoaren biziraupenean oinarritzen da, eta hori ere populazioak denboran irautea ahalbidetzen duten mekanismoen mende dago, bizitzan zehar hainbat aldiz ihartuz eta suspertuz. Dubreuil et al. (2008)-en arabera, *R. myconi*-ren biziraupen zehatza ez da ezagutzen, baina tamaina ertaineko landare bat 200-250 urte bizi dela kalkulatu da. Hala ere, oraindik ez dago ikerketa nahikorik *R. myconi*-ren hostoak zenbat denbora bizi diren zehazteko. Bestalde, badakigu hostoen gaitasun fotosintetikoak nabarmen gutxitzen dela zahartu ahala eta, beraz, hostoen adina ikerketetan kontuan hartu beharreko faktore garrantzitsua da (Gay eta Thomas, 1995).

2. Arloko egoera eta ikerketaren helburuak

Orain arte, ez da ia ikerketarik egin bi estresetan, ihartzean eta izoztean, berpizte-landareetan, zehazki *R. myconi*-n. Gainera, ingurune naturalean berpizte-landareentzat egindako fotosintesiaren neurketak falta dira (Fernández-Marín et al., 2020). Halaber, *R. myconi*-ren bizitzaren iraupen zehatza ez da ziurra (Xabier Pico eta Riba, 2002). Horregatik, urtean zehar *Ramonda myconi*-ren populazio naturaletan landa-ikerketa bat egin zen.

Hasteko, ihartze- eta izozte-tolerantzia hostoak zahartu ahala aldatzen ote den ikusi nahi da. Bigarrenik, ikusi nahi da hostoen gaitasun fotosintetikoak nola aldatzen den hostoen adinarekin.

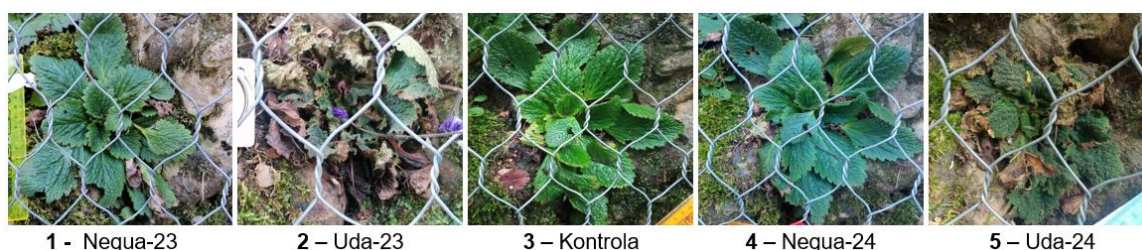
3. Ikerketaren muina

3.1 Materialak eta metodoak

Landare espeziea eta laginketa eremua

Aztertutako espeziea, *Ramonda myconi*, landare-belarkara eta iraunkorra da eta Iberiar Penintsulako ipar-ekialdean aurkitu daiteke, non espezie honen habitat naturala dagoen, hala nola, malda menditsuak, arroilak eta haitzarteak. Klima ozeanikoa (uda leunak) da, eta hezetasun handia eta negu hotzak ditu ezaugarritzat. Urteko batez besteko tenperatura 12,76 °C-koa da, eta hilabeteko batez besteko prezipitazioa 63,83 mm-koa da (2018-2023, Santa Cilia de Jacako estazio meteorologikoa, Sistema de Información Agroclimática para el Regadío (SiAR)). El Real Monasterio de San Juan de la Peñan (42°30'I, 0°40'M, 1.100 m-ko altitudea) egin zen landa-lana, Santa Cruz de la Serosetik gertu (Jaca, Aragoi). Landa-neurketak urtean zehar egin ziren: 2023ko negua, 2023ko uda, 2023ko urria (kontrola), 2024ko negua eta 2024ko uda. 2023ko urria kontrol gisa kontsideratu zen udaren eta neguaren arteko hilabetea delako eta ondoren ikusi zelako eguraldiaren ondorioz estres maila bere intentsitate baxuenean zegoela.

1. irudia. *Ramonda myconi* indibiduo baten jarraipena habitat naturalean.



Laginei dagokienez, banakoak ausaz aukeratu ziren. Horretaz gain, ikerketa honen puntu nagusia hostoen adinaren arteko aldeak ikustea denez, hiru hosto mota hautatu ziren: gaztea, heldua eta zaharra. Hori hostoen itxuran oinarritzen da: hosto gazteak erroseta batean aurki daitezkeen hostorik txikienak dira; hosto helduak hosto berde handiak dira; eta hosto zaharrak normalean errosetaren ertzean kokatzen direnak eta haien puntetan kolore marroixka dutenak.

Landarearen fenologia

Fotografia digitala erabiliz aztertu zen. Landareei (n = 30 banako) argazkia atera zitzairen urteko progresioa ikusteko. Gainera, irudi horiek ImageJ softwarearen bidez analizatu ziren (Abrámoff et al., 2004) aldaketa morfologikoak behatzeko, besteak beste, hostoen azalera, hostoen hazkundera, landarearen hazkundera eta pezioloen luzera. Markatutako banakoen jarraipenak bermatzen du hainbat gertaera jasotzea, hala nola urte bakar batean hainbat aldiz gerta daitezkeen hosto berrien jaiotza (Elmendorf et al., 2016).

Fotosintesiaren neurketa

Fotosintesiaren analisisa gas infragorrien analizatzaile batekin egin zen, Multiphase FlashTM Fluorimetroarekin (LI-6800F, LI-COR Inc., Lincoln, NB, AEB) hain zuzen ere. Aztertutako espezieak morfologia bereizgarria duenez, soilik hosto helduak eta zaharrak ziren egokiak fotosintesiaren neurketarako, eta bakoitzetik sei erreplika egin ziren.

Ihartzearekiko eta izoztearekiko tolerantzia

Ramonda myconi-ren hostoetako ihartze-tolerantzia ebaluatzeko, “Falcon Test” (López-Pozo et al. 2019) burutu zen. Analisi hori laginak hezetasun erlatibo (EH) desberdinetan (HE: % 80, % 50, % 5) jartzean oinarritzen da. Izoztearekiko tolerantzia ebaluatzeko, aldiz, Arzac et al. (2024) artikulua jarraituz egin zen. Hemen ere, tratamendu desberdinen pean jarri ziren laginak, kasu honetan, hiru tenperaturatan (-6°C, -12°C eta -18°C). Horrela, bi analisisetako tolerantzia maila determinatzeko, tratamenduen aurretik eta ondoren, fotosintesiaren eraginkortasunaren identifikatzaile bat (Fv/Fm) neurtu zen Plant Stress Kit fluorimetroa (Opti-Sciences, Hudson NH, USA) erabiliz.

Analisi estatistikoa

Faktore bakarreko ANOVA erabili zen urtaro bakoitzean adinen arteko aldeak aztertzeko. “Adina” eta “Urtaroa” konbinazioa faktoretzat hartu zen, eta Tukey post-hoc erabili zen

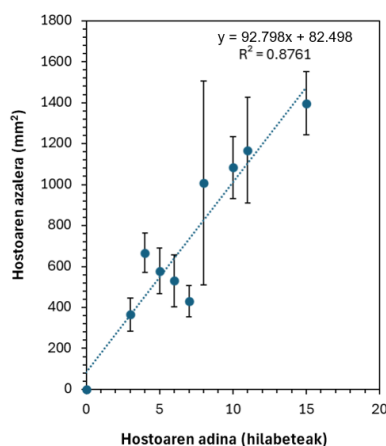
tratamenduen arteko desberdintasunak antzemateko. $P < 0,05$ esangarritzat jotzen zen. Analisi horiek IBM SPSS Statistics v.28-rekin egin ziren.

3.2 Emaitzak

Landarearen *in situ* hazkundera

Ikerketa honetan argazkien denbora-serie bat jaso zen. Guztira 150 argazki atera ziren 2023ko negutik 2024ko udara bitartean. 2. irudiak hostoaren adinaren eta hostoaren azaleraren arteko erlazioa erakusten du, hau da, hostoaren azaleraren hasierako balioa ezagututa, hilabete batean zenbat haziko den jakitea ahalbideratzen du. $R^2 = 0,8761$ balioak joera positibo bat erakusten du; gero eta hosto azalera handiagoa, orduan eta zaharragoa izango da hostoa. Honen arabera, tamaina ertaineko landare baten hosto zahar batek izan dezakeen azalera maximoa estimatu da (Hosto azalera_{max} = 1.500-2.000 mm²) eta, horrela, irudian lortutako formula aplikatuz estimatzen da tamaina ertaineko landare baten hosto baten gutxieneko biziraupen potentziala 15-20 hilabetekoa dela.

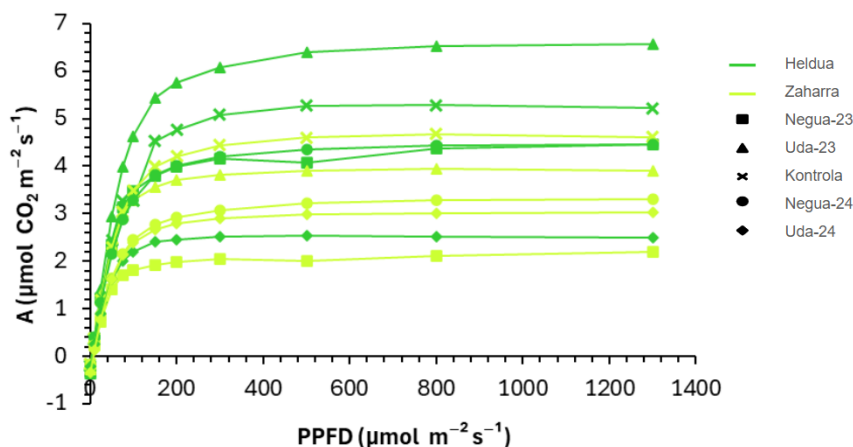
2. irudia. *R. myconi*-ren hostoaren azaleraren erregresio lineala hostoaren adinarekiko. R^2 doitua eta bere ekuazioa erakusten dira. Datuek batez bestekoak $\pm$ errore estandarrak adierazten dituzte.



Fotosintesiaren neurketa

Hosto helduetan hosto zaharretan baino fotosintesi-tasa handiagoa ikusi zen (3. irudia). Hilabete berean adin batetik besterako fotosintesi-tasaren alderik handiena 2023ko udan ikusi zen, eta alderik txikiena, berriz, 2024ko udan. Irudian ikusi daitekeen bezala, gas trukean adinak eragin handiagoa du urtaroak baino.

3. irudia. *R. myconi*-ren hostoaren adinak (heldua, zaharra) eta urtaroak (negua-23, uda-23, kontrola, negua-24, uda-24) CO₂ asimilazio-tasan duten eragina, argi intentsitatea handitzen doan heinean (PPFD). 6 errepliken batez bestekoa balio adierazten da, eta errore barrak alde batera utzi ziren argitasunagatik.



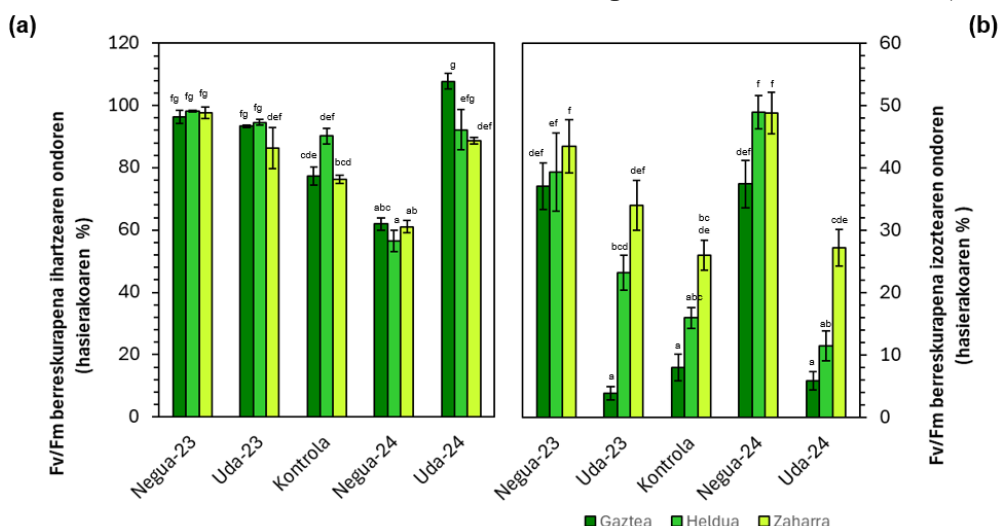
Ihartzearekiko eta izoztearekiko tolerantzia

Ihartzearekiko tolerantzia adierazten duten emaitzek (4. (a) irudia) erakutsi zuten *R. myconi*, berpizte-landareztat hartzen dena, gai dela fotosintesiaren eraginkortasunaren balioak

hasierakoaren % 51 berreskuratzeko ihartze tratamenduaren ondoren. Fotosintesiaren eraginkortasunaren berreskurapenaren balio maximoa 2024ko udako hosto gazteetan aurkitu zen, % 100 ($\pm 2,45$) baino gehiago berreskuratuta. Urtaroko aldaketek eragin nabarmena izan zuten *R. myconi* espeziearen ihartze-tolerantzia habitat naturalean, hau da, ihartze ondorengo fotosintesiaren eraginkortasuna berreskuratzeko gaitasunean, ingurumen-aldaketek eragina izan zuten. 2024ko neguko fotosintesiaren eraginkortasunaren berreskurapenak esangarriki balio baxuagoak ($p < 0,05$) erakutsi zituen gainerako hilabeteekin alderatuta, kontroleko hosto gazte eta zaharrek izan ezik. Periodo hezeetan (ingurunearen HE: % 80) (Negua-24), espezieak ihartzearekiko erresistentzia gutxiago erakutsi zuen periodo lehorretan baino (hezetasun erlatiboa: % 60-70). Oro har, ihartze-tolerantziak ez zuen alde nabarmenik izan hosto adin moten artean, salbuespen batekin: 2024ko udako hosto gazteek hilabete bereko hosto zaharrek baino fotosintesiaren eraginkortasunaren berreskurapen balio handiagoak erakutsi zituzten.

Izoztearekiko tolerantzia determinatzeko emaitzei dagokienez, ikusi daiteke tenperaturak zeroz azpitik iristen direnean (neguan), fotosintesiaren eraginkortasunaren berreskurapenaren balio minimoa % 37koa izan zela, gainerako hilabeteetan baino askoz handiagoa. Oro har, hosto zaharrek ahalmen handiagoa erakutsi zuten izozte tratamendutik errekupeatzeko, hosto gazteen ahalmena baino nabarmen handiagoak baitziren kontrolean ($p < 0,005$) eta 2024ko udan ($p < 0,001$).

4. irudia. *R. myconi*-ren hostoen adinak (gaztea, heldua, zaharra) eta urtaroak (negua-23, uda-23, kontrola, negua-24, uda-24) fotosintesiaren eraginkortasunaren berreskurapenean ihartzearen ondoren (a) eta izoztearen ondoren (b). Datuek batez bestekoak $\pm$ errore estandarrek adierazten dituzte. Hizki ezberdinek hostoen adinen eta hilabeteen arteko alde esanguratsuak adierazten dituzte ($P < 0,05$).



3.3 Eztabaida

Ikerketa hau, hostoen zahartzearen eta estresekiko tolerantziaren arteko elkarrekintzan sakontzen da, *Ramonda myconi* mendiko berpizte-landare paleotropikalari Pirinioetan haren habitat naturalean nagusi diren estres baldintzetara egokitzeko (ihartzea eta izoztea). Gainera, hostoen biziraupen potentziala ikertu eta estimatu da.

Biziraupena bizitzaren historiaren funtsezko elementua da, landare-belarkarentzat maiz ezezaguna dena. Organismo baten bizitzan hainbat faktorek dute eragina, hala nola, inguruneak, espezieak dituen ezaugarri espezifikoek eta ezaugarri horiek landarea zahartu ahala eboluzionatzen duten moduak (Ehrlén & Lehtilä, 2002). *Ramonda myconi* iraupen luzeko belarkaratzat hartzen da, *Borderea pirenaica* moduan (zeina 250 urte arte bizi daitekeen) (Morales et al., 2013) edo *Saxifraga longifolia* bezala (4-6 urte bizi dena) (Munné-Bosch et al., 2016). *Ramonda myconi* habitat babestu eta harritsuetan bizirik iraun du era tertziariorik (Dubreuil et al., 2008). Gainera, espezie honek, baita Europako beste Gesneriaceae espezie batzuek ere, iraganeko klima tropikalean dutenak jatorria eta Hego Europako mendikateetan (Pirinioak eta Balkanak) biziraun dutenak, klima ozeanikoa bizi dute, uda leun baina lehorrekin, eta neguan zeroz azpiko tenperaturako periodo luzeekin. Klima aldakorren espektro honetan, landareek hainbat

ihartze/errehidratazio ziklo jasaten dituzte urtero, banakoen eta, hortaz, espeziearen biziraupena bermatuko duten mekanismoak garatzera daramatena. Hala ere, bizirauteko gaitasun indibiduala hostoen arabera da. Espezie bateko hostoen garapen-fase ezberdinek (gaztea, heldua eta zaharra) desberdintasun fisiologiko eta metabolikoak dituzte. Horien eginkizun funtzionalari buruzko ezagutza falta dagoenez, funtsezkoa da hosto adin ezberdinen arteko desberdintasunak aztertzea.

Ikerketa honetan lortutako emaitzei esker, hostoen benetako adina estimatu ahal izan da. Hostoen biziraupena dela eta, ondorioztatu da hostoek askotariko lehorte eta izozte zikloak jasan behar dituztela bizitzan zehar. Formula hori etorkizuneko aurreikuspenetarako eredu gisa erabil daiteke, hosto baten adina eta noiz hilko den espero den jakiteko. Hala ere, hosto baten biziraupen potentziala ikerketa honen aldia baino luzeagoa denez, ezin izan da zuzenean lortu hostoen bizitzaren kronologia osoa.

Bi estresek, ur faltak eta izozteak, ehunak ihartzea, eta antzeko erantzun fisiologikoak aktibatzea eragiten dute. Aldaketa morfologiko nabarmenak alde batera utzita, urtaroko aklimatazio fisiologikoak agertzen dira. Errehidratazioaren ondorengo fotosintesiaren eraginkortasunaren berreskuratze azkar eta ia erabatekoak argi eta garbi adierazten du bigarren fotosisteman ez zela kalte fotokimiko edo termiko nabarmenik izan ihartzean zehar. Nahiz eta adinen arteko fotosintesiaren eraginkortasunaren balioetan ez zen ikusi ezberdintasun handirik ihartzearen ondoren, izoztearen ondoren, aldiz, desberdintasun handiak hauteman ziren (4. irudia). Izoztearekiko tolerantzia duten landareek tolerantzia hori garatu dezakete tenperatura baxuen eraginpean egoteagatik, eta horrek doikuntza metabolikoak eta zelularrak eragin ditzake (Kosová et al., 2007). Xin eta Browse (2000)-ren arabera, klima epeletan udazken amaieran edo negu hasieran izaten diren tenperaturen jaitsierarekin hasten da aklimatazioa. Ikerketa honetan argi ikus daiteke *R. myconi* espeziean urtaroko aklimatazioa. Neguan hotzari epe laburrean azkar aklimatatzeak hostoek hasierako eraginkortasun fotokimikoaren ia % 50 berreskuratu ahal izatea ahalbidertzen du. Hala ere, urte osoan zehar, badirudi hosto zaharrek adinaren abantaila dutela beren bizitzaren aurreko faseetan lortutako adaptazioaren ondorioz, hasierako fotosintesiaren eraginkortasunaren % 30-35 berreskuratuta (4. irudia). Oro har, izoztearekiko tolerantzia urtaroko aklimatazioaren menpekoa da batez ere, eta neurri txikiagoan hostoen adinaren arabera.

Hazkunde-erritmo geldoa duten berpizte-landareek, beraien habitat naturaletan duten argi gutxi eta neurrizko ihartzeak direla eta, errendimendu txikia izaten dute urteko. Horrela, karbono irabazia maximizatzeke argi gutxiako konpentsazio-puntua oso baxua da (3. irudia), itzalpeko inguruneetan bizitzeko egokia dela adieraziz. Gainera, argi-kurben hasierako maldek adierazten dute, oro har, hosto zaharrek hobeto egokitzen direla argi gutxiako baldintzetara hosto helduak baino. Beste arrazoi bat da hosto horien adina kontuan hartuta, ez direla helduak bezain aktiboak, fotosintesi-gaitasuna galdu dutelako (3. irudia).

Aurkikuntza horiek kontuan hartuta, *Ramonda myconi*-k aurrera egitea lortu zuen Europako eskualde menditsuetan, klima gero eta hotzagoa eta lehorragoa baitzen. Hostoen iraupen luzeak eta hostoen adinaren diferentziek aukera ematen dute landarea egokitzeko, bai ihartze eta izozte egoerei aurre egiteko. Izan ere, estres egoera batean landareak ez ditu hostoak galtzen urtean gutxienez lau aldiz hosto berriak ekoiztea ez delako errentagarria. Bizitzan gertatzen den bezala, badirudi landare honetan ere gazteek esperientziatik ikasten dutela aurrera egin eta bizirauteko.

4. Ondorioak

Laburbilduz, frogatu da *Ramonda myconi*-ren adin ezberdinetako hostoak, tolerantzia bikoitza izanik, desberdintasun fisiologikoak dituztela izoztearen eta ihartzearen aurkako erantzunetan. Izoztearekiko tolerantzia aklimatazio prozesuaren mende dago, eta ihartzearekiko tolerantzia, berriz, adaptazio bat da, hau da, aurretik jada bizi dute estres mota hori eta, horregatik, trebatuago daude horrelako egoeretan aurre egiteko. Hala ere, hosto zaharrek, bizitza luzeagoa dutenez, tolerantzia handiagoa dute. *R. myconi*-k urtean zehar fotosintesia baxu bat mantentzen du; nahiz eta hostoak zahartu ahala, beraien ahalmen fotosintetikoak gutxitu egiten den.

Horregatik, hosto gazteak gehiago garatu eta moldatu behar dira ihartzeari hobeto aurre egiteko, hosto zaharrek egiten duten bezala. *R. myconi*-ren hostoetan ikusten diren antzekotasunak direla eta, iradokitzen dugu etorkizuneko ikerketa, hosto mota bakoitzaren ezaugarri fisiologikoak

sakonago aztertuz, ezinbestekoa dela berpizte-landareen estres konbinatuaren tolerantziaren azpian dauden mekanismo fisiologikoak argitzeko.

5. Etorkizunerako planteatzen den norabidea

R. myconi-ren hostoetan ikusten diren desberdintasunak direla eta, iradokitzen da hosto mota bakoitzaren pigmentu foto-babesleak zein antioxidatzaileak aztertzea ezinbestekoa dela. Izan ere, ingurumen-arazoen aurrean hostoen egokitzapen mailaren eta estres mailaren adierazleak dira. Pentsatzen da hosto zaharrek pigmentu foto-babesle eta antioxidatzaile gehiago izango dituztela. Horrela, gurutzatutako estresen aurrean berpizte-landareek dituzten mekanismo fisiologikoak argitzea lortuko litzateke.

6. Erreferentziak

- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, 11(7), 36-42.
- Alpert, P. (2006). Constraints of Tolerance: Why Are Desiccation-Tolerant Organisms so Small or Rare? *Journal of Experimental Biology*, 209(9), 1575–1584. <https://doi.org/10.1242/jeb.02179>
- Arias, P. A., et al. (2023) "Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Technical summary." *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, 35-144. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/chapter/technical-summary/>
- Arzac, M. I., Miranda-Apodaca, J., de Los Ríos, A., Castanyer-Mallol, F., García-Plazaola, J. I., & Fernández-Marín, B. (2024). The outstanding capacity of *Prasiola antarctica* to thrive in contrasting harsh environments relies on the constitutive protection of thylakoids and on morphological plasticity. *The Plant Journal*. <https://doi.org/10.1111/tpj.16742>
- Asami, P., Mundree, S., & Williams, B. (2018). Saving for a Rainy Day: Control of Energy Needs in Resurrection Plants. *Plant Science*, 271, 62–66. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.03.009>
- Djilianov, D. L., Moyankova, D. P., & Mladenov, P. V. (2016). The Mediterranean: a cradle of the resurrection plants in Europe. *Phytologia Balcanica*, 22(2), 141-147.
- Dubreuil, M., Riba, M., & Mayol, M. (2008). Genetic structure and diversity in *Ramonda myconi* (Gesneriaceae): effects of historical climate change on a preglacial relict species. *American Journal of Botany*, 95(5), 577-587. <https://doi.org/10.3732/ajb.2007320>
- Ehrlén, J., & Lehtilä, K. (2002). How perennial are perennial plants?. *Oikos*, 98(2), 308-322. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980212.x>
- Elmendorf, S. C., Jones, K. D., Cook, B. I., Diez, J. M., Enquist, C. A., Hufft, R. A., ... & Weltzin, J. F. (2016). The plant phenology monitoring design for the National Ecological Observatory Network. *Ecosphere*, 7(4), e01303. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1303>
- Farrant, J. M., & Hilhorst, H. W. (2021). What is dry? Exploring metabolism and molecular mobility at extremely low water contents. *Journal of Experimental Botany*, 72(5), 1507-1510. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa579>
- Farrant, J. M., & Moore, J. P. (2011). Programming desiccation-tolerance: from plants to seeds to resurrection plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 14(3), 340-345. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.018>
- Fernández-Marín, B., Nadal, M., Gago, J., Fernie, A. R., López-Pozo, M., Artetxe, U., ... & Verhoeven, A. (2020). Born to revive: molecular and physiological mechanisms of double tolerance in a paleotropical and resurrection plant. *New Phytologist*, 226(3), 741-759. <https://doi.org/10.1111/nph.16464>
- Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D., Mahecha, M. D., ... & Zscheischler, J. (2015). Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology*, 21(8), 2861-2880. <https://doi.org/10.1111/gcb.12916>
- Gay, A. P., & Thomas, H. (1995). Leaf development in *Lolium temulentum* L.: photosynthesis in relation to growth and senescence. *New phytologist*, 130(2), 159-168. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03037.x>
- Gechev, T. S., Dinakar, C., Benina, M., Toneva, V., & Bartels, D. (2012). Molecular mechanisms of desiccation tolerance in resurrection plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 69, 3175-3186. <https://doi.org/10.1007/s00018-012-1088-0>
- Jovanović, Ž., Rakić, T., Stevanović, B., & Radović, S. (2011). Characterization of oxidative and antioxidative events during dehydration and rehydration of resurrection plant *Ramonda nathaliae*. *Plant Growth Regulation*, 64, 231-240. <https://doi.org/10.1007/s10725-011-9563-4>

- Kosová, K., Vítámvás, P., & Prášil, I. T. (2007). The role of dehydrins in plant response to cold. *Biologia Plantarum*, 51, 601-617. <http://dx.doi.org/10.1007/s10535-007-0133-6>
- Kuzmanović, N., Vukojičić, S., Strid, A., & Stevanović, V. (2014). Review of nomenclatural notes in the European Gesneriaceae. *Botanica Serbica*, 38(2), 247-250.
- Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Science & Business Media. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-05214-3>
- Liu, J., Moyankova, D., Djilianov, D., & Deng, X. (2019). Common and specific mechanisms of desiccation tolerance in two Gesneriaceae resurrection plants. Multiomics evidences. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1067. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01067>
- López-Pozo, M., Flexas, J., Guliás, J., Carriqui, M., Nadal, M., Perera-Castro, A. V., ... & Fernández-Marín, B. (2019). A field portable method for the semi-quantitative estimation of dehydration tolerance of photosynthetic tissues across distantly related land plants. *Physiologia Plantarum*, 167(4), 540-555. <https://doi.org/10.1111/ppl.12890>
- Mitra, J., Xu, G., Wang, B., Li, M., & Deng, X. (2013). Understanding desiccation tolerance using the resurrection plant *Boea hygrometrica* as a model system. *Frontiers in Plant Science*, 4, 446. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00446>
- Möller, M., & Clark, J. L. (2013). The state of molecular studies in the family Gesneriaceae: a review. *Selbyana*, 95-125. <https://www.jstor.org/stable/24894284>
- Morales, M., Onate, M., García, M. B., & Munné-Bosch, S. (2013). Photo-oxidative stress markers reveal absence of physiological deterioration with ageing in *Borderea pyrenaica*, an extraordinarily long-lived herb. *Journal of Ecology*, 101(3), 555-565. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12080>
- Munné-Bosch, S., Cotado, A., Morales, M., Fleta-Soriano, E., Vilellas, J., & Garcia, M. B. (2016). Adaptation of the long-lived monocarpic perennial *Saxifraga longifolia* to high altitude. *Plant Physiology*, 172(2), 765-775. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00877>
- Rakić, T., Jansen, S., & Rančić, D. (2017). Anatomical specificities of two paleoendemic flowering desiccation tolerant species of the genus *Ramonda* (Gesneriaceae). *Flora*, 233, 186-193. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.06.003>
- Tebele, S. M., Marks, R. A., & Farrant, J. M. (2021). Two decades of desiccation biology: A systematic review of the best studied angiosperm resurrection plants. *Plants*, 10(12), 2784. <https://doi.org/10.3390/plants10122784>
- Veljovic-Jovanovic, S., Kukavica, B., Stevanovic, B., & Navari-Izzo, F. (2006). Senescence-and drought-related changes in peroxidase and superoxide dismutase isoforms in leaves of *Ramonda serbica*. *Journal of Experimental Botany*, 57(8), 1759-1768. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl007>
- Verhoeven, A., García-Plazaola, J. I., & Fernández-Marín, B. (2018). Shared mechanisms of photoprotection in photosynthetic organisms tolerant to desiccation or to low temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 154, 66-79. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.09.012>
- Vidović, M., Battisti, I., Pantelić, A., Morina, F., Arrigoni, G., Masi, A., & Jovanović, S. V. (2022). Desiccation tolerance in *Ramonda serbica* Panc.: an integrative transcriptomic, proteomic, metabolite and photosynthetic study. *Plants*, 11(9), 1199. <https://doi.org/10.3390/plants11091199>
- Wolfe, J., & Bryant, G. (1999). Freezing, drying, and/or vitrification of membrane-solute-water systems. *Cryobiology*, 39(2), 103-129. <https://doi.org/10.1006/cryo.1999.2195>
- Xavier Pico, F., & Riba, M. (2002). Regional-scale demography of *Ramonda myconi*: remnant population dynamics in a preglacial relict species. *Plant Ecology*, 161, 1-13. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1020310609348>
- Xin, Z., & Browse, J. (2000). Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant, Cell & Environment*, 23(9), 893-902. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00611.x>

7. Eskerrak eta oharrak

Eskerrak eman nahi dizkiet Euskal Herriko Unibertsitateari eta Zientzia eta Teknologia Fakultateari. Eskerrik zintzoenak José Ignacio García Plazaola eta Usue Pérez López zuzendariei. Eskerrak ere laginketetan lagundu didazuen guztioi, Irati Arzac, Enara Alday, Antonio Hernández, Beatriz Fernández eta Alicia V. Pererari. Eskerrik asko ‘Landareen Biologia eta Ekologia Saila’ departamentuko kideei eta, azkenik, mila esker Eusko Jaurlaritzari (IT 1682-22; IT 1648-22).