

BOTANIKA

BOTANIKA KOT ZNANSTVENA VEDA

- Znanost o rastlinah, sinonim: rastlinske vede (plant sciences);
- Gr: botáne: trava, uporabna rastlina
- Gr: phyton: rastlina v širšem pomenu
- Rastlina: organizem, ki znotraj celic poleg celičnega jedra vsebuje tudi plastide;
- Značilnosti (zelenih) rastlin:
 - o fotosinteza (asimilacija ogljika C znotraj kloroplastov)
 - o fotoavtotrofni organizmi

Kaj je življenje?

- Molekule - gradniki organizmov
- Kompleksna struktura in sistemski karakter (celica kot elementarna organizacijska oblika, s selektivno membrano ločena od okolja, skupek rastlinskih celic, t.i. simplast, je povezan s plazmodezmami)
- Prehranjevanje (metabolizem, anabolizem, katabolizem, turnover)
- Gibanje
- Sprejem dražljajev in odgovor
- Razvoj (faze razvoja: delitev, rast, diferenciacija)
- Razmnoževanje (življenjski in razmnoževalni cikli)
- Dedovanje (podvajanje in prenos genetske informacije na potomce, DNA, RNA)
- Evolucija (naravna selekcija vodi sprememb in nastanka novih vrst - filogeneza)

Evolucija treh kraljestev na zemlji

- **Prokarionti:**
 - o **Bakterije in arheobakterije:**
 - Ne vsebujejo pravega jedra,
 - Celična delitev ni primerljiva z evkarionti,
 - Fototrofne oblike ne vsebujejo plastidov...
- Evkarionti so se razvili iz prokariontov

Botanika obravnava tudi:

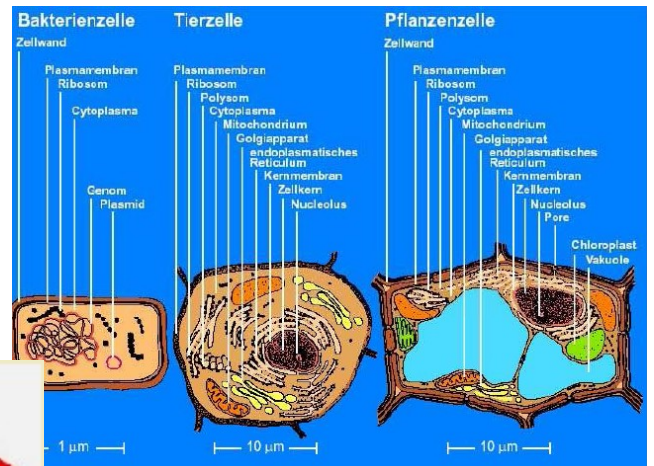
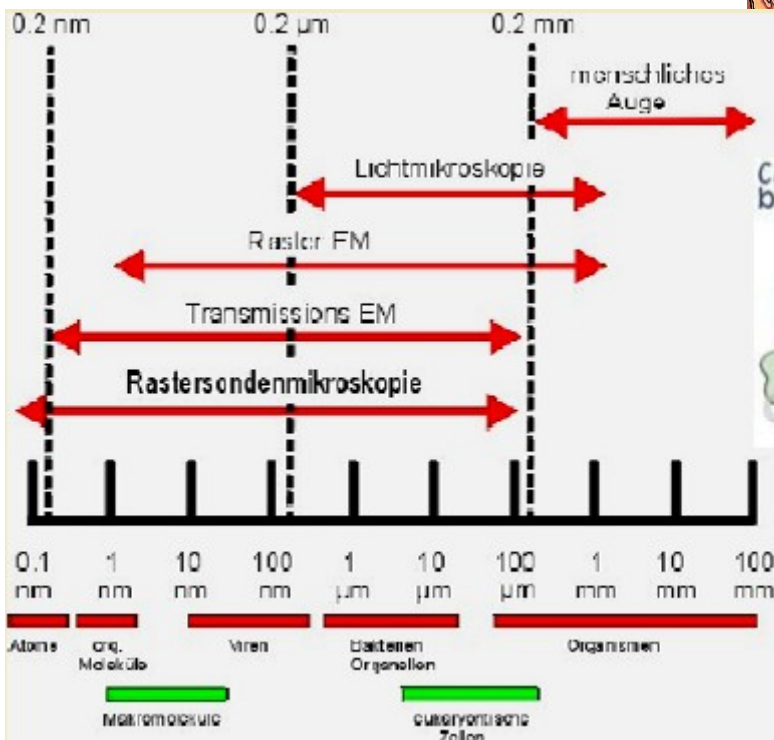
- o glive, ki ne vsebujejo plastidov,
- o protiste (enoceličarje): npr. phytoflagellata

CELICA

- Celice so gradniki vseh živih bitij
- Je osnovna enota življenja
- Celice potrebujejo prehrano in dobro okolje
- Poznamo: bakterijske, rastlinske, živalske celice

VELIKOST CELIC

- Kloroplasti 5 μm



- • Transmissijska mikroskopija - črno bele slike
- Rastorscan mikroskop - vidimo strukturo, zgleda kot 3D, je barvno

2 OSNOVNA TIPA CELIC:

- PROKARIOTSKE CELICE
 - o Brez celičnega jedra
 - o "pro" = grško: pred
 - o "karyon" = grško: jedro
 - o Arheje in eubakterije
 - o
- EVKARIOTSKE CELICE
 - o Vsebujejo jedro
 - o "eu" = grško: pravo
 - o "karyon" = grško: jedro
 - o Živalske in rastlinske celice

	Prokarionti	Eukarionti
Organizacija celice	enocelični	Enocelični ali mnogocelični, diferenciacija celice
Velikost celice	1-10 μm	10-100 μm
Celično jedro	brez (Nukleoid)	Jedro z dvojno jedrno membrano, jedrce
DNK	Krožna DNK v nukleoidu; Ena molekula ($3-4 \cdot 10^6$ bp)	Dolge linearne molekule, organizirane v kromosome, kromatin
RNK in sinteza proteinov	Sinteza obeh v citoplazmi	RNK v jedru, sinteza proteinov v citoplazmi
Struktura citoplazme	Slabo diferencirana	Dobro difencirana, citoskelet, kompartmenti

	Prokarionti	Eukarionti
Gibalni organeli	Bički iz flagelina, rotor v celični steni	Bički in migetalke iz tubulina (mikrotubuli)
presnova	Anaerobna ali aerobna	aerobna
mitohondriji	-	+
plastidi	-	+ (alge in višje rastline)
Celična delitev	enostavna	Mitoza in citokineza (mejoza pri spolnih celicah)

Kompartiment	subkompartiment	funkcija
Celična membrana in celična stena		Zaščita Interakcija med celicami Permeabilnost Endo- in eksocitoza
Celično jedro	Kromatin in kromosomi Jedrce, nukleoplazma Jedrna membrana	Genetski informacijski sistem, Sinteza preribosomov, transkripcija, RNK procesing, transport RNK in proteteinov
citoplazma	Topni encimi Mikrofilamenti Mikrotubuli ribosomi	Glikoliza Celična motiliteta Oblika in struktura Sinteza proteinov
Kompartiment	subkompartiment	funkcija
Endomembranski sistem	Jedrna membrana ER GA	Sinteza, transport, zlaganje proteinov Sekrecija, transport
Membranski organeli	Mitohondriji Kloroplasti lizosomi	Celično dihanje Fotosinteza razgradnja
Mikrotubularni organeli	Centrioli in delitveno vreteno, Bazalno telo, migetalke in bički	Celična delitev Celično gibanje rast

UNIVERZALNA SPLOŠNA NAČELA ŽIVIH CELIC

- Genetska informacija je shranjena v DNA sekvencah (včasih RNA), prenaša se na hčerinske celice
- DNA sekvence označujejo primarno in terciarno strukturo molekul RNA in proteinov
- Makromolekulske strukture so sestavljene iz podenot
- Membrane rasejo z širitvijo obstoječe membrane
- Zip kode and receptorji usmerjajo molekule na celične lokacije
- Celične komponente se premikajo z difuzijo, črpalkami ali molekulskimi motorji
- Receptorji in signalni mehanizmi dovoljujejo celicam, da se privadijo na okoljske razmere in zunanje dražljaje
- Molekulski feedback mehanizmi kontrolirajo večino procesov

RASTLINSKE CELICE SO DRUGAČNE:

- Organizacija rastlinske celice (npr. celična stena, plastidi, periferni ER, centralna vakuola)
- Specifična celična delitev (tvorba fragmoplasta)
- Celični tipi (parenhimatske celice, prozenhimatske celice)
- Medcelična komunikacija (plazmodezme)
- izvorne celice
- Regulacija genov z degradacijo

Rastline imajo 8000 genov več kot živalske

ZNAČILNOSTI RASTLINSKE CELICE

- odražajo življenjske prilagoditve rastlin
- Pritrjene
- Fotosinteza
- Prehranjevanje iz tal (korenine)
- Konkurenca na mestu
- Usmerjena rast (fototropizem - usmerja se proti svetlobi, geotropizem npr. korenine)
- Izjemna regeneracijska sposobnost

RASTLINSKA CELICA

- Celična stena iz polisaharidov (živali: proteoglikani)
- Vakuola (shranjevanje, razgradnja) (živali: razgradnja - lizosomi)
- Usmerjena rast in delitev (3D strukture)
- Plazmodezme (medcelične povezave, regulirane)
- Modifikacije evkariontskih procesov (regulacija s pomočjo citoskeleta, citokineza, medcelična komunikacija, semipermeabilnost membrane, regulacija genov z degradacijo proteinov)

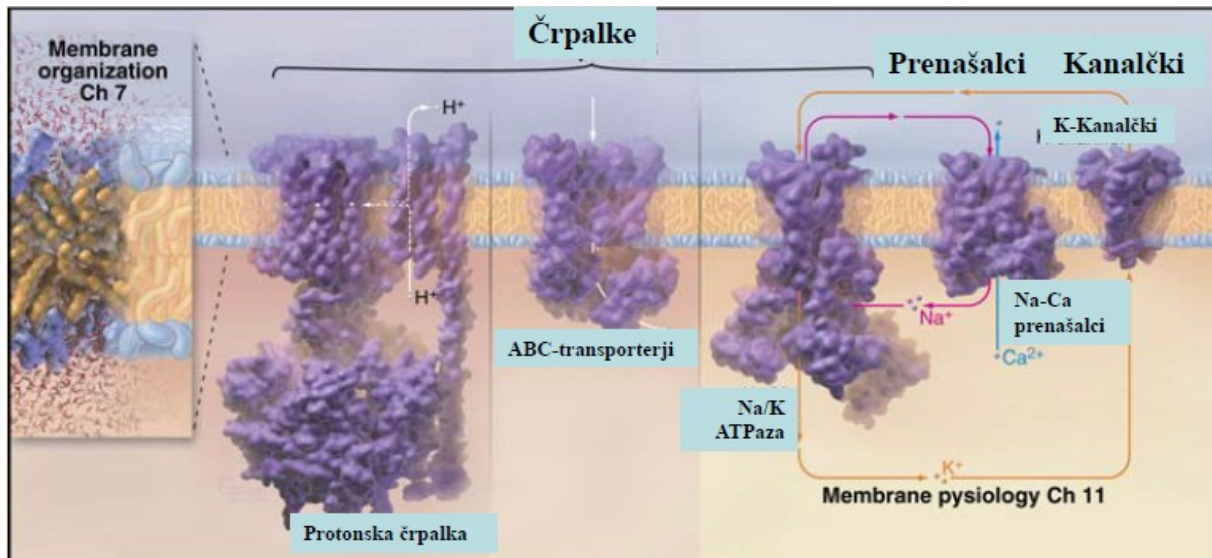
Značilnosti:

- **Celična stena**
- **Plazmodezme**
- **Vakuola (e)**
- **Plastidi**
- **Številni diktiosomi**
- **Periferni endoplasmatski retikel**

Živalske celice imajo centrosome, rastlinske pa ne.

MEMBRANE

- Za hidroforbne molekule (O₂, CO₂, N₂, benzol) → gre skozi membrano
- Za prehod oz. transport so potrebni MEMBRANSKI PROTEINI:
 - o Za večje polarne molekule (npr. sladkorji) - ne prehajajo sami od sebe
 - o Ioni (H⁺, Na⁺, K⁺,...) - ne prehajajo skozi membrano

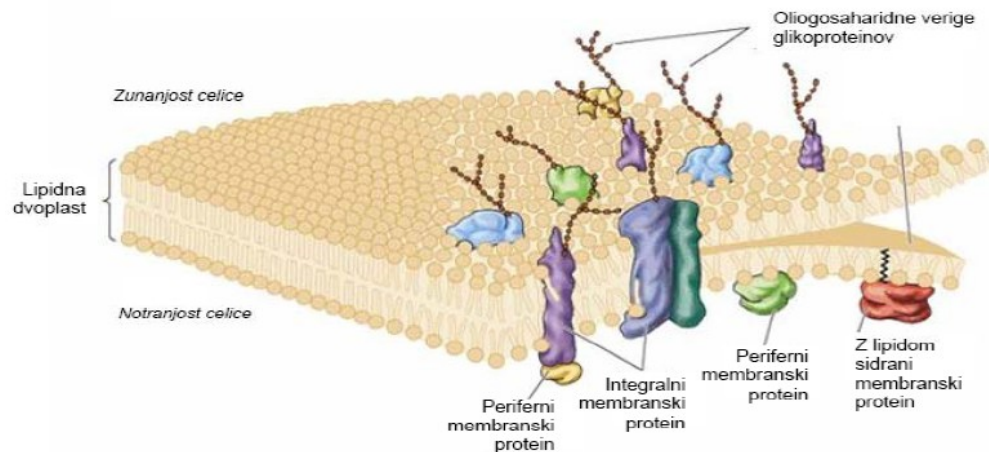


POMEN BIOMEMBRAN

- Homeostaza rastlinske celice
- razdeljujejo celico v kompartmente (porazdeljevanje in kompartmentizacija metabolitov v celici)
- zaznavanje signalov iz okolice (percepciji)
- celična komunikacija
- izmenjava snovi (transport metabolitov)
- energetske pretvorbe v celici

ZGRADBA BIOMEMBRAN

- Fosfolipidi: osnovne molekule biomembran. Zgrajeni so iz glicerina, maščobnih kislin in fosforne kisline.



PERMEABILNOST IN TRANSPORT SKOZI MEMBRANO

- **pasiven:** npr. difuzija po gradientu
- **aktiven:** proti gradientu, porabe energije

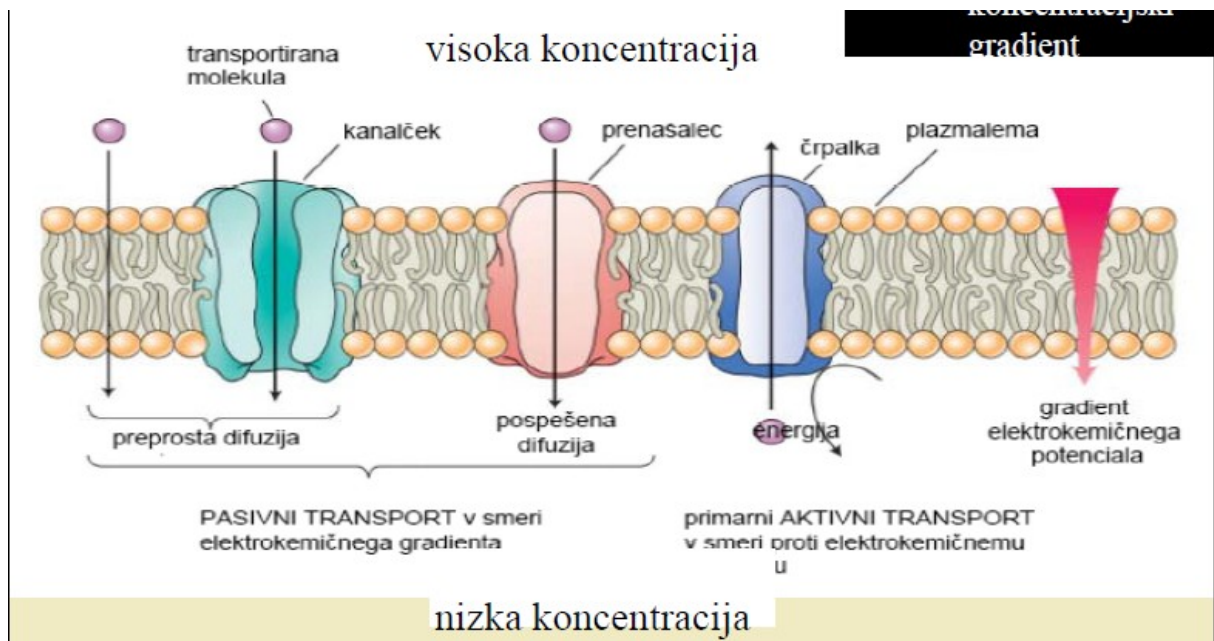
Za nenabite molekule (npr. saharoza) ta gradient določa koncentracijska razlika med eno in drugo stranjo membrane

Za nabite molekule, ione ta gradient poleg koncentracijske določa še napetostna razlika med eno in drugo stranjo membrane (= elektrokemijski gradient)

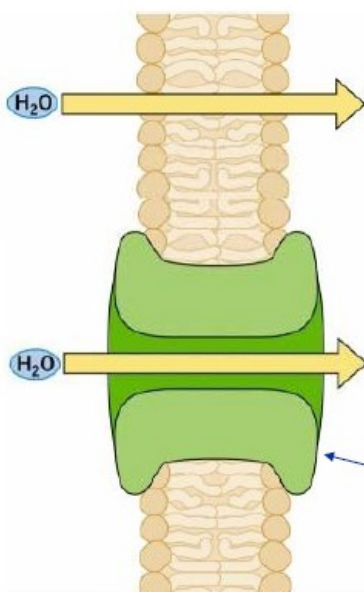
Ioni se lahko pasivno transportirajo proti koncentracijskemu gradientu, če to omogoča razlika v električnem potencialu.

TRANSPORTNI MEHANIZMI

- Membranski proteini (TRANSPORTNI PROTEINI) omogočajo ionom, molekulam s slabo prehodnostjo membrane, lažji prehod
- KANALČKI (pasivni transport)
- PRENAŠALCI, PRENAŠALNI PROTEINI (pasivni transport)
- ČRPALKE (aktivni transport)
- Pasivni transport (v smeri koncentracijskega gradienta), spontan
 - o Difuzija
 - skozi fosfolipidno-dvojno membrano (npr. voda)
 - o pospešena difuzija (kanalčki)
 - preko proteinov: voda, anioni, kationi
 - o difuzija s prenašalci (Carrier proteini)
 - glukoza, ne-ioni
- Aktivni transport (v nasprotni smeri koncentracijskega gradienta), poraba energije
 - o Črpalke, prenašalci
 - Primarno aktivni transport
 - Sekundarno aktivni transport



V rastlinsko celico lahko voda prehaja:



- skozi membrano - z difuzijo
- skozi pore, ki jih imenujemo **akvaporini** - z masnim tokom

Akvaporini za vodo specifične pore. Celica lahko kontrolira propustnost membrane za vodo, tako da regulira odprtje/zaprtje akvaporinov (fosforilacija AK v proteinu akvaporina).

1. Pasivni transport 1.2. Pospešena difuzija (ionski kanalčki)

OBLIKE TRANSPORTA S PRENAŠALCI

- Uniport (pospešena difuzija) transport ene snovi s pomočjo prenašalca.
- Simport (cotransport) prenašalec veže dve različni snovi (substrata) in jih transportira skozi membrano.
- Antiport (exchange diffusion) prenašalec premenja eno snov za drugo.
 - o Antiporterji pogosto razvijejo "ping pong" kinetiko.

- substrat se veže in transportira.
- substrat se veže in transportira v nasprotni smeri.
- o Katalizira se menjava snovi, ne transport.
- o Prenašalec ne more spremeniti konformacije, če se nanj ne veže substrat.

AKTIVNI TRANSPORT

- (v nasprotni smeri koncentracijskega gradienta), poraba energije
 - o Črpalke, prenašalci
 - Primarno aktivni transport
 - Sekundarno aktivni transport

ABC-(ATP Binding Cassette) transporterji primarni aktivni transport organskih snovi v vakuolo

Na ta način se transportirajo:

- flavonoidi
- antocianini
- produkti razgradnje (razgradnja klorofila)
- ksenobiotiki (herbicidi)
- ...

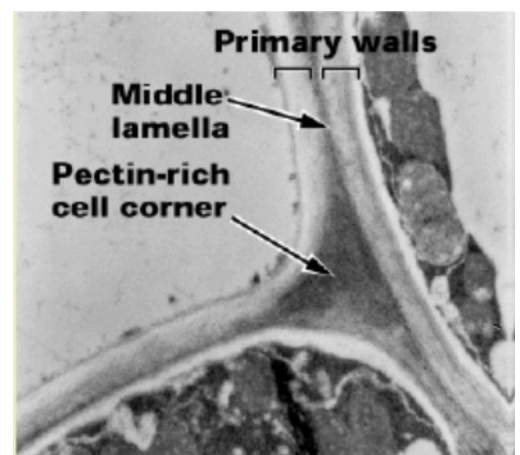


ZGRADBA:

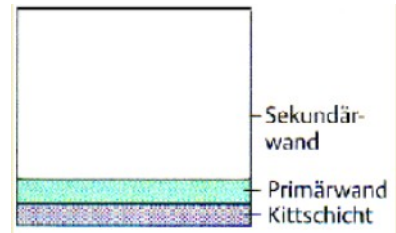
- 2 transmembranski domeni (vežeta substrat) ,
- 2 citoplazmatski domeni (hidrolizirata ATP)

CELIČNA STENA

- ZGRADBA:
 - o OSREDNJA LAMELA - nastane v času celične delitve; pektin; elastična
 - o PRIMARNA STENA - pektin in hemiceluloze, vsebnost celuloze je majhna (do 10%); prepletena tekstura; prožna; elastična in sposobna plastične deformacije
 - o SEKUNDARNA STENA - celuloza (do 90%) v matriksu iz hemiceluloze; paralelna tekstura; sekundarno nalaganje lignina (olesenelost) - samo v diferenciranih celicah; strukturo določajo: Polisaharidi, Tvorijo se :
 - deloma direktno na celični membrani npr. celuloza
 - v GA



- v citosolu



CITOPLAZMA

- Citosol (citoplazmatski matriks) + organeli
- Koloidna raztopina (delci veliki 1-100 nm)
- 70-80 % vode
- Beljakovine 40-50 % (encimi razkroja ogljikovih hidratov, encimi aktivacije aminokislin, encimi biosinteze maščobnih kislin, encimi sinteze pentoz za sintezo nukleinskih kislin)
- Ogljikovi hidrati: 15-20 %
- Maščobe 10-20 %
- Lipoidi 2-3 %
- Razne soli 7 %
- tRNA

CELIČNO JEDRO

- ZGRADBA:
 - o Dvojna membrana (karioteka) – jedrna membrana; pore; velika sposobnost desintergracije, reintegracije; del ER
 - o Številne pore
 - o Karioplazma (=kariolimfa): encimi (DNK, RNK, polimeraze, ligaze; avtoreduplikacija, transkripcija, regulacija; Sestava karioplazme:
 - proteini (nukleoproteini oz. histoni)
 - lipidi
 - anorganske snovi: Ca, Mg, Na, K, Fe in Zn
 - deoksiribonukleinska kislina (DNK)
 - o Kromatin (jedrni skelet) = DNK (deoksirubonukleinska kislina) + histoni (beljakovine)
 - o Kromosomi
 - o Evkromatin, heterokromatin
 - o Jedrce (nukleolus) = območje DNK z ribosomalnimi geni (sinteza rRNK)
 - o NOR-mesta

- VRSTE (FUNKCIJE) JEDER:
 - o Jedra v delitvi (mitoza, mejoza)
 - o Interfazna jedra
 - o Delovna jedra
- Interfazno (podvojevanje DNA), mitozno in metabolično jedro
- Velikost: 0,5 μm (glive) – 0,6 mm (sagovci), povprečna velikost 10-50 μm
- Število jeter: 1, dvojedrne in mnogojedrne celice
- Brez jedra: odrasli eritrociti, trombociti in sitke v floemu žil

Funkcije jedra: Kontrola vseh vitalnih funkcij v celici:

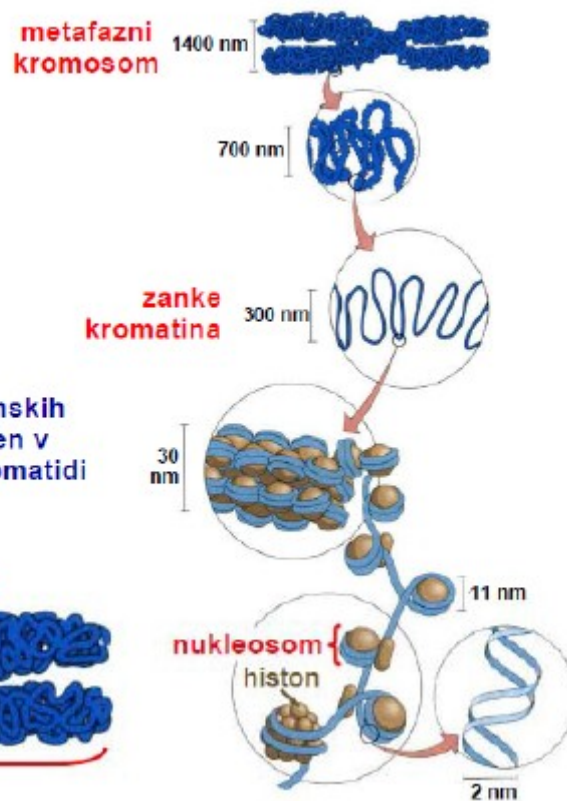
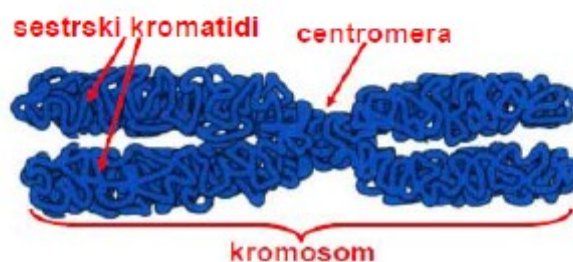
- 1. Središče "dednosti"; DNK, geni, kromosomi
- 2. Kontrola rasti in razmnoževanja (delitve jedra, celic)
- 3. Kontrola metabolizma(presnove); sinteza RNK(sinteza beljakovin):
 - A)Jedra med celično delitvijo (mitoza, mejoza)
 - B) Jedra v interfazi
 - C) "Metabolna jedra", v celicah, ki se ne delijo več in so diferencirane

Kromosom = nit kromatina, ki vsebuje eno molekulo DNA in se deduje kot enota

Podvojeni kromosom = kromosom, ki vsebuje dve enaki (podvojeni) molekuli DNA

Kromatin = nitasta struktura, ki obsega kompleks DNA-proteini

Kromatida = ena od dveh kromatinskih niti v kromosomu, ki je bil podvojen v fazi S celičnega cikla. Sestrski kromatidi sta speti skupaj v **centromeri**.



Mitoza

nastaneta dve genetsko enaki celici

rast in obnavljanje tkiv - nastajanje telesnih (somatskih) celic

ohranjanje števila kromosomov

mutacijo somatske celice dedujejo somatske celice, ki z mitozo nastanejo iz mutirane celice

procesi: podvojitve DNA, ločitev sestrskih kromatid

Mejoza

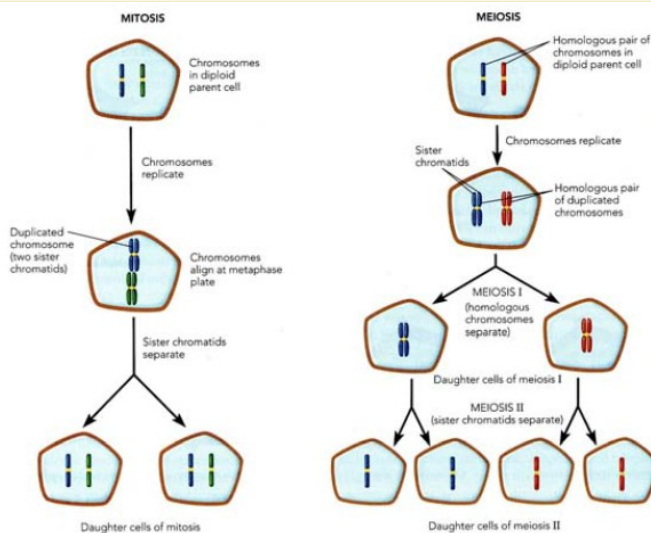
nastanejo štiri genetsko različne celice

spolno razmnoževanje – samo nekatere celice v mnogoceličnem organizmu se mejotsko delijo

prepolovitev števila kromosomov (prehod iz diploidnega v haploidno stanje)

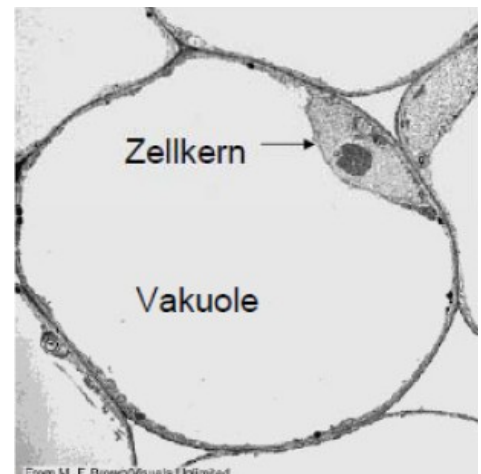
mutacijo spolne celice, ki neposredno ali posredno nastane z mejozo, dedujejo potomci

procesi: podvojitve DNA, izmenjava delov homolognih kromosomov, ločitev homolognih kromosomov, ločitev sestrskih kromatid



VAKUOLA

- V rastlinskih celicah centralna vakuola, obdana s tonoplastom
- pH 5,5
- Raztopljene snovi:
 - ioni: K⁺, Cl⁻, Na⁺
 - Sladkorji (saharoza)
 - Organske kisline (jabolčna, oksalna kislina, aminokislina)
- Ima različne sekretorne, ekskretorne in shranjevalne funkcije...
- Splošne funkcije vakuol:
 - skladičenje nekaterih molekul (proteini, sek. metaboliti).



- skladiščenje odpadnih produktov (odstranjevanje odvečnega strukturnega materiala, napačno zvitih proteinov, škodljivih snovi)
- ohranjanje notranjega celičnega hidrostatskega tlaka ali turgorja (omogočajo prilagajanje oblike celice)
- ohranjanje kislega notranjega pH
- Največji kompartment (90-95 % celičnega volumna)
- neplazmatski (brez DNK, brez RNK, brez translacije)
- Skupek: "Vacuom", membrana: tonoplast
- Vakuolna barvila (vodotopna)
 - Antociani
 - Betaciani
- V diferenciranih celicah parenhimatskega tkiva je vakuola velika in zajema skoraj celoten volumen celice, citoplazma je omejena le na ozek del celice)
- Sekrecijski membranski sistem:
 - Celična membrana
 - Golgijev aparat
 - Endoplazmatski retikulum
 - Eksportne domene ER tvorijo pre-Golgijeve strukture (vesicular tubular carrier VTC) ki se spojijo z GA. Retrogradni transport za ponovno uporabo proteinov in lipidov
- Vakuola tvori skupaj s celično steno hidrostatski skelet

Zakaj je vakuola kisla? ATPaze črpajo protone iz citoplazme v vakuolo. Aktivnost ATPaze na strani citoplazme. Večina energije v obliki ATP se porablja za črpalke. Tako nastal membranski potencial poganja številne transportne procese.

Bafilomicin je zaviralec ATPaz.

Vakuolarni pH in hiperacidofilne rastline

- pH vakuole večine rastlin okoli 5.5
- Hiperacidifikacija: limone, rabarbara
- pH gradient kombinacija različnih faktorjev:
 - o slaba permeabilnost tonoplasta za protone
 - o specializirana V-ATPaza, ki je sposobna bolj učinkovitega črpanja protonov
 - o akumulacija organskih kislin (citronska, jabolčna, oksalna kislina - pufer)

Vloga vakuole:

- **Vmesno skladiščenje** (biološki pufer) (Saharoze (čez dan), Proteinov, Aminokislin, Protonov, Vode, Malata (CAM), Ionov)
- **Odlaganje** (Litični kompartment; Razgradnja proteinov; Kompartimentiranje celičnih strupov (npr. ricin); Ca²⁺ oksalat; Barvanje (flavonoidi, antociani, signali za živali, zaščita pred prekomernim žarčenjem))
- **obramba pred patogeni** (Hitinaze, glukanaže idr. ;Protimikrobne snovi (polifenoli, nikotin, saponini))
- **strukturna vloga:**
 - o Hidrostatski skelet (rast v dolžino, kontrola celičnega turgorja)
 - o Gibanje (odpiranje/zapiranje listnih rež)
 - o Površinsko povečanje citoplazme (fotosinteza)

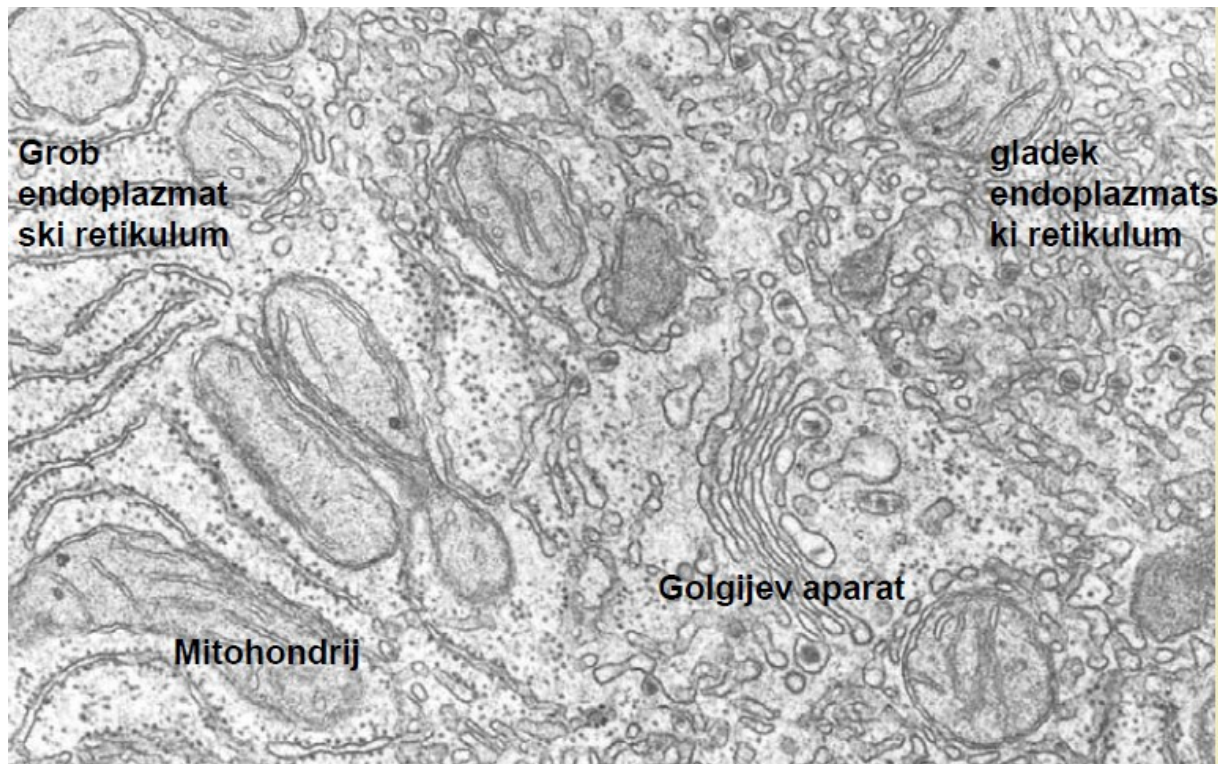
Solni trihomi

- Vakuola je skladišče NaCl
- Trihomi odmrejo
- Transportna pot NaCl iz mezofilne celice:
 - Prehod iz apoplasta v simplast
 - Prenos v vakuolo celic povrhnjice
 - Prenos v glavičasto celico preko ER, ki odda vezikle
 - Združitev veziklov s tonoplastom v glavičasti celici

VAKUOLA V INTERAKCIJI RASTLINA-ŽIVAL, MIKROB

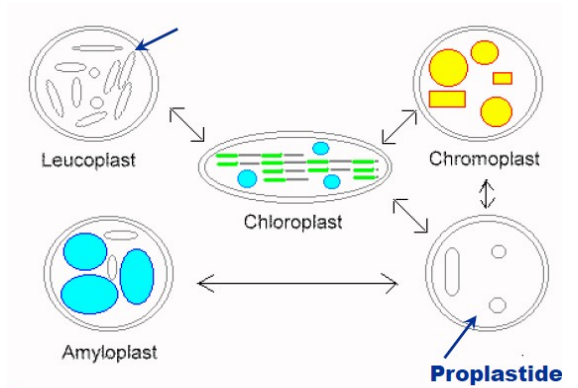
- Številni sekundarni metaboliti služijo kot signali v komunikaciji med rastlinami in živalmi. Pigmenti (antociani, karotenoidi, flavonidi) kot tudi dišave (monoterpeni, seskviterpeni) služijo privabljanju insektov in drugih živali (opraševanje cvetov, razširjanje semen)-
- Nekateri flavonoidi in alkaloidi so po zaužitju v živalskem organizmu signalne molekule ali pa se pretvorijo v le-te. Izoflavonoidi imajo estrogensko aktivnost in povzročajo infertilnost ali motnje v rasti sesalcev in insektov; s tem se rastline zaščitijo pred obžiranjem.
- V konstitutivni antimikrobni obrambi igrajo pomembno vlogo rastlinski fenoli, lignini in tanini v celični steni in vakuoli. K tem spojinam lahko še dodamo konstitutivne toksine kot so saponini, cianogeni glikozidi, glukozinolati idr. Metaboliti inducirane obrambe so fitoaleksini kot so izoflavonodi (Kieviton, Pisatin, Medicarpin), terpeni (Rishitin, Phytuberin, Gossypol), poliacetilen (Falcarinoliol, Safynol, Weyeronsäure) kot tudi alkaloidi (Sanguinarin, Chelerythrin).

ORGANELI



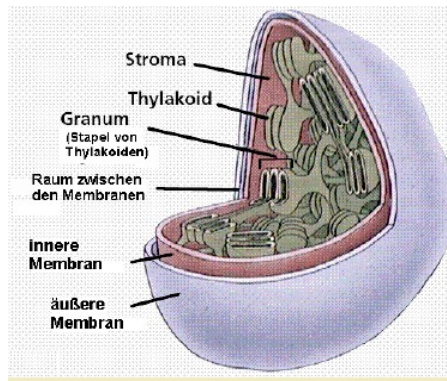
PLASTIDI

- plastidna ovojnica: notranja in zunanja membrana
- stroma (ribosomi, obročna DNK)
- vsaka rastlinska celica ima vsaj en tip plastidov
- Tipi plastidov:
 - o proplastidi: plastidi v mladih, hitro delečih celicah. Premer 1-2 μm . Notranja membrana ima malo gub in majhno površino. Proplastidi so izhodiščni tip plastidov - iz njih se lahko razvijejo vsi drugi tipi plastidov.
 - o leukoplasti:
 - amiloplasti: skladiščenje škroba
 - elaioplasti: kopičenje lipidov
 - proteinoplasti: kopičenje beljakovin
 - o kromoplasti: v cvetovih in plodovih; kopičenje karotenoidov; Imajo naguban sistem membran, a brez granov.
 - o etioplasti: plastidi etioliranih tkiv



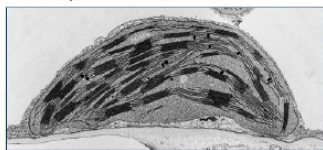
KLOROPLAST

- center

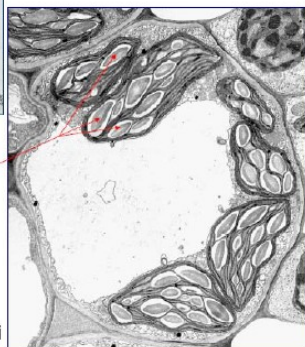


fotosinteze

Kloroplast brez škrobnih zrn



škrobna zrna

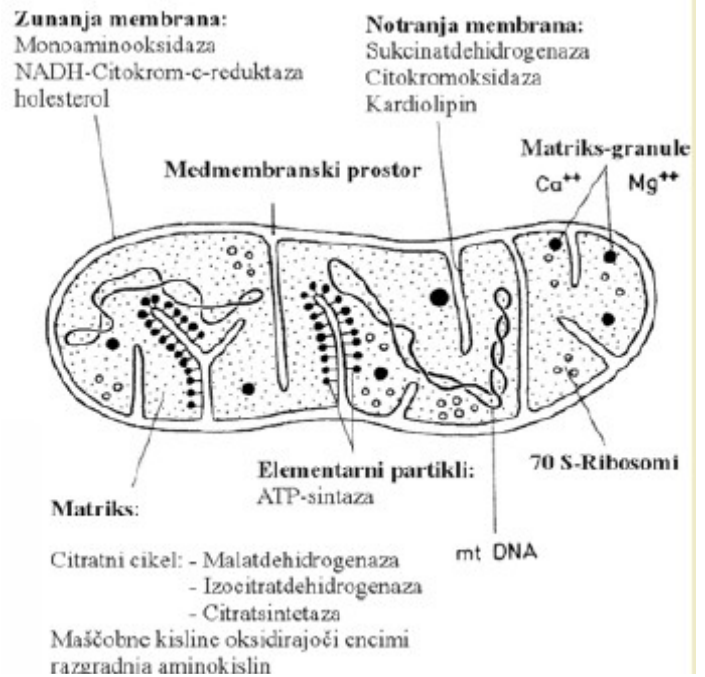


Kloroplasti s škrobnimi zrn

MITOHONDRIJ

- ZGRADBA:

- dvojna membrana
- medmembranski prostor
- matriks
 - beljakovine (encimi)
 - ioni
 - DNK
 - 70 S-ribosomi
 - granule (“Dense Granules”)
- elementarni partikli



- **ZUNANJA MEMBRANA MITOHONDRIJEV:**

- o po sestavi podobna ER, velik delež fosfolipidov in holesterola,
- o mitohondrijski porin (podoben bakterijskim porinom zunanje membrane gram-negativnih bakterij),
- o encimi: amino-oksidaža, NADH-citokrom c-reduktaza),
- o permeabilna za večino, metabolitov (M_r 2000-6000).

- **NOTRANJA MEMBRANA MITOHONDRIJEV**

- o manjši delež fosfolipidov, kardiolipin,
- o ne vsebuje holesterola,
- o nepermeabilna za večino metabolitov,
- o membranski proteini za kontroliran transport metabolitov,
- o komponente elektronske transportne verige in oksidativne fosforilacije,
- o pecljate glavičaste tvorbe iz kompleksnega beljakovinskega faktorja F1 (Coupling factor F1)
- o Deluje kot:
 - ATP-sintetaza: katalizira sintezo ATP-ja
 - ATP-aza: katalizira hidrolitski razkroj ATP-ja

- Mitochondriji izvirajo iz bakterij, ki so jih aerobne celice praeukarionta fagocitirale

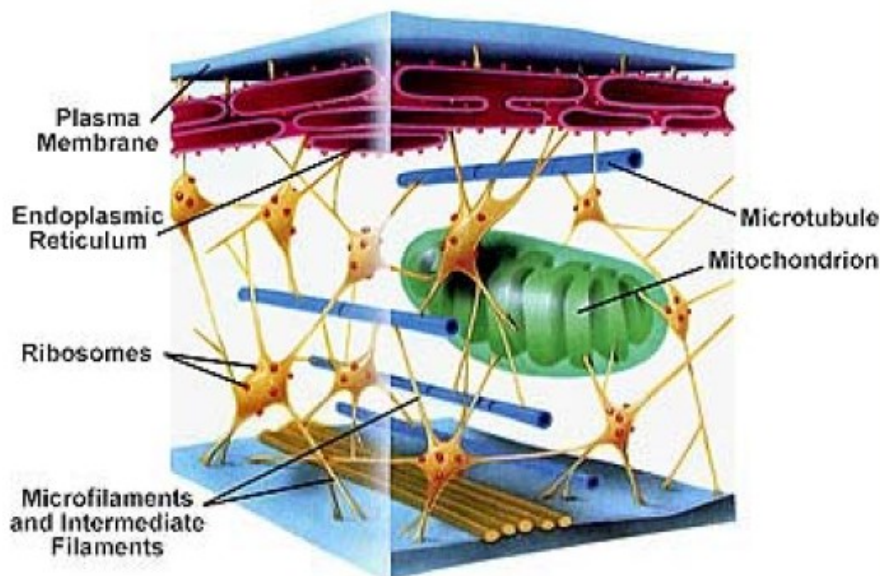
ENDOPLAZMATSKI RETIKULUM

- Sistem cevk ali cistern, povezanih med seboj v obliki omrežja,
- Del intracelularnega transportnega sistema
- Ločimo grobi ER (rER): ki sodeluje pri sintezi beljakovin (citoplazmatski proteini, sekretorični polipeptidi). Nanj so vezani ribosomi skupaj z mRNA (grobi ER). Ta kompleks sintetizira iz aminokislin beljakovinsko verigo, ki se izloča v notranost ER. Od tam se naprej transportira v gladki ER, ki je brez ribosomov in v Golgijev aparat.
- Gladki ER (sER)
- Druge funkcije: sinteza membranskih in rezervnih lipidov

GOLGIJEV APARAT

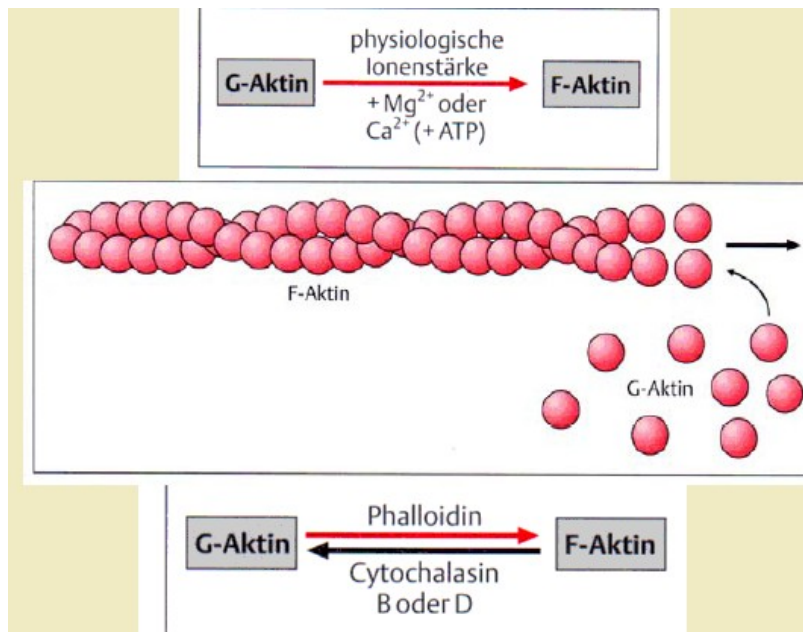
- sploščene cisterne, ki ležijo ena nad drugo.
- V GA poteka obdelava in razvrščanje proteinov, lipidov in sinteza glikoproteinov za transport v organele, celično membrano ter eksocitozo. Od GA se več čas odcepljajo vezikli. Pri rastlinah v GA poteka tudi sinteza polisaharidov, ki gradijo celično steno.

CITOSKELET & CELIČNA MOTILITETA



Aktinski filamenti (Mikrofilamenti)

- Aktin = globularni protein (= G-Actin - 6 - 7 nm)
- s polimerizacijo nastaja Faktin (dvojna veriga), ob prisotnosti ATP, Mg, K
- Aktinski filamenti imajo polarnost - rast verige poteka hitreje na (+)-polu, razgradnja na (-) polu



Mikrotubuli

- Polimeri so zgrajeni iz α - in β -monomerov. Sinteza poteka na (+)-polu, razgradnja na (-)-polu.

