Borulu Bitkilərin Strukturu, Böyüməsi və İnkişafı

35



Şəkil 35.1 Kompüter qrafikası?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

35.1 Bitkilər orqan, toxuma və hüceyrələrdən ibarət iyerarxik quruluşa malikdir

35.2 Fərqli meristemlər birincili və ikincili böyümə üçün yen hüceyrələr əmələ gətirir

35.3 Birincili böyümə kök və zoğları uzadır

35.4 İkincili böyümə oduncaqlı bitkilərdə kök və zoğların diametrini artırır

35.5 Bitkinin bədəni böyümə, morfogenez və hüceyrə başqalaşması sayəsində formalaşır



Bitki kompüterdirmi?

Şəkil 35.1-dəki rəssamlıq bacarığı olan kompüter dahisinin əl işi deyil. Bu, gül kələminin yeməli qohumu olan romaneskonun başıdır. Romaneskonun heyranedici gözəlliyinin əsas səbəbi başındakı hər tumurcuğun ayrı-ayrılıqda bütöv bitkidəki naxışı (aşağıda göstərilən) miniatür formada təkrar etməsidir. (Riyaziyyatda belə təkrarlanan naxışlara fraktallar deyilir.) Romaneskonun sanki kompüter tərəfindən yaradılmış kimi görünməsinin səbəbi böyümə prosesində təkrarlanan təlimat ardıcıllığını izləməsidir. Bir çox bitkilərdə olduğu kimi, burada da böyüməkdə olan fidanın ucu budaq...yarpaq...tumurcuq ardıcıllığı ilə inkişaf edir. İnkişafdakı qanunauyğunluqlar genetik olaraq təyin olunur. Bu qanunauyğunluqlar təbii seçmə prosesinə tabedir. Məsələn, budaq seqmentləri arasındakı məsafəni azaldan bir mutasiya daha sıx, kolabənzər bitki əmələ gətirir. Əgər bu yeni quruluş bitkinin müəyyən resurslara, məsələn, işığa çıxışını artırır və daha çox bala əmələ gətirməsinə imkan verirsə, deməli, bu xüsusiyyətə növbəti nəsillərdə daha çox rast gəlinəcək – beləliklə, populyasiya təkamül etmiş olacaq.

Romaneskonun təməl bədən quruluşunun yeknəsəqliyi qeyri-adi haldır. Bitkilərin çoxu fərdi quruluş baxımından müxtəliflik sərgiləyir, çünki heyvanlarla müqayisədə bitkilərin böyüməsi yerli mühitin şərtlərindən daha çox asılı olur. Məsələn, bütün yetkin aslanların təxminən eyni uzunluqda olan dörd ayağı var, amma palıd ağacları budaqlarının sayı və düzülüşü baxımından bir-birindən çox fərqlənir, çünki bitkilər yerli mühitlərindəki imkan və çətinliklərə qarşı böyümə prosesini dəyişdirərək cavab verir. (Müqayisə üçün deyə bilərik

ki, heyvanlar bunun üçün bir yerdən digərinə hərəkət edirlər.) Məsələn, bitkinin bir tərəfdən işıqlandırılması onun təməl bədən quruluşunda asimmetriyalar yaradır. Budaqlar fidanın işıq düşən tərəfindən daha sürətlə çıxır nəinki kölgəli tərəfindən. Beləcə, quruluşa fotosintez baxımından faydalı dəyişiklik edilmiş olur. Ümumilikdə, böyümə və inkişaf prosesi ərzində olan dəyişikliklər bitkinin yerli mühitdən resurslar əldə etmə qabiliyyətini artırır. 29 və 30-cu fəsillərdə borulu və borusuz bitkilərin müxtəlifliyindən bəhs etdik. Altıncı bölümdə, əsasən, borulu bitkilərdən, xüsusilə də örtülütoxumlulardan bəhs edəcəyik, çünki bu bitkilərin bir çox quru ekosistemlərində birincili istehsalçı olub, təsərrüfat baxımından əhəmiyyətlidir. Bu fəsil əsas etibarilə kök, budaq və yarpaqlarda baş tutan qeyri-cinsi böyümədən bəhs edir. Əsasən, iki örtülütoxumlu qrupunu öyrənəcəyik: ikiləpəlilər və birləpəlilər (Şəkil 30.16). Daha sonra, Fəsil 38-də örtülütoxumluların reproduktiv böyüməsi haqqında danışacağıq: güllər, toxumlar və meyvələri.

BAŞLIQ 35.1

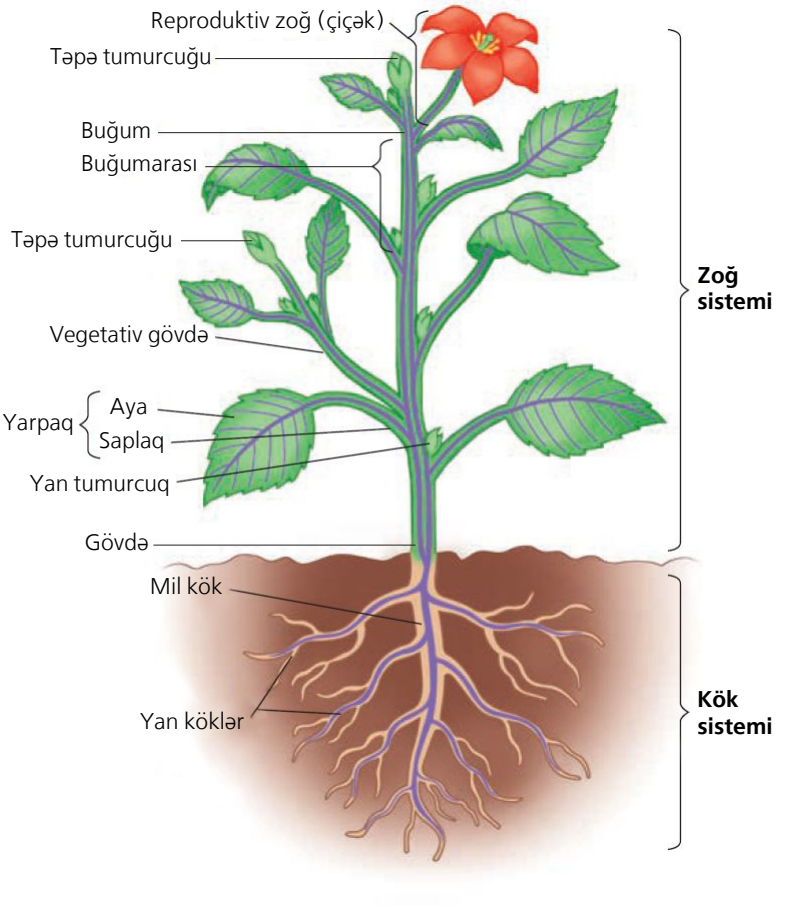
Bitkilər orqan, toxuma və hüceyrələrdən ibarət iyerarxik quruluşa malikdir

Bir çox heyvanlar kimi, bitkilər də hüceyrələr, toxumalar və orqanlardan ibarətdir. **Hüceyrə** həyatın təməl vahidir. **Toxuma** müəyyən funksiya yerinə yetirən bir və ya daha artıq hüceyrə növündən ibarət hüceyrə toplusudur. Birlikdə müəyyən funksiyaları həyata keçirən bir sıra toxuma növləri isə öz növbəsində birləşərək **orqanı** əmələ gətirir. Bitkilərin fiziologiyası haqqında öyrəndikcə təbii seçmənin hər bir səviyyədə bitki funksiyasına uyğun gələn struktur əmələ gətirməsinə fikir verin. Bitki orqanlarının strukturları ilə tanış olduğumuz üçün müzakirəmizi elə bu orqanlardan başlayırıq.

Borulu Bitkilərin Təməl Orqanları: Kök, Budaq və Yarpaq

TƏKAMÜL Borulu bitkilərin təməl morfologiyası onların quruda yaşayan və iki fərqli mühitdən – yerin üstündən və altından resurs əldə edən orqanizmlər olaraq keçdikləri təkamül yolunu əks etdirir. Onlar su və mineralları torpaq səthinin altından, CO_2 və işığı isə torpağın üstündən əldə etməlidir. Bu resursları səmərəli şəkildə əldə etmə qabiliyyəti üç təməl orqanın: kök, budaq və yarpaqların təkamülü ilə əlaqəlidir. Bu orqanlar **kök sistemi** və **zoğ sistemini** (budaq və yarpaqlardan ibarət) əmələ gətirir **(Şəkil 35.2)**. Bir neçə istisnanı çıxmaq şərtilə, borulu bitkilər həyatda qalmaq üçün hər iki sistemdən asılıdır. Bir neçə istisnanı çıxmaq şərtilə, borulu bitkilər həyatda qalmaq üçün hər iki sistemdən asılıdır. Köklər

Şəkil 35.2 Çiçəkli bitkiyə ümumi baxış. Bitkinin bədəni birbirinə kəsintisiz ötürücü toxuma (bu diaqramdakı bənövşəyi xətlər) ilə bağlanmış kök və zoğ sistemlərindən ibarətdir. Burada göstərilən xəyali bir ikiləpəlidir.



demək olar ki, heç vaxt fotosintetik olmur. Zoğ sistemindən idxal olunan *fotosintatlar*, yəni fotosintezdə istehsal olunan qlükoz və digər karbohidratlar olmadan, köklər qidasız qalır. Digər tərəfdən, zoğ sistemi də torpaqdan alınan su və minerallardan asılıdır.

Köklər

Kök borulu bitkini torpağa bərkidən, mineral və su udan, həmçinin çox vaxt karbohidrat və digər ehtiyatları saxlayan orqandır. *Əsas kök* toxum rüşeymindən əmələ gələn və cücərən toxumdan çıxan ilk kökdür (eyni zamanda ilk orqandır). Əsas kök böyüdükcə ondan **yan köklər** budaqlanmağa başlayır ki, bu da kök sisteminin torpaqdan su və mineral udma qabiliyyətini, habelə bitkini torpağa bərkitmə bacarığını inkişaf etdirir.

Böyük gövdə kütləsinə malik hündür və dik bitkilər, adətən, mil kök sisteminə malik olur. Bu sistem **mil kök** adlanan və əsas kökdən inkişaf edən şaquli kökə sahib olur. Mil kök sistemində udma funksiyası, əsasən, yan köklərin ucları tərəfindən yerinə yetirilir. Mil kök enerji baxımından bahalı olsa da, bitkini torpağa daha möhkəm bərkitməyə şərait yaradır. Mil kök bitkini aşmaqdan qorumaqla onun daha yuxarılara



➤ **Şəkil 35.3 Turp cücərtisinin əmici telləri.** Minlərlə əmici tel kök uclarından bir qədər yuxarıda çıxır. Onlar kökün səth sahəsiniəhəmiyyətli dərəcədə artıraraq su və mineralların torpaqdan udulmasını asanlaşdırır.

doğru uzanmasına imkan verir. Bu da öz növbəsində bitkiyə daha əlverişli işıq şəraitinə çıxmaqda, bəzi hallarda tozcuq və toxumları səpələməkdə üstünlük verir. Mil köklər qida toplamaq üçün də ixtisaslaşa bilir.

Kiçik borulu və ya üfüqi vəziyyətdə böyüyən bitkilər otyeyən heyvanlar tərəfindən qopardılıb məhv olmaq təhlükəsi altında olur. Belə bitkilər üçün torpağa bərkidilmənin ən əlverişli yolu *saçaqlı kök sistemidir*. Bu kök sistemi torpağın altına yayılan çox sayda nazik köklərdən ibarət olur (Şəkil 30.16). Saçaqlı kök sistemi olan bitkilərdə (birləpəlilərin çoxu daxil olmaqla) əsas kök çox tez məhv olur və mil kök əmələ gətirmir. Əvəzində gövdədən çox sayda kiçik köklər çıxmağa başlayır. Bunlar əlavə köklər adlanır. Əlavə termini qeyri-adi yerlərdən, məsələn, gövdə və ya yarpaqdan çıxan bitki orqanları üçün istifadə olunur. Belə köklərin hər biri əlavə köklərə budaqlanır, onlar da öz növbəsində budaqlanaraq yeni əlavə köklər yaradır. Kök saçaqları torpağın üst qatını möhkəmləndirdiyi üçün ot kimi sıx saçaqlı kök sisteminə malik bitkilər torpağın eroziyasının qarşısını alır.

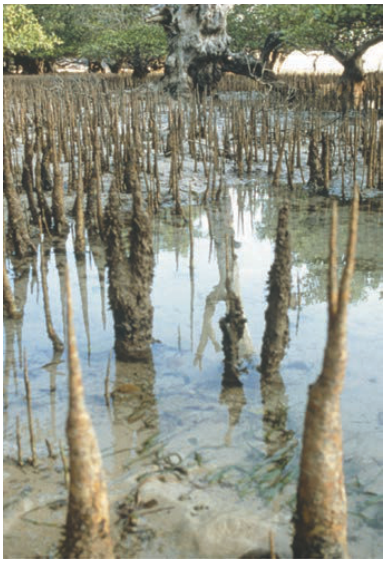
Bitkilərin əksəriyyətində su və mineralların udulması daha çox uzanan köklərin ucunda, kök epidermisinin barmağabənzər çıxıntıları olan **əmici tellərin** çıxaraq kökün səth sahəsini artırdığı yerlərdə baş verir **(Şəkil 35.3)**. Bundan əlavə bir çox kök sistemləri torpaqdakı göbələklərlə mikoriza əlaqələri adlanan simbiotik əlaqəyə girərək bitkinin mineral udma qabiliyyətini artırır (Şəkil 31.15). Bir sıra bitkilərin kökü xüsusi funksiyaları həyata keçirmək üçün ixtisaslaşıb **(Şəkil 35.4)**.



▲ **Dayaq köklər.** Qarğıdalının əlavə hava kökləri dayaq köklərdir, çünki bitkinin ağır üst hissəsinə dayaq verir. Torpağın altından və ya üstündən çıxmasından asılı olmayaraq, yetişmiş qarğıdalı bitkisinin bütün kökləri əlavədir.



▲ **Meyvə köklər.** Bir çox bitkilər, o cümlədən burada göstərilən adi çuğundur qida və suyu köklərində toplayır.



▲ **Pnevmatoforlar.** Hava kökləri olaraq da bilinən pnevmatoforlar qabarma zonalarındakı bataqlıqlarda böyüyən manqrov ağacı kimi ağaclarda olur. Çəkilmə sonrası suyun səthindən üstdə qalan bu kök sistemi qatı, su ilə doymuş bataqlıq palçığında əskik olan oksigenin havadan alınmasında iştirak edir.



◄ **Şəkil 35.4 İxtisaslaşmış köklər**

◄ **Lövhəvari köklər.** Tropiklərdəki rütubətli şəraitdən dolayı hündür bitkilərin çoxunun köklər gözlənilməz dərəcədə səthidir. Şəkildə göstərilən Venezualadakı *Gyranthera caribensis* bitkisində olan növdən, dayaq divarına bənzəyən hava kökləri bitki gövdəsinə dayaq verir.



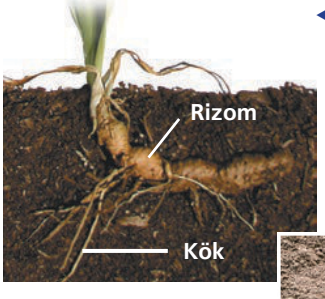
► **"Boğucu" hava kökləri.** Boğucu fikusun toxumları hündür ağacların girinti-çıxıntılarında cücərir. Bitkinin hava kökləri yerə doğru uzandıqca ev sahibi ağacı və ətrafdakı obyektləri, məsələn, bu şəkildə göstərilən Kamboca-dakı məbədi əhatəyə alır. Gövdə yuxarıya doğru uzandıqca ev sahibi bitkinin üzərinə kölgə salaraq onu öldürür.

Gövdələr

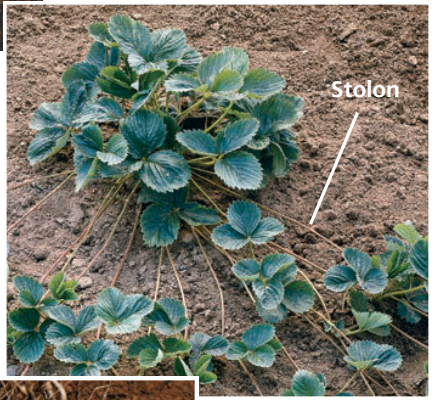
Gövdə üzərindən yarpaq və tumurcuqlar çıxan bitki orqanıdır. Gövdənin əsas funksiyası yarpaqlarda fotosintezi maksimal dərəcədə artırmaq üçün uzanmaq və zoğu lazımi tərəfə istiqamətləndirməkdir. Gövdənin digər funksiyası cinsi strukturları daha yüksəyə çıxararaq tozcuq və meyvələrin yayılmasına kömək etməkdir. Bundan əlavə, yaşıl gövdələr müəyyən qədər fotosintez edə bilir. Hər gövdə növbəli şəkildə düzülmüş buğum və buğumaralarından ibarətdir. Yarpaqların gövdəyə birləşdiyi yerə **buğum**, iki buğum arasında yerləşən gövdə seqmentinə isə **buğumarası** deyilir (Şəkil 35.2). Cavan gövdənin böyüməsi böyük ölçüdə **təpə tumurcuğunda** baş verir. Təpə tumurcuqları gövdədəki yeganə növ tumurcuqlar deyil. Yarpağın gövdəyə birləşdiyi yerin yuxarısında (yarpaq qoltuğu) **yan tumurcuq** adlanan, budağa, bəzi hallarda isə tikana və ya çiçəyə çevrilə bilən tumurcuqlar olur.

Bəzi bitkilərdə gövdə qida ehtiyatını toplaya və ya qeyri-cinsi çoxalma kimi fərqli funksiyaları yerinə yetirə bilir. Belə ixtisaslaşmış gövdələri, o cümlədən rizom, stolon və yumruları köklərlə səhv salmaq asandır **(Şəkil 35.5)**.

Şəkil 35.5 İxtisaslaşmış gövdələr.



Rizomlar. Süsən bitkisində gövdənin aşağısı rizoma bir örnəkdir. Rizom torpaq səthinin dərhal altında böyüyən üfüqi zoğdur. Rizomdakıyan tumurcuqlardan şaquli zoğlar çıxır.



Stolonlar. Burada göstərilən çiyələk bitkisində torpaq səthi boyunca böyüyən üfüqi zoğlar olan stolonlardır. Buğumlarda yaranan bitkiciklər ana bitkinin qeyri-cinsi çoxalmasına imkan verir.



Yumrular. Burada göstərilmiş kartoflar kimi yumrular rizom və ya stolonların qida ehtiyatı yığmaq üçün ixtisaslaşmış sonluqlarıdır. Kartofun gözcükləri buğumların yerini işarə edən yan tumurcuq dəstələridir.

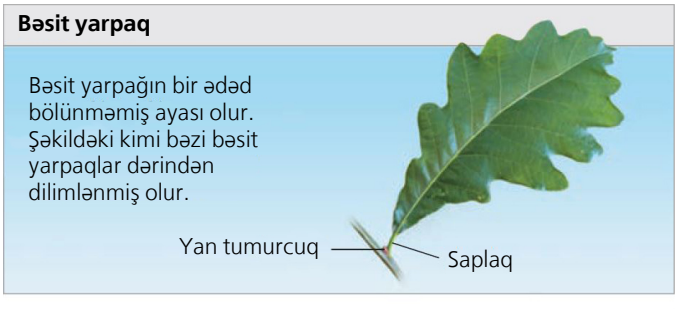
Yarpaqlar

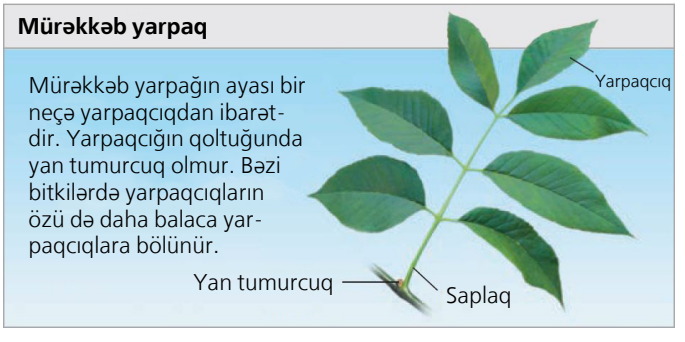
Borulu bitkilərin əksəriyyətində **yarpaq** bitkinin əsas fotosintetik orqanıdır. Yarpaqlar günün qarşısını almaqdan əlavə atmosferlə qaz mübadiləsi aparır, istiliyi bitki bədənindən buraxır, eyni zamanda herbivor və patogenlərə qarşı özlərini qoruyur. Bu funksiyalar bir-birilə ziddiyyətli fizioloji, anatomik və morfoloji xüsusiyyətlər tələb edə bilər. Məsələn, sıx tüklərdən ibarət örtük herbivor həşəratları dəf etməkdə effektiv ola bilər, amma eyni zamanda havanı yarpaq səthində zəbt edərək qaz mübadiləsini zəiflədər və bunun nəticəsində fotosintezi yavaşladar. Yarpaqların bu ziddiyyətli tələblərdən və kompromislərdən dolayı həddən artıq çeşidli quruluşu olur. Ümumi götürdükdə yarpaq yastı **ayadan** və yarpağı buğum bölgəsində gövdəyə birləşdirən **saplaqdan** ibarətdir (Şəkil 35.2). Ot və digər birləpəlilərin saplağı olmur. Yarpağın gövdəyə bağlanan hissəsi gövdə ətrafında qın əmələ gətirir.

Bir və ikiləpəlilər yarpaqlardakı ötürücü toxumanın, yəni **damarların** düzülüşünə görə bir-birindən fərqlənir. Birləpəlilərin çoxunda bərabər diametrli, yarpaq ayası boyunca paralel gedən əsas damarlar olur. İkiləpəlilərin yarpaqlarında isə, adətən, ana damar və ondan budaqlanmış kiçik damarların yaratdığı damar toru olur (Şəkil 30.16).

Taksonomiyaçılar örtülütoxumluları təyin edəndə, əsasən, çiçək morfologiyasına istinad etsələr də, yarpaq quruluşu, damarlanması və yarpaqların fəzada düzülüşündən də istifadə edirlər. **Şəkil 35.6** bəsit və mürəkkəb yarpaq quruluşları arasındakı fərqləri təsvir edir. Mürəkkəb yarpaqlar güclü külək qarşısında yırtılmağa davamlıdır. Onlar eyni zamanda yarpağa daraşmış bəzi patogenləri bir yarpaqcıqda həbs edib onların bütün yarpağa yayılmasının qarşısını ala bilir.

Şəkil 35.6 Bəsit və mürəkkəb yarpaqlar.





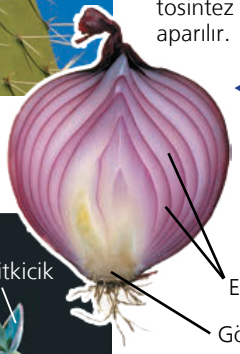
Şəkil 35.6 İxtisaslaşmış yarpaqlar.

Bığcıqlar. Bu noxud bitkisinin dayağa tutunmaq üçün istifadə etdiyi bığcıqlar şəklini dəyişmiş yarpaqlardır. Dayağa yapışdıqdan sonra bığcıqlar onun ətrafında burularaq bitkini dayağa yaxınlaşdırır. Bığcıqlar çox vaxt dəyişmiş yarpaqlar olsa da, bəzi hallarda (məsələn, üzüm bitkisində) gövdədən əmələ gəlir.





Tikanlar. Burada göstərilmiş hind ənciri kimi kaktuslardakı tikanlar yarpaqların şəkildəyişməsidir. Fotosintez lətli yaşıl gövdə tərəfindən aparılır.



Ehtiyat yarpaqları. Bu kəsilmiş soğandakı kimi soğanaqların qısa, yeraltı gövdəsi və qida toplamaq üçün ixtisaslaşmış yarpaqları olur.



Reproduktiv yarpaqlar. *Kalanchoë daigremontiana* kimi bəzi sukkulent bitkilərdə yarpaqlar əlavə bitkiciklər istehsal edir. Bu bitkiciklər yarpaqdan qopub düşərək torpaqda kök salır.

Yarpağın morfoloji xassələri çox vaxt mühitin təsiri altında dəyişdirilmiş genetik proqramların məhsulu olur. **Elmi Bacarıq Məşğələsindəki** datanı şərh edərək qırmızı ağcaqayında yarpaq morfologiyasının formalaşması üçün genetika və mühitin oynadığı rolu öyrənin.

Demək olar ki, bütün yarpaqlar fotosintez üçün ixtisaslaşıb. Buna baxmayaraq, bəzi bitkilərin yarpaqları dəstək, müdafiə, ehtiyat və çoxalma kimi əlavə funksiyaları yerinə yetirmək üçün uyğunlaşıb **(Şəkil 35.7)**.

Örtük, Ötürücü və Əsas Toxumalar

Borulu bitkilərin hər üç təməl orqanı (kök, gövdə və yarpaq) üç növ toxumadan ibarətdir: örtük, ötürücü və əsas toxumalar. Bu ümumi növlərin hər biri **toxuma sistemi** yaradır. Bu sistem bütün bitki boyu kəsintisiz olub orqanları bir-birilə əlaqələndirir. Lakin toxumaların spesifik xassələri və məkandakı əlaqələri orqandan orqana dəyişir **(Şəkil 35.8)**.

Örtük toxuması bitkinin xarici müdafiə təbəqəsini əmələ gətirir. Eynilə insan dərisi kimi, bu təbəqə də fiziki

ELMİ BACARIQ MƏŞĞƏLƏSİ

Sütun Qrafikləri ilə Datanın Şərhi



Genetika, Yoxsa Tərbiyə: Şimali Qırmızı Ağcaqayınının Yarpaqları Nəyə Görə Cənubi Qırmızı Ağcaqayınınkından Daha "Dişlidir"? Qırmızı ağcaqayında *(Acer rubrum)* yarpaqların hamısı eyni deyil. Şimal bölgələrində böyüyən ağaclarda yarpaq kənarlarındakı "dişlər" ölçü və say baxımından cənubdakılardan fərqlənir. (Burada göstərilən yarpaq bu iki ekstrimin ortasında yer alır) Bu morfoloji fərqlərin səbəbi şimali və cənubi *Acer rubrum* populyasiyalarındakı genetik fərqlərdir, yoxsa bu iki bölgə arasındakı temperatur fərqliliyi kimi mühit faktorları gen ekspressiyasına təsir edir?

Təcrübə Necə Aparılmışdır? Coğrafi enlik baxımından bir-birindən fərqlənən dörd ərazidən (Ontario (Kanada), Pensilvaniya, Cənubi Karolina və Florida) *Acer rubrum* toxumları götürülmüşdür. Ərazilərdən toplanmış toxumlar daha sonra şimali (Rod-Aylend) və cənubi (Florida) ərazilərdə əkilmişdir. Bir neçə ildən sonra iki ərazidə böyüyən dörd qrup bitkidən yarpaqlar toplanmışdır. Bir dişin orta sahəsi və yarpaq sahəsinə düşən orta diş sayı hesablanmışdır.

Təcrübə Datası

Toxumun Alındığı Yer	Bir dişin orta sahəsi (sm^2)		Yarpağın Hər sm^2-a Düşən Orta Diş Sayı	
	Rod-Aylenddə əkilmiş	Floridada əkilmiş	Rod-Aylenddə əkilmiş	Floridada əkilmiş
Ontario (43.32°N)	0.017	0.017	3.9	3.2
Pensilvaniya (42.12°N)	0.020	0.014	3.0	3.5
Cənubi Karolina (33.45°N)	0.024	0.028	2.3	1.9
Florida(30.65°N)	0.027	0.047	2.1	0.9

Data D. L. Royer et al., Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*, PLoS ONE 4(10):e7653 (2009).

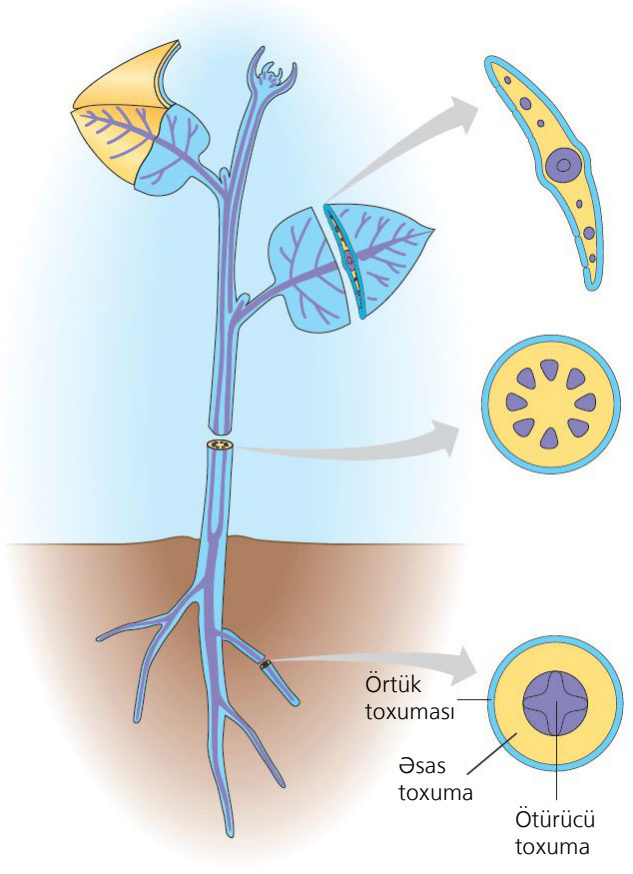
DATANI ŞƏRH EDİN

1. Diş ölçüsü və diş sayı üçün ayrı-ayrı sütun qrafikləri quraşdırın. (Sütun qrafikləri ilə bağlı daha ətraflı məlumat üçün Əlavə F-ə nəzər salın.) Şimaldan cənuba doğru *Acer rubrum*-un diş ölçüsü və sayı necə dəyişir?

2. Dataya əsasən yarpaq dişlərinin özəlliklərini əsas nə təyin edir: genetik kimlik (genotip), mühitdəki dəyişikliklərə reaksiya vermə bacarığı (fenotipik plastiklik), yoxsa hər ikisi? Suala cavab verərkən dataya birbaşa istinad edin.

3. Yarpaq fosillərinin "dişliliyi" paleoiqlimşünaslar tərəfindən ərazinin keçmişdəki temperaturunu təxmin etmək üçün istifadə olunmuşdur. Əgər Cənubi Karolinada 10 000 illik qırmızı ağcaqayın yarpağı fosilində kvadrat santimetrə düşən orta diş sayı 4.2-dirsə, 10 000 il əvvəl Cənubi Karolinadakı temperatur indikinə nəzərən necə fərqli olmuş ola bilər? Cavabınızı izah edin.

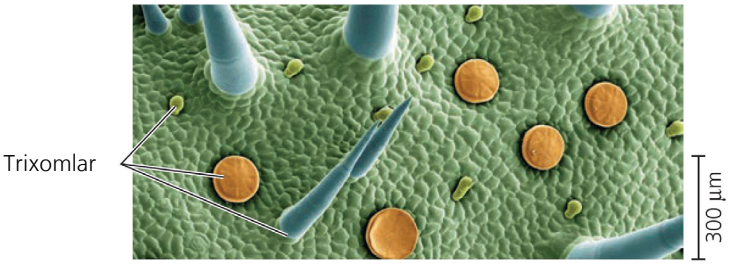
Şəkil 35.8 Üç toxuma sistemi. Örtük toxuma sistemi (göy) bitkinin bütün bədəni üçün qoruyucu təbəqə rolunu oynayır. Materialları kök və zoğ sistemləri arasında hərəkət etdirən ötürücü toxuma sistemi (çəhrayı) də bədən boyu kəsintisiz olsa da, hər orqanda fərqli quruluş alır. Metabolik funksiyaları həyata keçirən əsas toxuma sistemi (sarı) hər orqanda ötürücü və örtük toxumalar arasında yerləşir.



zədəyə və patogenlərə qarşı ilkin sədd rolunu oynayır. Oduncaqsız bitkilərdə örtük sıx düzülmüş hüceyrələrdən ibarət **epidermis** adlı tək bir toxuma növündən ibarətdir. Yarpaqlarda və bir çox gövdə növlərində epidermisin üstünü örtən **kutikul** adlı mumlu təbəqə su itkisinin qarşısını alır. Oduncaqlı bitkilərdə **periderm** adlı qoruyucu təbəqə bitkinin yaşlı gövdə və köklərində epidermisin yerini alır. Epidermisin bitkini su itkisi və xəstəlikdən qorumaqla yanaşı, hər orqanda xüsusi xassələri olur. Köklərdə torpaqdan alınan su və minerallar epidermis, xüsusilə də əmici tellər üzərindən udulur. Həddən artıq ixtisaslaşmış epidermis hüceyrələri olan qoruyucu hüceyrələr zoğlarda qazların mübadiləsində iştirak edir. Zoğlarda rastlanan bir digər növ ixtisaslaşmış epidermis hüceyrəsi növü **trixom** adlanan çıxıntılardır. Bəzi səhra bitkilərində tükəbənzər trixomlar su itkisinin qarşısını alır və ifrat işığı əks etdirir. Bəzi trixomlar keçilməsi çətin formalar alaraq, yapışqan və ya zəhərli maddələr ifraz edərək bitkini həşəratlara qarşı müdafiə edir **(Şəkil 35.9)**.

Ötürücü toxumanın əsas funksiyaları maddələrin bitki boyu hərəkətinə imkan vermək və bitkiyə fiziki dəstək verməkdir. Ötürücü toxumanın iki əsas növü ksilema və floemadır. **Ksilema** su və suda həll olmuş mineralları köklərdən zoğlara aparır. **Floema** isə fotosintez məhsulları olan şəkərləri istehsal olunduqları yerdən (adətən, yarpaqlar) ehtiyac olan yerlərə (adətən, köklərə və böyüməkdə olan yerlərə, məsələn, inkişafda olan yarpaq və meyvələrə) aparır. Kök və ya gövdənin ötürücü toxuması bütövlükdə **stela** adlanır (Yunanca "sütun" sözündən). Stelanın quruluşu bitkinin növündən və orqandan asılı olaraq dəyişir. Məsələn, örtülütoxumlularda kök stelası ksilema və floemadan ibarət bütöv **ötürücü silindr** formasında olsa da, gövdə və yarpaqların stelaları ayrı-ayrı floema və ksilema liflərindən ibarət *ötürücü topalardan* ibarət olur (Şəkil 35.8). Ksilema və floemanın hər ikisi nəqliyyat, həmçinin dayaq üçün ixtisaslaşmış müxtəlif hüceyrə növlərindən ibarətdir.

Şəkil 35.9 Yarpaq səthində trixomların müxtəlifliyi. Mərzə (*Origanum majorana*) bitkisinin səthində üç növ trixoma rast gəlinir. Oxabənzər trixomlar sürünən həşəratların hərəkətinə mane olur, digər iki növ trixom isə müdafiə məqsədilə yağ və digər kimyəvi maddələr ifraz edir (rənglənmiş SEM).



Nə örtük, nə də ötürücü toxuma növlərinə uymayan toxumalar **əsas toxuma sistemini** əmələ gətirir. Ötürücü toxumadan daha da içəridə yerləşən əsas toxuma **özək**, ötürücü toxumadan xaricdə yerləşən əsas toxuma isə **qabıq** adlanır. Əsas toxumanın funksiyası təkcə yer doldurmaq deyil. Ona həm də ehtiyat, fotosintez, dayaq və qısaməsafəli nəqliyyat funksiyaları üçün ixtisaslaşmış hüceyrələr də daxildir.

Bitki Hüceyrələrinin Əsas Növləri

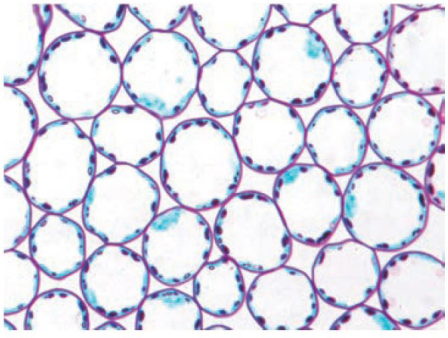
Digər çoxhüceyrəli orqanizmlərdə olduğu kimi, bitkilərdə də hüceyrələr *başqalaşma* keçirir, yəni inkişaf zamanı struktur və funksiya baxımından ixtisaslaşır. Hüceyrə başqalaşması zamanı sitoplazma, hüceyrə divarı və orqanellərdə dəyişikliklər baş verir. Növbəti iki səhifədə verilmiş **Şəkil 35.10** bitkidəki əsas hüceyrə növlərini təsvir edir. Şəklə baxarkən xüsusi funksiyanı mümkün edən struktur adaptasiyalarına diqqət edin. Bundan əlavə bitki hüceyrəsinin təməl strukturuna da bir daha nəzər sala bilərsiniz (Şəkil 6.8 və 6.28).

YOXLAMA 35.1

1. Ötürücü toxuma yarpaq və köklərin birlikdə çalışaraq bütöv bir bitkinin böyüməsi və inkişafına töhfə verməyə necə imkan yaradır?
2. **ƏGƏR ➤** İnsanlar fotoavtotrof olsaydılar, yəni işıq enerjisini fotosintez vasitəsilə tutub öz qidalarını istehsal edə bilsəydilər, anatomiyamız indikindən necə fərqlənərdi?
3. **ƏLAQƏ QUR ➤** Mərkəzi vakuolların və sellülozdan tikilmiş hüceyrə divarının bitkinin böyüməsinə necə töhfə verdiyini izah edin (Başlıq 6.4 və 6.7-yə nəzər salın).

▼ Şəkil 35.10 İxtisaslaşmış Bitki Hüceyrələrinə Baxış

Parenxima Hüceyrələri

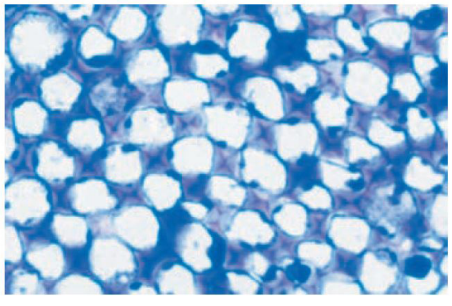


Birgöz bitkisində *(Ligustrum)* **parenxima hüceyrələri** (İM)

25 µm

Yetkin **parenxima hüceyrələri** nisbətən nazik və elastik olan birincili divarlara malik olsa da, çox vaxt ikincili divarlara sahib olmur. (Birincili və ikincili hüceyrə divarlarını nəzərdən keçirmək üçün Şəkil 6.27-yə baxın.) Yetkin parenxima hüceyrələrinin, adətən, böyük bir mərkəzi vakuolu olur. Parenxima hüceyrələri bitkinin metabolik funksiyalarının çoxunu yerinə yetirir, müxtəlif üzvi məhsulları sintez edir və saxlayır. Məsələn, fotosintez yarpaqdakı parenxima hüceyrələrinin xloroplastları daxilində baş verir. Kök və gövdələrdəki bəzi parenxima hüceyrələrində nişasta saxlayan və amiloplast adlanan rəngsiz plastidlər var. Bir çox meyvələrin ətli toxuması, əsasən, parenxima hüceyrələrindən ibarətdir. Parenxima hüceyrələrinin əksəriyyəti, müəyyən şərtlərdə (məsələn, yara bərpası zamanı) digər bitki hüceyrələrinə bölünmə və fərqlənmə qabiliyyətini saxlayır. Bir parenximə hüceyrəsindən bütöv bir bitki yetişdirmək belə mümkündür.

Kollenxima Hüceyrələri

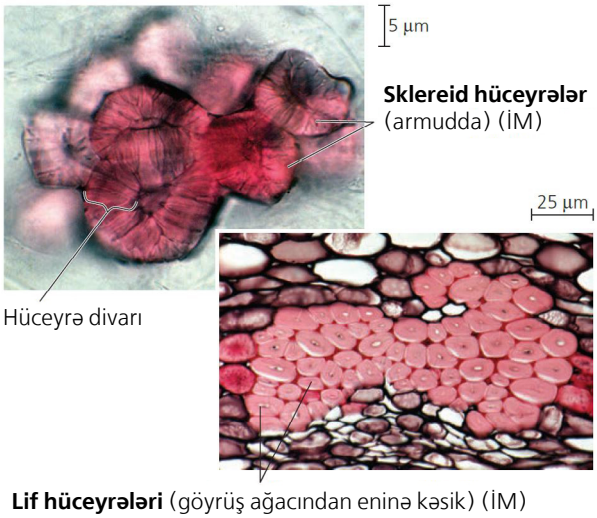


Kollenxima hüceyrələri *(Helianthus* gövdəsindən*)* (İM)

5 µm

Tellər şəklində qruplaşmış **kollenxima hüceyrələri** (burada eninə kəsikdə göstərilmişdir) bitki zoğunun cavan hissələrinə dəstək verir. Formaca uzunsov olan kollenxima hüceyrələrinin divarları parenxima hüceyrələrinkinə nisbətən daha qalın birincili divarlar olsa da, qalınlaşma qeyri-bərabər gedir. Cavan zoğlarda və saplaqlarda, adətən, epidermisin dərhal altında kollenxima hüceyrələrindən ibarət tellər olur. Kollenxima hüceyrələri böyüməni məhdudlaşdırmadan elastik dəstək verir. Yetkin kollenxima hüceyrələri canlı və elastikdir və aşağıda müzakirə edəcəyimiz sklerenxima hüceyrələrindən fərqli olaraq dəstək verdikləri yarpaq və gövdələrlə birgə uzanır.

Kollenxima Hüceyrələri



Lif hüceyrələri (göyrüş ağacından eninə kəsik) (İM)

Sklerenxima hüceyrələri də bitkidəki dəstəkləyici elementlər kimi fəaliyyət göstərir, lakin kollenxima hüceyrələrinə nisbətən daha sərtdir. Hüceyrələrin uzanmasından sonra sklerenxima hüceyrələrində qalın və çoxlu **liqnin** ehtiva edən ikincili hüceyrə divarı istehsal edilir. Həzmi çətin, möhkəmləndirici bir polimer olan liqnin quru ağac kütləsinin dörddə bir hissəsindən çoxunu təşkil edir. Liqnin mamırkimiləri çıxmaq şərtilə bütün borulu bitkilərdə mövcuddur. Yetkin sklerenxima hüceyrələri uzanmır və onlara bitkinin uzununa böyüməyi dayandırmış bölgələrində rast gəlmək olur. Sklerenxima hüceyrələri dəstək funksiyası üçün o qədər ixtisaslaşmışdır ki, funksional baxımdan yetişkin sklerenxima hüceyrələri çox vaxt ölü olur. Buna baxmayaraq, protoplast (hüceyrənin canlı hissəsi) ölməzdən əvvəl ikincili divar istehsal edir. Sərt divarlar, bəzi hallarda yüz illər boyunca bitkini dəstəkləyən "skelet" olaraq qalır.

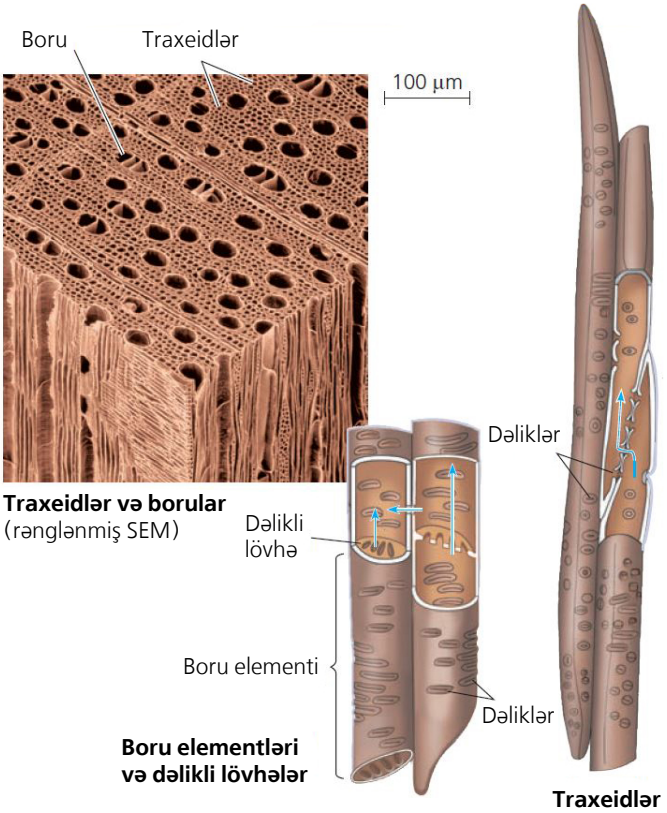
Sklereid və **lif** kimi bilinən iki növ sklerenxima hüceyrəsi tamamilə dəstək və möhkəmlik üçün ixtisaslaşmışdır. Liflərlə müqayisədə daha qutuşəkilli olan və forma baxımından nizamsız olan sklereidlər çox qalın, liqninlə zəngin ikincili divara malikdir. Fındıq və toxum qabıqlarına möhkəmlik, armuda dənəvər tekstura verən sklereidlərdir. Adətən, tellər şəklində qruplaşmış liflər uzun, incə olub, yuxarıya getdikcə daralır. İp düzəltmək üçün istifadə olunan kənaf lifləri və kətan parça toxumaq üçün istifadə olunan kətan lifləri kommersiya məqsədilə istifadə olunan liflərə misaldır.

Ksilemanın Suötürücü Hüceyrələri

Suötürücü hüceyrələrin iki növü olan **traxeid** və **boru elementləri** uzunsov, boruşəkilli və liqninləşmiş hüceyrələr olub funksional yetkinliyə çatanda ölü olur. Bütün borulu bitkilərin ksilemasında traxeidlər olur. Bir çox örtülütoxumlularda, o cümlədən bəzi çılpaqtoxumlularda və toxumsuz borulu bitkilərdə traxeidlərə əlavə olaraq boru elementlərinə rast gəlinir. Traxeid və boru elementləri hüceyrələrinin möhtəviyyatı parçalandıqdan sonra geriyə onların qalınlaşmış hüceyrə divarları qalır ki, bu divarların əhatələdiyi boşluq suyun axması üçün boru əmələ gətirir. Traxeid və boru elementlərinin ikincili divarlarında bəzən dəliklər olur ki, həmin yerdə hüceyrə divarı nazilir və ancaq birincili divardan ibarət olur (Birincili və ikincili divarlarla bağlı Şəkil 6.27-yə istinad edə bilərsiniz). Su qonşu hüceyrələr arasındakı bu dəliklərdən keçərək yanlara doğru hərəkət edə bilir.

Traxeidlər uzun və nazik hüceyrələr olub, yuxarıya doğru getdikcə daralır. Suyun bu hüceyrələr arasında keçidi, əsasən, ikincili divarın mövcud olmadığı dəliklər vasitəsilə baş verir.Boru elementləri traxeidlərlə müqayisədə daha enli, qısa, daha nazik divarlı olub, yuxarıya getdikcə bir o qədər də daralmır. Boru elementləri alt-alta düzülüb boru adlanan uzun və bəzən gözlə görülə bilən damarlar əmələ gətirir. Boru elementlərinin sonluqlarındakı dəlikli (perforasiyalı) lövhələr suyun damarlardan maneəsiz axmasına imkan verir.

Traxeid və boru elementlərinin ikincili divarları liqninlə möhkəmləndirilir. Bu möhkəmlik bitkiyə dəstək verir və onun su nəqliyyatının yaratdığı gərginlik qarşısında aşmamasına imkan verir.



Traxeidlər və borular (rənglənmiş SEM)

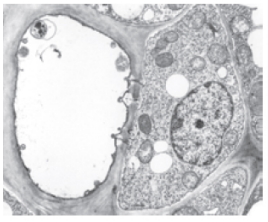
Boru elementləri və dəlikli lövhələr

Traxeidlər

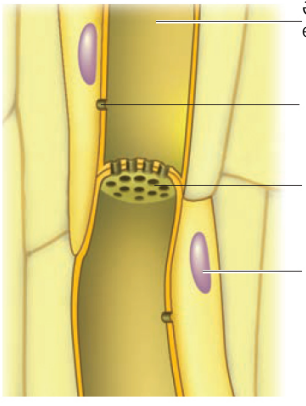
Floemanın Şəkərötürücü Hüceyrələri

Ksilemanın suötürücü hüceyrələrindən fərqli olaraq floemanın şəkərötürücü hüceyrələri funksional yetkinliyə çatanda canlı olur. Toxumsuz borulu bitkilərdə və çılpaqtoxumlularda şəkər və digər üzvi maddələr ələkvari hüceyrələr adlanan uzun və nazik hüceyrələrlə ötürülür. Örtülütoxumlularda bu maddələr **ələkvari boru** elementləri və ya üzvləri adlanan və üst-üstə düzülərək ələkvari borular əmələ gətirən hüceyrə zənciri vasitəsilə ötürülür.

Canlı olmalarına baxmayaraq, ələkvari boru elementlərində nüvə, ribosom, vakuol və sitoskelet elementləri olmur. Hüceyrə möhtəviyyatındakı bu azalma qida maddələrinin hüceyrədən daha asanlıqla keçməsinə imkan verir. Ələkvari boru elementlərini bir-birindən ayıran **ələkvari lövhələr** hüceyrələrarası maye axımına kömək edən dəliklərə malikdir. Hər bir ələkvari boru elementinin yanında ona çoxsaylı plazmodesmalarla bağlanan **yoldaş hüceyrəsi** olur (Şəkil 6.27). Yoldaş hüceyrələrinin nüvə və ribosomları təkcə özləri üçün yox, həm də ələkvari boru elementləri üçün işləyir. Bəzi bitkilərdə yoldaş hüceyrəsi ələkvari boru elementinə şəkər yüklənməsində iştirak edir ki, bu şəkər də daha sonra bitkinin digər hissələrinə ötürülür.

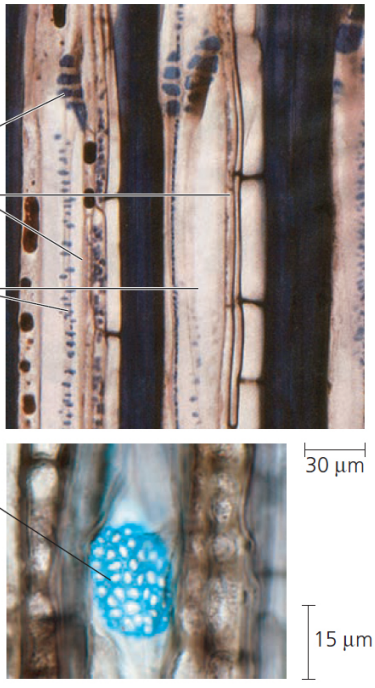


Ələkvari boru elementi (solda) və yoldaş hüceyrəsi: eninə kəsik (TEM)



Ələkvari boru elementləri: uzununa kəsik

Ələkvari boru elementləri: uzununa kəsik (İM)



Ələkvari lövhə və dəlikləri (İM)

BAŞLIQ 35.2

Fərqli meristemlər birincili və ikincili böyümə üçün yeni hüceyrələr əmələ gətirir

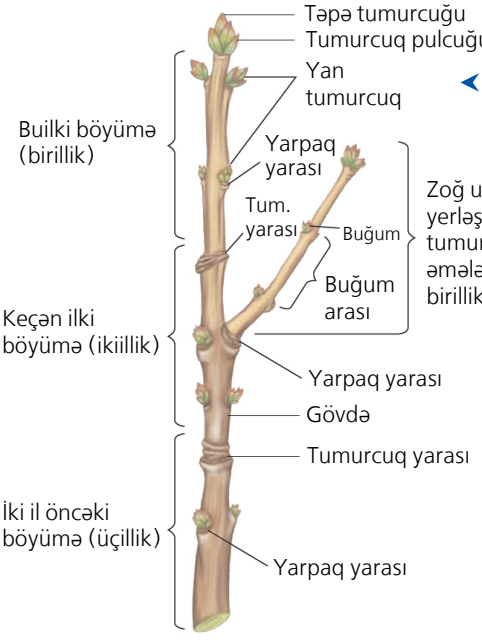
Bitki və heyvanların əksəriyyəti arasındakı əsas fərq bitkilərdə böyümənin rüşeym və ya gənc dövrlərlə məhdudlaşmamasıdır. Bitkilərdə böyümə canlının bütün həyatı boyunca davam edir, buna **qeyri-müəyyən böyümə** deyilir. Bitkilərin böyüməyə davam etməsinin səbəbi **meristem** adlanan başqalaşmamış bir toxumanın bölünərək yeni hüceyrələr əmələ gətirməsi və bu hüceyrələrin öz növbəsində, uzanıb başqalaşmasıdır **(Şəkil 35.11)**. Bir çox bitkilər fəaliyyətsiz dövrlərini çıxmaq şərtilə dayanmadan böyüyür. Müqayisə üçün qeyd edək ki, bir çox heyvanlar və bəzi bitki orqanları (məsələn, yarpaq, tikan və güllər) **müəyyən böyümə** keçirir, yəni müəyyən ölçüyə çatdıqdan sonra böyüməni dayandırır.

Meristemin əsas iki növü olur: apikal (uc) meristem və lateral (yan) meristem. Kök və zoğların uclarında yerləşən **apikal meristem** uzununa böyüməyə, başqa sözlə, **birincili böyüməyə** imkan verən hüceyrələri əmələ gətirir. Birincili böyümə köklərin torpaqda yayılmasına, zoğların isə işıq qəbulunu artırmasına icazə verir. Oduncaqsız bitkirlərdə demək olar ki, bitkinin bütün bədəni birincili böyümə ilə əmələ gəlir. Oduncaqlı bitkilərdə isə uzununa böyüməyi dayandırmış gövdə və kök bölgələri əlavə olaraq eninə də böyüyür. **İkincili böyümə** adlanan belə eninə böyümə **lateral meristemlər** tərəfindən aparılır: ötürücü kambi və mantar kambisi. Bu bölünən hüceyrələrdən ibarət silindrlər kök və gövdələr boyunca uzanır. **Ötürücü kambi** ikincili ksilem (oduncaq) və ikincili floem adlanan ötürücü toxumaları yaradır. Eninə böyümə, əsasən, ikincili ksilemin hesabına baş verir. **Mantar kambisi** isə epidermisi daha qalın və bərk peridermlə əvəzləyir.

Apikal və lateral meristemlərdəki hüceyrələr böyümə mövsümündə tez-tez bölünərək yeni hüceyrələr əmələ gətirir. Yeni hüceyrələrdən bəziləri meristemdə qalıb əlavə hüceyrələr istehsal edir, digərləri isə başqalaşıb toxuma və orqanların tərkibinə daxil olur. Yeni hüceyrələr yaradan hüceyrələrə ənənəvi olaraq *erkən hüceyrələr* deyilsə də, getdikcə bu termin heyvanlarda olduğu kimi bölünmə qabiliyyətini saxlayan başqalaşmamış *kök hüceyrələr* termini ilə əvəzlənir.

Meristemdən ayrılan hüceyrələr yetkin hüceyrəyə çevrilmədən əvvəl bir neçə dəfə bölünə bilər. Birincili böyümə zamanı bu hüceyrələr **birincili meristemlər** adlanan üç toxumanı yaradır: *protoderm, əsas meristem və prokambi.* Bu toxumalar öz növbələrində kök və zoğun üç yetkin toxumasını istehsal edir: örtük, əsas və ötürücü toxumalar. Oduncaqlı bitkilərdəki lateral meristemlərdə də ikincili böyüməyə imkan verən kök hüceyrələr olur.

Birincili və ikincili böyümə arasındakı əlaqəni qış fəslində yarpaqtökən ağacın budağında görmək olar. Zoğun ucunda apikal meristemi qoruyan pulcuqlarla əhatə olunmuş yatmış apikal (uc) tumurcuq yerləşir **(Şəkil 35.12)**. Yazda tumurcuq pulcuqlarından azad olub ardıcıl buğum və buğumaraları istehsal etməklə birincili böyüməyə başlayır.



Şəkil 35.12 Qış budağında üçillik böyümə

Yarpaqların tökülməsindən geriyə qalan yaralar hər böyümə seqmentində buğumların yerini işarələyir. Bir çox budaqda yarpaq yaralarının yerini asanlıqla görmək olur. Hər yaranın üzərində yan tumurcuğu və ya ondan əmələ gələn budaq olur. Bir az daha aşağıda ötən qış təpə tumurcuğu əhatələyən pulcuqlardan qalan tumurcuq yaraları olur. Hər böyümə mövsümündə birincili böyümə zoğları uzadır, ikincili böyümə isə ötən illərdə əmələ gəlmiş bölgələrin diametrini artırır.

Meristemlər bitkinin ömür boyu böyüməsinə imkan versə də, unutmamalıyıq ki, bitkilər də ölür. Həyat dövrələrinin uzunluğuna görə çiçəkli bitkiləri birillik, ikiillik və çoxillik olaraq siniflendirmək olar. Birillik bitkilər həyat dövrələrini – cücərmə, çiçəklənmə, toxum istehsalı və ölüm bir il və ya daha qısa bir müddətdə başa vurur. Bir çox yabanı çiçək, o cümlədən vacib təsərrüfat bitkiləri (məsələn, paxlalılar və ya buğda, düyü kimi dənli bitkilər) birillik olur. Toxum və meyvə istehsalından sonra ölmək növbəti nəslin istehsalı üçün maksimum miqdarda enerji ayırmağa icazə verən strategiyadır. Şalğam kimi ikiillik bitkilər həyat dövrələrini başa vurmaq üçün iki böyümə mövsümü tələb edir və ancaq ikinci ilində çiçək açıb meyvə verir. Ağaclar, kollar və bəzi otların aid olduğu çoxillik bitkilər uzun illər yaşaya bilir. Şimali Amerika düzənliklərindəki bəzi camış otu növlərinin təxminən 10 000 ildir ki, sonuncu buz dövrünün sonlarında cücərən toxumlardan böyüdükləri güman edilir.

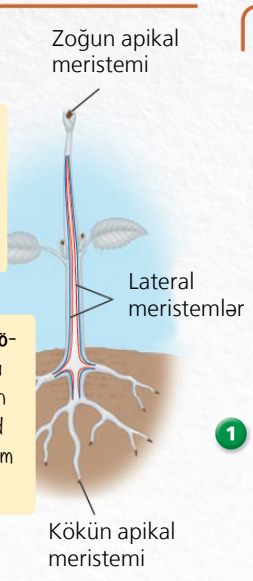
YOXLAMA 35.2

1. Eyni bitkidə birincili və ikincili böyümə bir vaxtda baş verə bilərmi?
2. Kök və gövdələr qeyri-müəyyən böyüsə də, yarpaqlar belə böyümür. Bunun bitkiyə nə faydası ola bilər?
3. **ƏGƏR ➤** Bağban bir mövsüm kök əkdikdən sonra köklərin çox balaca olduğu qənaətinə gəlir. Köklərin ikiillik bitki olduğunu nəzərə alan bağban bir az daha artıq böyüməsi üçün onları yerdə saxlamağa qərar verir. Sizcə, bu nə qədər yaxşı bir fikirdir? Cavabınızı izah edin.

Şəkil 35.11 Birincili və İkincili Böyümənin Vizualizasiyası

Bütün borulu bitkilərdə birincili böyümə, yəni, uzununa böyümə baş verir. Oduncaqlı bitkilərdə buna əlavə olaraq ikincili böyümə, yəni eninə böyümə gedir. Aşağıdakı diaqramları incələyərkən zoğ və köklərin necə eninə və uzununa böyüdüyünü təsəvvürünüzdə canlandırmağa çalışın.

İcmal

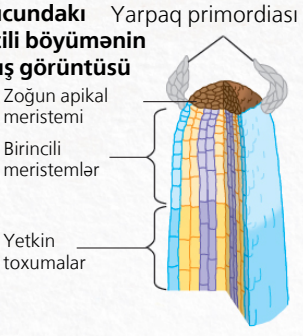


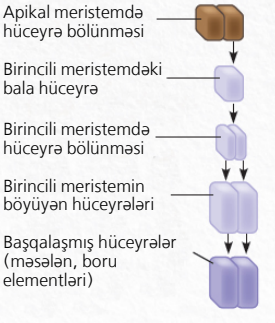
Birincili böyümə (uzununa böyümə) zoğ və köklərin uclarında yerləşən apikal meristemlərin sayəsində baş verir.

İkincili böyümə (eninə böyümə) zoğ və köklər boyu uzanan, birincili böyümənin dayandığı yerlərdə mövcud olan iki növ lateral meristem sayəsində baş verir.

Birincili Böyümə (uzununa böyümə)

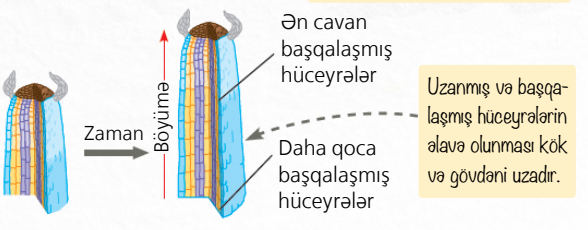
Zoğ ucundakı birincili böyümənin açılmış görüntüsü





Zoğ və kök uclarındakı apikal meristem hüceyrələri başqalaşmamış olur. Bu hüceyrələr bölündə əmələ gələn hüceyrələrdən bəziləri apikal meristemdə qalıb başqalaşmamış hüceyrələrin davamlılığını qoruyur. Digər bala hüceyrələrin bir qismi isə birincili meristem hüceyrələrinə çevrilir. Bölündükdən və uzununa böyüdükdən sonra bu hüceyrələr tamamilə başqalaşaraq yetkin toxumaların tərkibinə keçir.

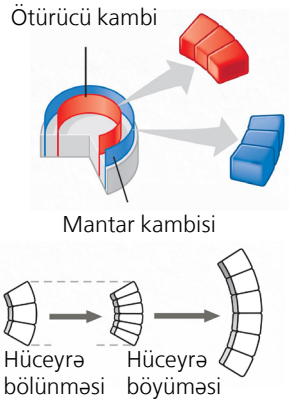
1 *Kökün apikal meristemi kök üsküyü ilə mühafizə olunur. Kökün dörd hissədən ibarət şəklini çəkib müvafiq əraziləri işarələyin: kök üsküyü (ən aşağıda), kök apikal meristemi, birincili meristemlər və yetkin toxumalar.*



İkincili Böyümə (eninə böyümə)

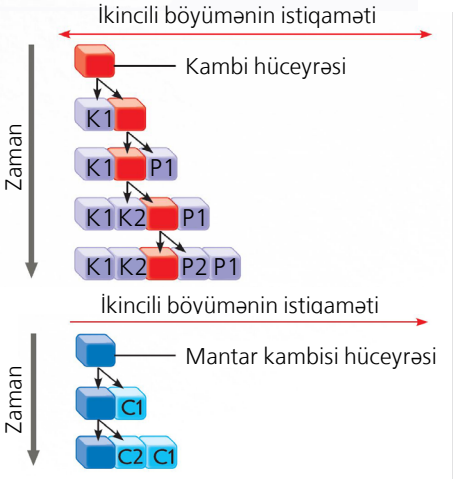
Ötürücü kambi və mantar kambisi adlanan lateral meristemlər bir hüceyrə qalınlığında bölünən hüceyrələrdən ibarət silindrlərdir.

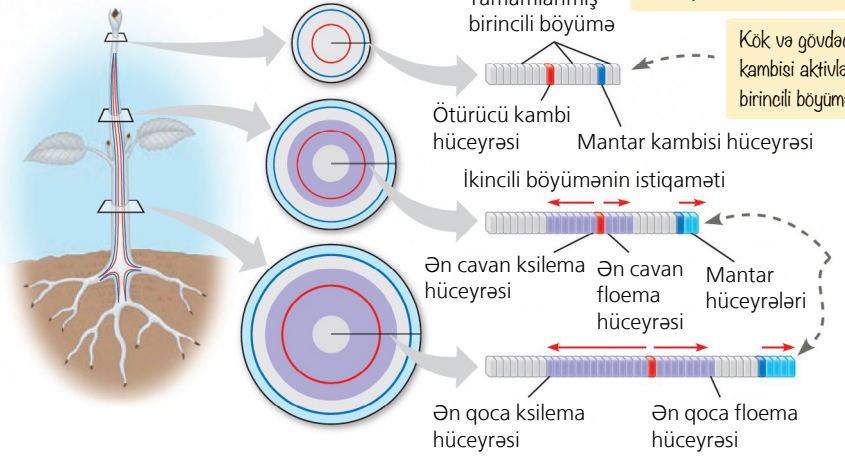
Artan çevrə uzunluğu: Kambi hüceyrəsi bölündükdə bəzən bala hüceyrələrin hər ikisi kambidə qalıb böyüyür və kambinin çevrə uzunluğunu artırır.



İkinci ksilem və floem hüceyrələrinin əlavəsi: Ötürücü kambi hüceyrəsi bölünəndə bəzən bir bala hüceyrə kambinin içəri tərəfində ikincili ksilema (K) hüceyrəsinə və ya çöl tərəfində ikincili floema (F) hüceyrəsinə çevrilir. Burada əmələ gələn ksilema və floema hüceyrə sayı bərabər göstərilsə də, əslində əmələ gələn ksilema hüceyrələrinin sayı daha artıq olur.

Mantar hüceyrələrinin əlavəsi: Mantar kambisi hüceyrəsi bölünəndə bala hüceyrələrdən biri kambinin çöl tərəfində yerləşən mantar hüceyrəsinə (MH) çevrilir.

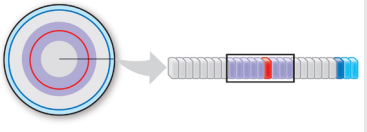




Kök və gövdədə ötürücü və mantar kambisi aktivləşəndə həmin ərazidə birincili böyümə dayanmış olur.

İkincili ksilem və floema hüceyrələri, o cümlədən mantar hüceyrələri əlavə olunduqca kök və gövdə qalınlaşır. Hüceyrələrin çoxu ikincili ksilemdir (oduncaq).

2 *Aşağıda kvadrata alınmış sahədəki hüceyrə cərgəsini çəkərək ikincili böyümənin ardıcıllığını göstərin. Çəkdiyiniz şəkildə ötürücü kambi hüceyrəsini (Ö), ən qocasından (K1) ən cavanına (K5) qədər 5 ədəd ksilema hüceyrəsini və 3 ədəd floema hüceyrəsini (F1-dən F3-ədək) işarələyin. Bundan iki dəfə artıq ksilema və floema hüceyrələrindən ibarət cərgə çəkərək böyümənin necə davam etdiyini göstərin. Ötürücü kambinin mövqeyi necə dəyişir?*



BAŞLIQ 35.3

Birincili böyümə kök və zoğları uzadır

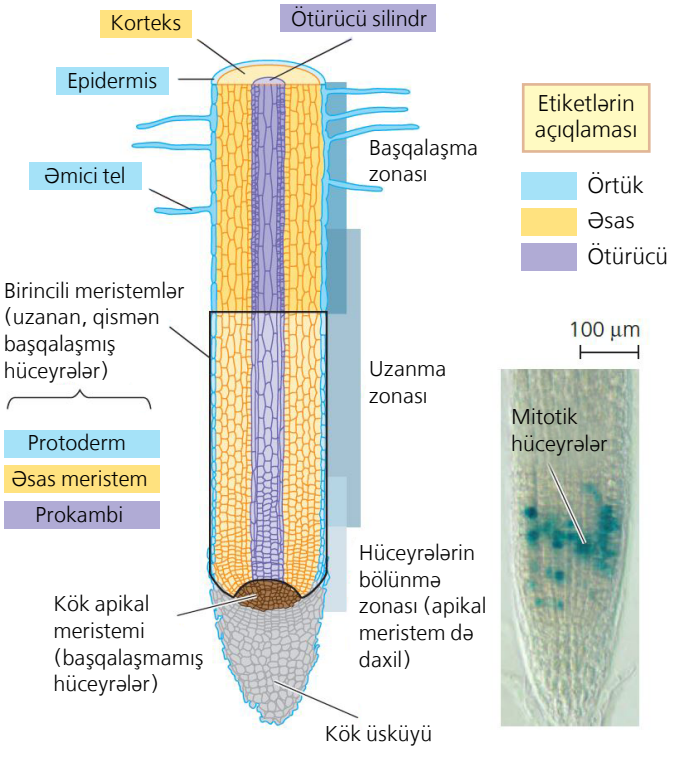
Birincili böyümə birbaşa olaraq apikal meristemlər tərəfindən istehsal olunan hüceyrələr sayəsində baş verir. Oduncaqsız bitkilərdə demək olar ki, bitkinin bütün hissələri birincili böyümədən yaransa da, oduncaqlı bitkilərdə ancaq oduncaqlaşmamış, yenicə formalaşmamış hissələr birincili böyümə sərgiləyir. Kök və zoğların hər ikisi apikal meristemdən yaranan hüceyrələr sayəsində uzansa da, bu orqanlarda birincili böyümənin detalları bir-birindən fərqlənir.

Köklərin Birincili Böyüməsi

Birincili kökdə biokütlənin tamamı kök apikal meristemindən yaranır. Kök torpağı dələrək aşağıya doğru uzandıqca apikal meristem **kök üsküyü** əmələ gətirir ki, toxumanı zədələnməkdən qorusun. Kök üsküyünün istehsal etdiyi polisaxaridlərdən ibarət selik torpağı daha sürüşkən edərək kök ucunun hərəkətini rahatlaşdırır. Böyümə ucdan bir az arxada, qismən üst-üstə düşən və birincili böyümənin fərqli mərhələlərində olan üç zonada baş verir. Bunlar hüceyrələrin bölünmə, uzanma və başqalaşma zonalarıdır **(Şəkil 35.13)**.

Hüceyrələrin bölünmə zonası kök apikal meristeminin kök hüceyrələri və onlardan yaranan hüceyrələrdən ibarətdir. Kökün yeni hüceyrələri, o cümlədən kök üsküyü hüceyrələri bu bölgədə istehsal olunur. Adətən, kök ucundan bir neçə millimetr arxada *uzanma zonası* yerləşir.

Şəkil 35.13 İkiləpəli kökündəki birincili böyümə. Apikal meristemdəki mitotik hüceyrələri mikroqrafda göstərmək üçün hüceyrə bölünməsində iştirak edən siklin proteinə qarşı boyanma aparılmışdır (LM).



Kökdəki böyümənin əsas hissəsi bu bölgədəki hüceyrələrin uzanması ilə baş verir (bəzən hüceyrələr başlanğıcdakından on qat daha uzun ola bilir) və bu uzanma kök ucunu torpağın daha da dərin qatlarına doğru basır. Buna paralel olaraq kökün apikal meristemi uzanma zonasının cavan hissəsinə yeni hüceyrələr əlavə etməyə davam edir. Kökdəki hüceyrələr, adətən, uzanmağı bitirməmişdən əvvəl artıq struktur və funksiya baxımından ixtisaslaşmağa başlayır. Proses davam etdikcə üç birincili meristem: protoderm, əsas meristem və prokambi ortaya çıxmağa başlayır. Başqalaşma və ya yetişmə zonasında hüceyrələr başqalaşmanı tamamlayır və fərqli hüceyrə növlərinə çevrilir.

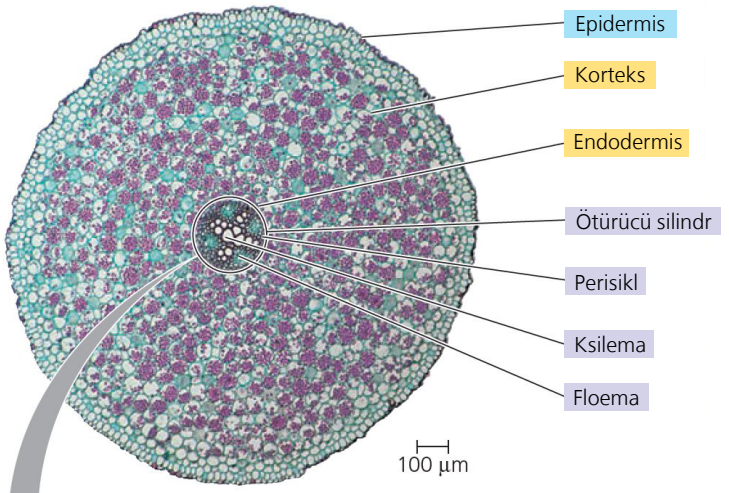
Meristemin ən xarici qatı olan protoderm kökü əhatə edən, bir qat kutikulasız hüceyrələrdən ibarət epidermisi əmələ gətirir. Kök epidermisinin ən əsas xüsusiyyəti əmici tellərdir. Bu dəyişmiş epidermis hüceyrələri su və mineralların udulmasını həyata keçirir. Əmici tellər, adətən, cəmi bir neçə həftə yaşasa da, birlikdə götürüldükdə ümumi kök səth sahəsinin 70-90%-ni təşkil edir. 4 aylıq çovdar bitkisində təxminən 14 milyard əmici tel olduğu hesablanmışdır. Bir ədəd çovdar bitkisinin əmici tellərini uc-uca düzsək, 10 000 km və ya ekvatorun dörddə biri qədər bir məsafə qət etmək olar.

Protoderm və prokambinin arasında yerləşən əsas meristem yetişkin əsas toxumanı yaradır. Köklərin əsasən parenxima hüceyrələrindən ibarət əsas toxuması, ötürücü toxuma və epidermis arasında yerləşən korteks (qabıq) zonasında olur. Korteksdəki hüceyrələr karbohidrat toplamaqdan əlavə, həm də su və duzların əmici tellərdən kökün mərkəzinə daşınmasına da kömək edir. Korteks hüceyrələrinin arasındakı geniş boşluqlar su, mineral və oksigenin əmici tellərdən içəriyə doğru *hüceyrəxarici* diffuziya yolu ilə keçidinə də imkan verir. Korteksin ən daxili qatı **endodermis** adlanır. Bir hüceyrə qalınlığında, silindr formalı olan bu qat kortekslə ötürücü silindr arasındakı sərhəddi əmələ gətirir. Seçici sədd olan endodermis maddələrin torpaqdan ötürücü silindrə keçidini tənzimləyir (Şəkil 36.8).

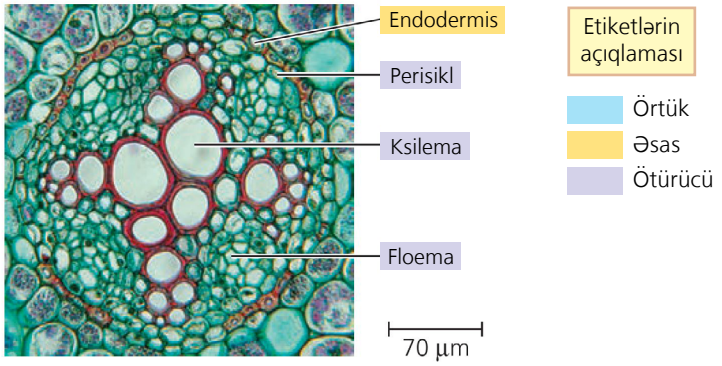
Prokambi ötürücü silindri əmələ gətirir ki, bu silindr ksilema və floemadan ibarət bütöv mərkəzdən və bu özəyi əhatələyən **perisikl** adlanan hüceyrə layından ibarətdir. Bir çox ikiləpəli köklərinin eninə kəsiyində ksilema ulduzabənzər bir formada olur, floema isə "ulduzun" guşələrinin arasındakı boşluqları doldurur **(Şəkil 35.14a)**. Bir çox monokot köklərində isə ötürücü toxuma başqalaşmamış parenxima hüceyrələrindən ibarət özəkdən və mərkəzi əhatə edən, ardıcıl şəkildə ksilema və floema toxumalarından ibarət halqa formasında olur **(Şəkil 35.14b)**.

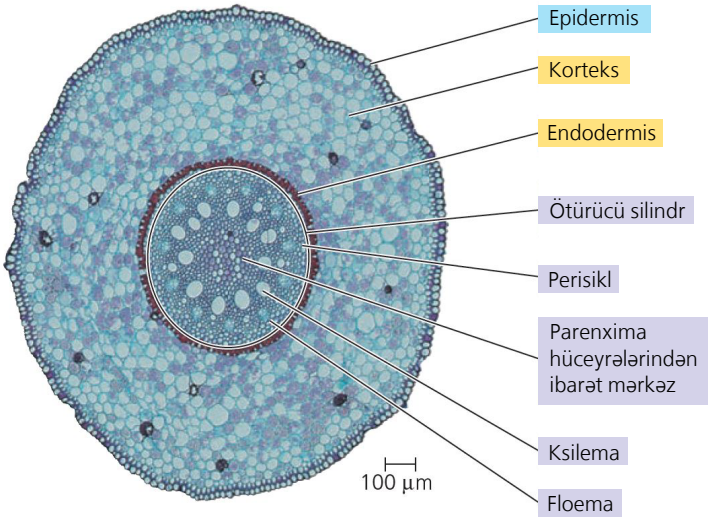
Birincili böyümə kökləri uzadaraq onların torpağa daha dərindən daxil olmasına və axtarış aparmasına imkan yaradır. Köklər torpaqda resurslarla dolu olan bir bölgə tapdıqda budaqlanmağa başlayır. Budaqlanmanın özü də birincili böyümənin bir növüdür. Yan (budaq) köklər perisklin (ötürücü silindrin ən xarici qatının) fəal meristem hissələrindən çıxır (Şəkil 35.14). Çıxmaqda olan yan köklər çölə çıxana qədər xarici toxumaları

Şəkil 35.14 Cavan köklərdə birincili toxumaların düzülüşü. **(a)** və **(b)** hissələri müvafiq olaraq *Ranunculus* (qaymaqçiçəyi) və *Zea mays* (qarğıdalı) növlərinin köklərindən alınan eninə kəsikləri göstərir. Buradakı şəkillər bitkinin növündən asılı olaraq dəyişən və bir çox çeşidə malik olan iki təməl kök quruluşunu təmsil edir (hamısı İM).



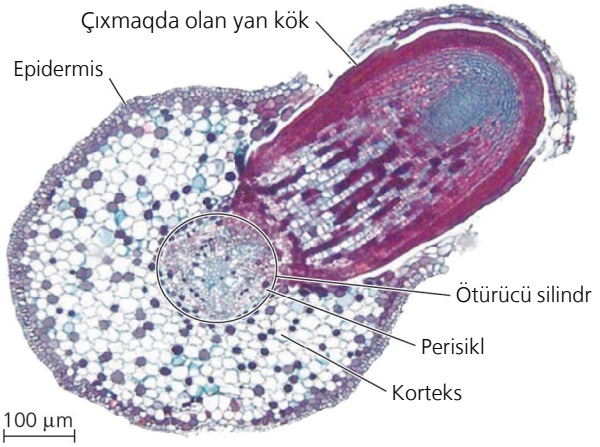
(a) Mərkəzində ksilema və floema olan kök (ikiləpəlilər üçün səciyyəvi). Açıqtoxumluların, ikiləpəlilərin və bəzi birləpəlilərin kökündə stela, eninə kəsikdə paylı mərkəzi ksilemdən və paylar arasında yerləşən floemadan ibarət kimi görünən ötürücü silindrdir.





(b) Mərkəzində parenxima hüceyrələri olan kök (birləpəlilərə səciyyəvi). Bir çox birləpəli köklərində stela parenximadan ibarət mərkəz və onu əhatələyən ksilema və floema halqasından ibarətdir.

Şəkil 35.15 Yan köklərin formalaşması. Yan kök kökün ötürücü silindrinin ən xarici qatı olan perisikldən əmələ gəlir və çölə doğru uzandıqca xarici toxumaları dağıdıcı şəkildə dəlir. Bu işıq mikroqrafında əsas kökün görüntüsü eninə kəsik, yan kökün görüntüsü isə uzununa kəsikdir.



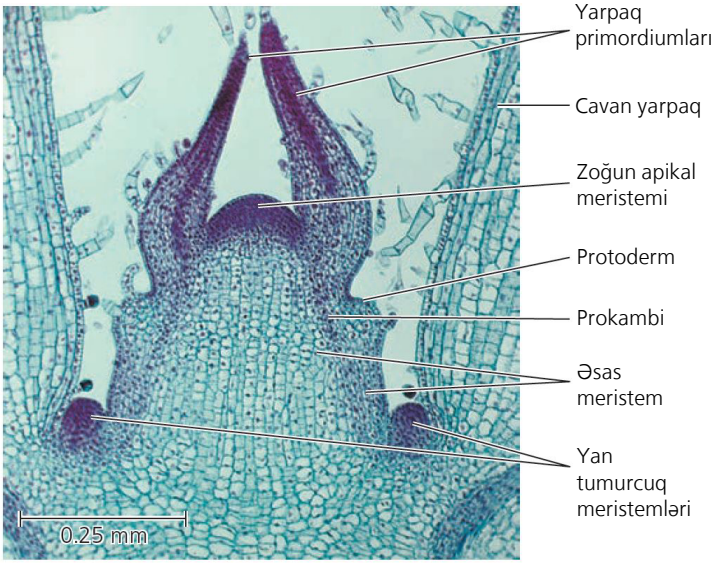
TƏSVİR ET ➤ *Yandan baxanda əsas və yan kökün necə görünəcəyini çəkin və hər iki kökün strukturunu işarələyin.*

dələrək uzanır **(Şəkil 35.15)**.

Zoğların Birincili Böyüməsi

Birincili zoğun bütün biokütləsi (bütün yarpaqlar və gövdələr) zoğ ucunda yerləşən, qübbəşəkilli bölünən hüceyrə kütləsi olan zoğun apikal meristemindən yaranır **(Şəkil 35.16)**. Zoğun apikal meristemi təpə tumurcuğunun yarpaqları tərəfindən qorunan həssas strukturdur. Bu cavan yarpaqlar aralarındakı buğumaraları qısa olduğundan bir-birinə yaxın yerləşir. Zoğ ucunun aşağısında yerləşən buğumarası hüceyrələri-

Şəkil 35.16 Zoğun ucu. Yarpaq primordiumları apikal meristem qübbəsinin yanlarından əmələ gəlir. Burada Coleus zoğ ucunun uzununa kəsiyi göstərilmişdir (İM).



nin uzanması zoğun uzanmasına gətirib çıxarır. Kök apikal meristemində olduğu kimi, zoğ apikal meristemi də zoğda üç növ birincili meristem yaradır: protoderm, əsas meristem və prokambi. Bu üç birincili meristem də öz növbəsində zoğun yetişkin birincili toxumalarını əmələ gətirir.

Hər biri öz apikal meristeminə sahib olan yan tumurcuqlarının aktivləşməsi birincili böyümənin bir növü olan budaqlanmaya gətirib çıxarır. Bitki hormonları vasitəsilə saxlanılan əlaqəyə görə yan tumurcuqları fəal təpə tumurcuğuna nə qədər yaxın yerləşsə, bir o qədər qeyri-fəal olur. Bu məfhuma **apikal dominantlıq** deyilir. (Apikal dominantlıqda iştirak edən spesifik hormonlar Başlıq 39.2-də müzakirə olunmuşdur.) Əgər təpə tumurcuğu hansısa heyvan tərəfindən yeyilərsə və ya gün işığı zoğun yanına daha çox düşərsə, apikal dominantlığı saxlayan kimyəvi kommunikasiya kəsilir. Bunun nəticəsində yan tumurcuqları qeyri-fəal vəziyyətdən oyanaraq böyüməyə başlayır. Fəallaşmış yan tumurcuqları bir müddət sonra öz təpə tumurcuğu, yarpaqları və yan tumurcuqları olan yan zoğlara çevrilir. Bağbanlar kol və ya ev bitkilərini budayanda təpə tumurcuqlarının sayını azaldır və bu yolla bitkinin budaqlarının uzanmasına, onun daha dolğun və sıx görünməsinə nail olurlar.

Gövdənin Böyüməsi və Anatomiyası

Gövdə, adətən, bir hüceyrə qalınlığındakı epidermislə əhatələnir. Epidermisin özü isə su itirilməsinin qarşısını alan mumlu kutikul təbəqəsi ilə əhatələnir. Gövdədəki ixtisaslaşmış epidermis hüceyrələrinə misal olaraq qoruyucu hüceyrələri və trixomları göstərmək olar.

Gövdənin əsas toxuması daha çox parenxima hüceyrələrindən ibarət olur. Buna baxmayaraq, epidermisin dərhal altındakı kollenxima hüceyrələri birincili böyümə zamanı bir çox gövdəyə möhkəmlik verir. Sklerenxima hüceyrələri (xüsusilə də lif hüceyrələri) isə gövdənin artıq böyüməni dayandırmış bölgələrinə mexaniki dəstək verir.

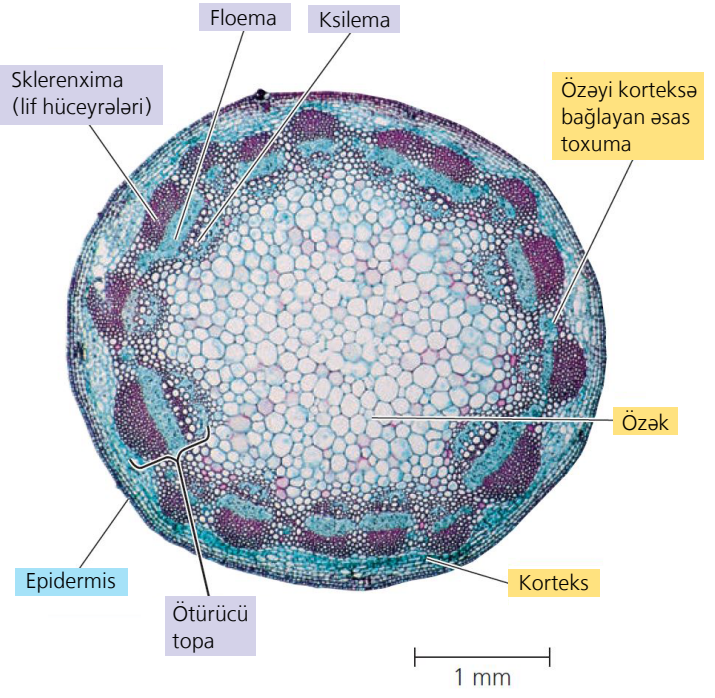
Ötürücü toxuma gövdə boyu ötürücü topalar şəklində uzanır. Kökün daxilindəki ötürücü toxumadan yaranan və uzandıqca ötürücü silindri, korteksi və epidermisi dələn yan köklərdən fərqli olaraq (Şəkil 35.15), yan zoğlar gövdənin səthindəki yan tumurcuğu meristemindən əmələ gəlir və böyüyəndə digər toxumaları zədələmir (Şəkil 35.16). Torpaq səthinə yaxın, kök və zoğ arasındakı keçid bölgəsində gövdənin topalı boru düzülüşü kökün ötürücü silindri ilə qovuşur.

Bir çox ikiləpəli gövdəsinin ötürücü toxuması halqa formasında düzülmüş ötürücü topalar şəklində olur **(Şəkil 35.17a)**. Hər topada ksilema özəyə, floema isə korteksə yaxın yerləşir. Bir çox birləpəli gövdəsində isə ötürücü topalar əsas toxuma boyu paylanır və halqa əmələ gətirmir **(Şəkil 35.17b)**.

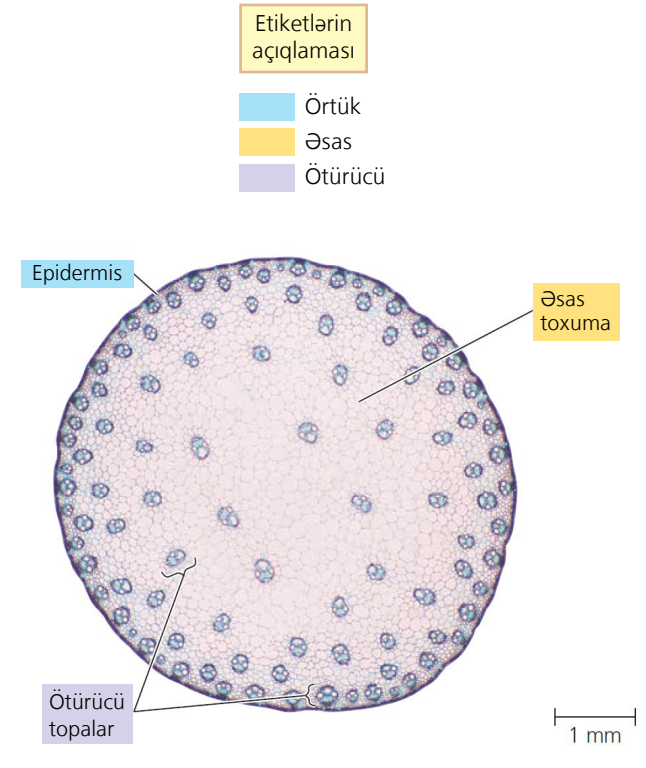
Yarpağın Böyüməsi və Anatomiyası

Şəkil 35.18 yarpağın ümumi quruluşunu göstərir. Yarpaqlar zoğ apikal meristeminin (Şəkil 35.16) yanlarından buynuz şəklində çıxan **yarpaq primordiumlarından** əmələ gəlir.

Şəkil 35.16 Cavan gövdələrdə birincili toxumaların təşkili.



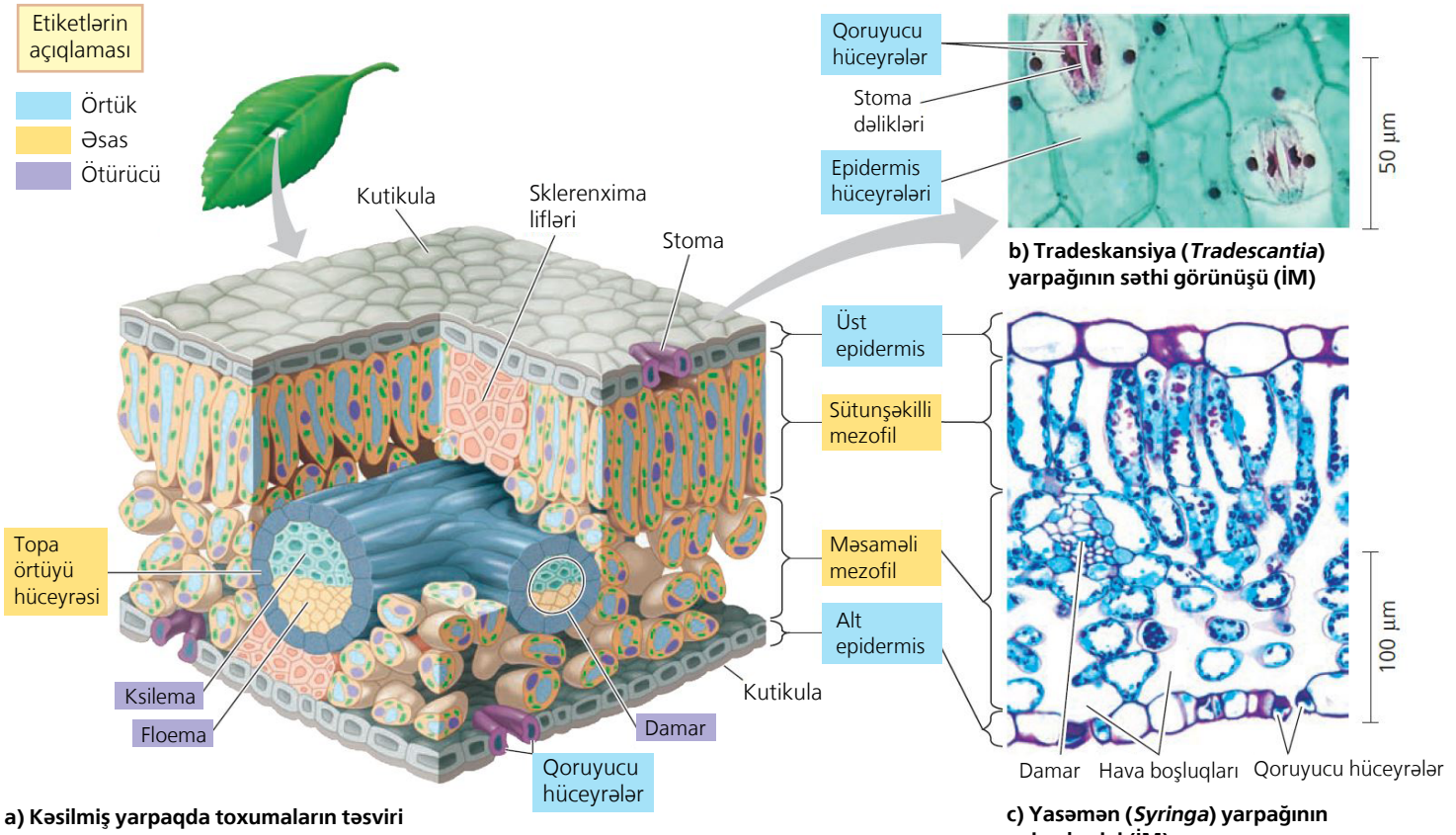
(a) Hələqəvi ötürücü topalara malik gövdənin eninə kəsiyi (ikiləpəlilərə səciyyəvi). İçəri tərəfdə yerləşən əsas toxuma özək, xarici tərəfdəki isə korteks adlanır (İM).



(b) Dağınıq ötürücü topalara malik gövdənin eninə kəsiyi (birləpəlilərə səciyyəvi). Bu quruluşda əsas toxuma özək və korteksə ayrılmamışdır (İM).

VİZUAL BACARIQ ➤ *İkiləpəli və birləpəli gövdələrdə ötürücü topaların düzülüşünü qarşılaşdırın. Daha sonra birləpəli gövdələrində əsas toxumanın nəyə görə özək və korteks deyə ikiyə ayrılmadığını izah edin.*

Şəkil 35.18 Yarpaq anatomiyası.



a) Kəsilmiş yarpaqda toxumaların təsviri

b) Tradeskansiya (*Tradescantia*) yarpağının səthi görünüşü (İM)

c) Yasəmən (*Syringa*) yarpağının eninə kəsiyi (İM)

Yarpaqlarda kök və gövdələrdən fərqli olaraq, ikincili böyümə demək olar ki, mövcud olmur. Lakin kök və gövdələrdə olduğu kimi, yarpaqlarda da yetişkin orqandakı toxumalar üç növ birincili meristemdən yaranır.

Stomaların (ağızcıqların) olduğu yerləri çıxmaq şərtilə, yarpaq epidermisinin səthi hər yerdə mumlu kutikula ilə örtülü olur. Stomalar yarpağın daxilindəki fotosintetik hüceyrələrlə xaricdəki hava arasında CO_2 və O_2 alış-verişinə imkan verir. Bundan əlavə, stomalar həm də suyun buxarlanma yolu ilə itirilməsi üçün əsas keçid rolu oynayır. Stoma termini təkcə stoma dəliyinə və yaxud dəliyi əhatələyərək onun açılıb-bağlanmasını tənzimləyən, iki ixtisaslaşmış qoruyucu hüceyrələr də daxil olmaqla bütöv stoma kompleksinə işarə edir. (Stomaları daha ətraflı Başlıq 36.4-də müzakirə edəcəyik.)

Yarpağın əsas toxuması olan **mezofil** (Yunan dilində *mesos* "orta" və *phyll* "yarpaq" sözlərindən) toxuması alt və üst epidermis qatları arasında yerləşir. Mezofil, əsasən, fotosintez üçün ixtisaslaşmış parenxima hüceyrələrindən ibarət olur. Bir çox ikiləpəlilərdə yarpaqların iki növ fərqli mezofil toxuması olur: sütunşəkilli və məsaməli. *Sütunşəkilli mezofil* yarpağın yuxarı hissəsində, uzanmış parenxima hüceyrələrindən əmələ gələn bir və ya daha artıq qatdan ibarət olur. *Məsaməli mezofil* isə sütunşəkilli mezofilin altında yerləşir. Bu parenxima hüceyrələri daha seyrək yerləşir və məsaməli düzülüş, CO_2 və O_2-nin hüceyrələrin yaxınlığından keçməsi üçün tunellər yaradır. CO_2-nin havadan alındığı, O_2-nin isə havaya buraxıldığı stomaların yaxınlığında bu hava boşluqları daha böyük olur.

Hər bir yarpağın ötürücü toxuması gövdənin ötürücü toxuması ilə davamlı olur. Damarlar təkrar-təkrar bölünərək bütün mezofil boyu budaqlanır. Yaranmış şəbəkə ksilema və floemanı fotosintetik toxuma ilə yaxın təmasa gətirir və bu yolla ksilemdən su və mineralların alınmasına, floemə isə şəkər və digər üzvi molekulların yüklənməsinə imkan verir. Damar şəbəkəsi həm də yarpağın strukturuna fiziki dəstək verən konstruksiya rolu da oynayır. Hər bir damar ötürücü toxuma və mezofil arasındakı maddə alış-verişini tənzimləyən *topa örtüyü* adlanan bir hüceyrə qatı ilə örtülür. Topa örtüyü hüceyrələri C_4 fotosintezi həyata keçirən bitkilərdə çox inkişaf edir (Başlıq 10.4).

YOXLAMA 35.3

1. Kök və zoğlarda birincili böyüməni qarşılaşdırın.
2. **ƏGƏR ➤** Yarpaqlar bir bitki növündə şaquli şəkildə yerləşibsə, bu yarpaqlarda mezofilin məsaməli və sütunşəkilli qatlara ayrılıb-ayrılmadığı ilə bağlı nə deyə bilərsiniz?
3. **ƏLAQƏ QUR ➤** Əmici tellər və mikroxovlar nəyə görə bir-birinə analoq strukturlardır? (Şəkil 6.8-ə və bu analogiyanın müzakirə olunduğu Başlıq 26.2-yə nəzər salın).

BAŞLIQ 35.4

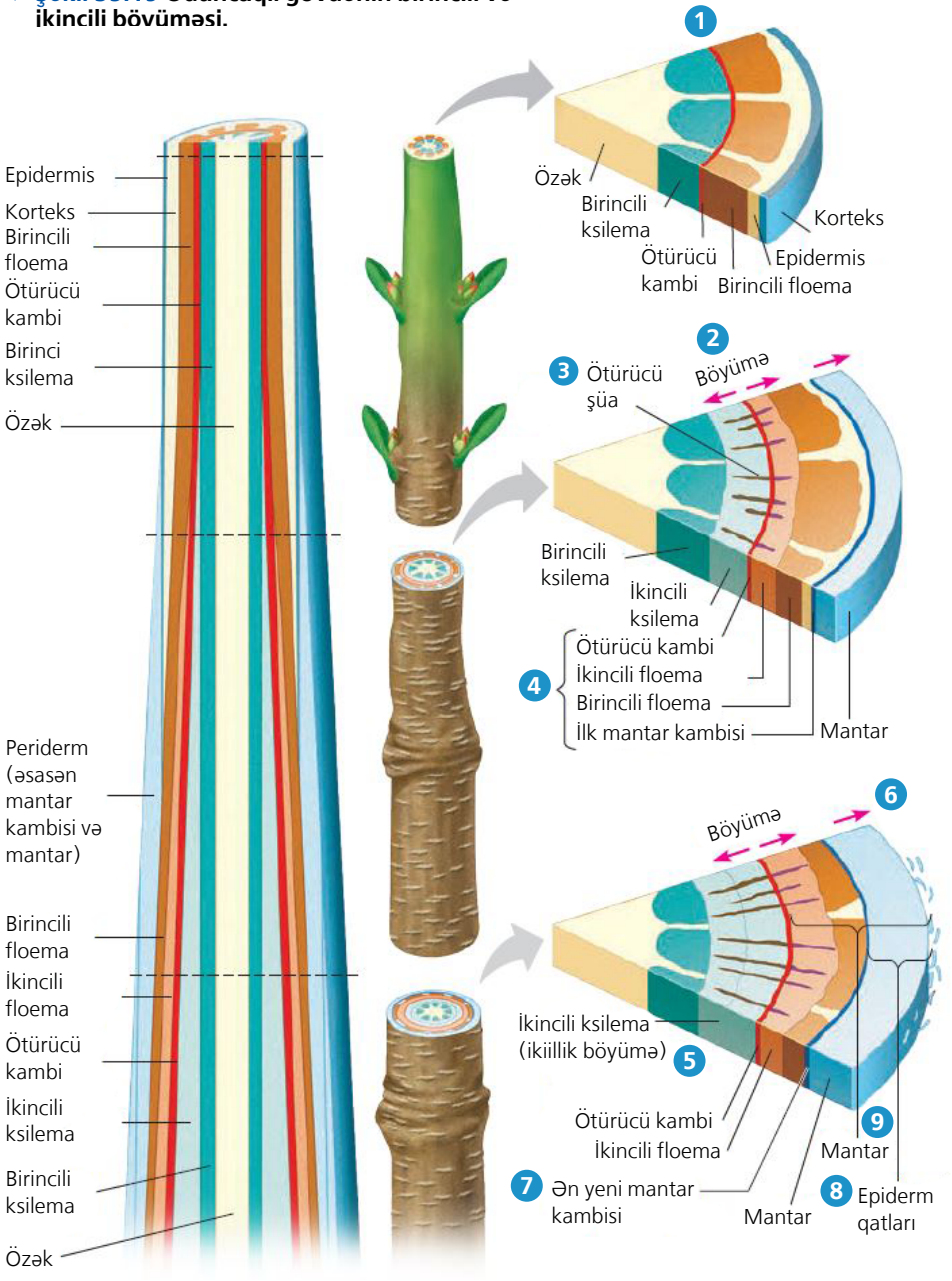
İkincili böyümə oduncaqlı bitkilərdə kök və zoğların diametrini artırır

Quruda yaşayan bitkilərin çoxu lateral meristemləri vasitəsilə eninə böyüyür, yəni ikincili böyümə keçirir. Bitki təkamülündə ikincili böyümənin əmələ gəlməsi nəhəng meşə ağaclarından tutmuş oduncaqlı sarmaşıqlara qədər müxtəlif yeni bitki formalarını yaradıb. Bütün çılpaqtoxumlu növləri, bir neçə ikiləpəli ikincili böyümə keçirsə də, birləpəlilərdə belə böyüməyə çox rast gəlinmir. Oduncaqlı bitkilərin gövdə və kökləri ikincili böyüsə də, bu növ böyümə yarpaqlarda nadir hallarda olur.

İkincili böyümə ötürücü kambi və mantar kambisi tərəfindən istehsal olunan toxumalar sayəsində gedir. Ötürücü kambisi ikincili ksilema (oduncaq) və ikincili floema istehsal edərək nəqliyyat axımını və gövdələr üçün dəstəyi artırır. Mantar kambisi mumlu hüceyrələrdən ibarət möhkəm və qalın örtük istehsal edərək gövdəni su itkisindən, o cümlədən həşərat, bakteriya və göbələklərin hücumundan qoruyur.

Oduncaqlı bitkilərdə birincili və ikincili böyümə eyni vaxtda gedir. Birincili böyümə bitkinin cavan bölgələrinə yarpaqlar əlavə edib, bu ərazilərdə gövdə və kökləri uzatdıqca, bu növ böyümənin dayandığı yerlərdə ikincili böyümə gövdə və yarpaqların diametrini artırır. Gövdə və köklərdə bu proses oxşar şəkildə baş verir. **Şəkil 35.19** oduncaqlı gövdədəki böyüməni göstərir.

Şəkil 35.19 Oduncaqlı gövdənin birincili və ikincili böyüməsi.



1 Apikal meristem fəaliyyəti sayəsində baş verən birincili böyümə başa çatmaqdadır. Ötürücü kambi yenicə əmələ gəlmişdir.

2 Birincili böyümə təpə tumurcuğunda davam etsə də, bu bölgədə ancaq ikincili böyümə baş verir. Ötürücü kambi içəriyə doğru ikincili ksilema, çölə doğru ikincili floema əlavə etdikcə gövdə qalınlaşır.

3 Ötürücü kambidəki bəzi kök hüceyrələri ötürücü şüalar yaradır.

4 Ötürücü kambinin diametri artdıqca kambinin xaricində yerləşən ikincili floema və digər toxumalar böyümə ilə ayaqlaşa bilmir, çünki hüceyrələri artıq bölünmür. Bunun nəticəsində, epidermis də daxil olmaqla kambi xaricində yerləşən bu toxumalar bir müddət sonra yırtılır. Korteksdəki parenxima hüceyrələrindən ikinci lateral meristem, mantar kambisi inkişaf edir. Mantar kambisi epidermisi əvəzləyən mantar hüceyrələri istehsal edir.

5 İkincili böyümənin ikinci ilində ötürücü kambi əlavə ikincili floema və ksilema istehsal edir. Qalınlaşmanın əsas hissəsi ikincili ksilemadan qaynaqlanır. Eyni zamanda mantar kambisi də əlavə mantar istehsal edir.

6 Gövdənin diametri artdıqca mantar kambisinin xaricində yerləşən toxumalar yırtılaraq tökülür.

7 Bir çox hallarda mantar kambisi korteksin içində daha dərində yenidən yaranır. Korteks qurtardıqdan sonra kambi floemanın parenxima hüceyrələrindən inkişaf edir.

8 Hər mantar kambisi və onun istehsal etdiyi toxumalar bir periderm qatı yaradır.

9 Ötürücü kambinin xaricindəki bütün toxumalar mantarı formalaşdırır.

VİZUAL BACARIQ ➤ *Diaqramdan yola çıxaraq ötürücü kambinin bəzi toxumaları hansı yolla yırtdığını izah edin.*

Ötürücü Kambi və İkincili Ötürücü Toxuma

Bir qat meristematik hüceyrədən ibarət silindr olan ötürücü kambi ikincili ötürücü toxumanın yaranması üçün yeganə mənbədir. Adi oduncaqlı gövdədə ötürücü kambi özək və birincili ksilemadan xaricdə, birincili floema və korteksə nəzərən isə daxildə yerləşir. Adi oduncaqlı kökdə ötürücü kambi birincili ksilemadan xaricdə, birincili floema və persikldən isə daxildə yerləşir.

Eninə kəsikdə ötürücü kambi meristematik hüceyrə halqası kimi görünür (Şəkil 35.19-da 4-cü mərhələ). Bu hüceyrələr bölündükcə kambinin çevrə uzunluğunu artırır, içəri doğru ikincili ksilema, çölə doğru isə ikinci floema əlavə edir. Hər halqa bir öncəkindən daha qalın olur, eyni zamanda gövdə və köklərin diametrini artırır.

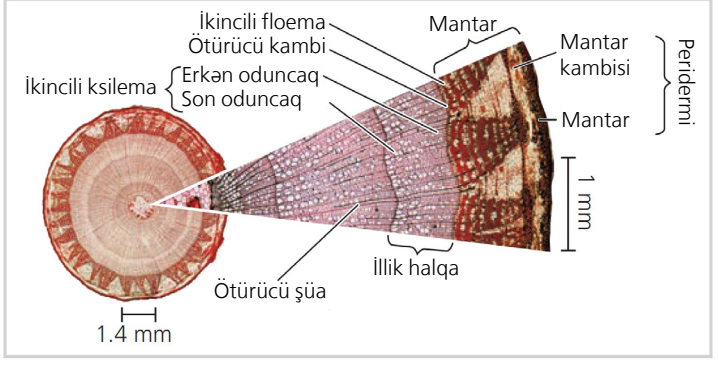
Ötürücü kambidəki bəzi kök hüceyrələri uzunsov olur və onlar gövdə, eləcə də kökün böyümə oxu istiqamətinə paralel vəziyyətdə yerləşir. Bu hüceyrələr ksilemada traxeid, boru elementləri və ksilema lifləri, floemada isə ələkvari boru elementləri, yoldaş hüceyrələri, böyümə oxu istiqamətində yerləşən parenxima hüceyrələri və floema lifləri kimi yetişkin hüceyrələr istehsal edir. Ötürücü kambinin digər hüceyrələri daha qısa olub, kök və gövdə oxuna perpendikulyar yerləşir. Bu hüceyrələr isə ötürücü şüaları – parenxima hüceyrələrindən ibarət olan və ikincili floema ilə ksilemanı bir-birilə əlaqələndirən radial cərgələri istehsal edir. (Şəkil 35.19-da 3-cü mərhələ). Ötürücü şüalardakı hüceyrələr ikincili ksilema və floema arasında su və qida maddələrinin mübadiləsini aparır, karbohidrat və digər ehtiyatları toplayır və yaraların sağalmasında iştirak edir.

İkincili böyümə davam etdikcə, əsasən, traxeid, boru elementləri və liflərdən ibarət ikincili ksilema (oduncaq) yığılır (Şəkil 35.10). Bir çox çılpaqtoxumlularda traxeidlər yeganə sudaşıyıcı hüceyrələrdir. Örtülütoxumluların çoxunda isə buna əlavə olaraq boru elementləri mövcuddur. İkincili ksilemanın divarları həddən artıq liqninləşərək oduncağa bərklik və güc verir.

Mülayim hava şəraiti olan regionlarda yazın əvvəlində inkişaf edən və erkən oduncaq olaraq bilinən oduncaq, adətən, iri diametrə və nazik hüceyrə divarlarına sahib ikincili ksilema hüceyrələrindən əmələ gəlir **(Şəkil 35.20)**. Bu struktur yarpaqlara maksimal miqdarda su çatdırılmasına xidmət edir. Böyümə mövsümünün sonrakı dövrlərində yaranan oduncağa isə son (və yay) oduncaq deyilir. Buradakı hüceyrələr qalın divarlara sahib olub, nəqliyyatdan daha çox dəstək funksiyası yerinə yetirir. Yeni erkən oduncağın iri hüceyrələri ilə əvvəlki ilə aid son oduncağın kiçik hüceyrələri arasındakı fərq nəzərəçarpan dərəcədə böyük olduğundan, bir çox ağacların gövdə və köklərinin eninə kəsiyində *illik* halqalar görünür. Tədqiqatçılar halqaların sayəsində illik halqaları sayaraq ağacın yaşını təyin edə bilirlər. *Dendroxronologiya* ağaclardakı illik halqaların analizi ilə məşğul olan elm sahəsidir. İllik halqalar mövsümi böyümədən asılı olaraq, qalınlıq baxımından bir-birindən fərqlənir. Ağaclar sulu və isti illərdə yaxşı böyüsə də, soyuq və quraqlıq illərdə böyüməyə bilir. Qalın halqa isti keçmiş bir ilə, nazik halqa isə soyuq keçmiş bir ilə işarə etdiyindən alimlər halqalardakı qanunauyğunluqlardan istifadə edib iqlimdəki dəyişmələri öyrənə bilirlər **(Şəkil 35.21)**.

Ağac və oduncaqlı kollar qocaldıqca köhnə ikincili ksilema qatlarında su və mineralların (və ya ksilema şirəsinin) nəqliyyatı dayanır. Bu qatlar gövdə və kökün mərkəzinə

▼ Şəkil 35.20 Üçillik *Tilia* (cökə) gövdəsinin eninə kəsiyi.



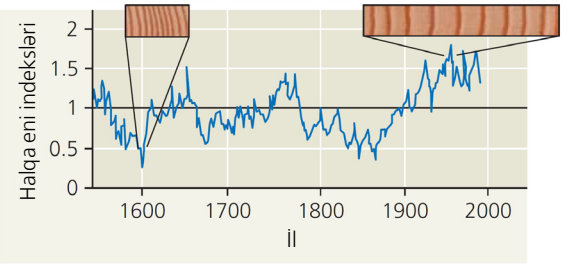
▼ Şəkil 35.21

Tədqiqat Metodu Dendroxronologiya ilə İqlimi Öyrənmək

Tətbiq İllik halqaların analizi ilə məşğul olan elm sahəsi - dendroxronologiya iqlim dəyişməsini öyrənməyə kömək edir. Alimlərin əksəriyyəti qlobal istiləşmənin səbəbini fosil yanacaqların yandırılmasında və CO_2 və digər parnik qazlarının buraxılmasında görsə də, kiçik bir qrupun fikrincə, bu, təbii dəyişmədir. İqlim qanunauyğunluqlarını öyrənmək üçün keçmişdəki və indiki temperaturları qarşılaşdırmaq lazım olsa da, iqlimin alətlər vasitəsilə qeydə alınmasının tarixçəsi ancaq iki əsr öncəyə gedib çıxır və yalnız müəyyən əraziləri əhatə edir. Lamont-Doherty Yer Müşahidəxanasından Gordon C. Jacoby, Rosanne D'Arrigo və həmkarları Monqolustanda yerləşən və tarixləri 1500-cü illərin ortalarına qədər gedib çıxan iynəyarpaqlıların illik halqalarını təhlil edərək Monqolustanda keçmişdə oxşar dərəcədə isti dövrlərin müşahidə olunub-olunmadığını öyrənməyə çalışıblar.

Metod Tədqiqatçılar həm canlı, həm də cansız ağaclardakı illik halqaların naxışlarını analiz edə bilirlər. Hətta özü ilə eyni zamana aid, təbii şəraitdə qalmış nümunələrə uyğun gələn, keçmişdə tikintidə istifadə olunmuş odunu belə öyrənmək mümkündür. Qabıqdan gövdənin mərkəzinə qədər olan ərazidən hər biri təxminən karandaşla eyni diametrə sahib odun nümunələri alınır. Nümunələr qurudulduqdan sonra halqaları üzə çıxarmaq məqsədilə cilalanır. Alimlər iynəyarpaqlılardan alınan çox sayda nümunəni qarşılaşdırıb, eyni cərgəyə düzüb və ədədi ortalarını hesablayaraq xronologiya üzə çıxarmağı bacarmışdılar. Beləliklə, ağaclar mühitdəki dəyişmənin tarixçəsinə çevrilmişdir.

Nəticələr Bu qrafik 1550-ci ildən 1993-cü ilə qədər Monqolustandakı iynəyarpaqlıların halqa eni indeksinin birləşmiş tarixçəsini göstərir. Yüksək indeks daha enli halqalara və daha yuxarı temperaturlara işarə edir.



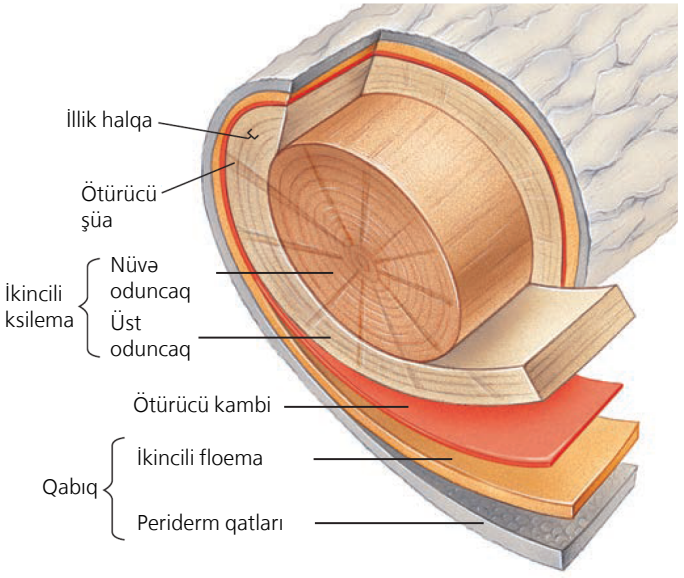
Data mənbəyi: G. C. Jacoby et al., Mongolian tree rings and 20th-century warming,Science 273:771–773 (1996).

DATANI ŞƏRH EDİN ➤ Qrafik 1550-1993-cü illər arasındakı mühitdəki dəyişmələrlə bağlı nə deyir?

yaxın olduğuna görə onlara *nüvə oduncaq* deyilir **(Şəkil 35.22)**. İkincili ksilemanın ən yeni xarici qatları ksilema şirəsini daşımağa davam edir və bu təbəqəyə *üst oduncaq* deyilir. Gövdənin mərkəzi boş olduqda belə üst oduncaq ağacları həyatda saxlaya bilir **(Şəkil 35.23)**. Əmələ gələn hər yeni ikincili ksilema təbəqəsi öncəkindən çevrə uzunluğu baxımından daha böyük olduğuna görə, ikincili böyümə ksilemaya hər il daha çox yarpağa daha artıq şirə daşımağa şərait yaradır. Nüvə oduncaq tərkibindəki rezin və digər birləşmələrə görə üst oduncaqdan daha tünd rəngdə olur. Hüceyrədaxili boşluğu dolduran bu birləşmələr ağacın mərkəzini göbələk və oduncaqda yaşayan həşəratlardan qoruyur.

Ancaq ötürücü kambiyə ən yaxın olan, ən cavan ikincili floema şəkər nəqliyyatında iştirak edir. Gövdə və ya kökün çevrə uzunluğu artdıqca ikincili floema qopub tökülür və buna görə də, ikincili floema ikincili ksilema qədər toplanıb qalmır.

Şəkil 35.22 Ağac gövdəsinin anatomiyası.





Şəkil 35.16 Bu ağac yaşayır, yoxsa ölüb? Kaliforniyadakı Yosemite Milli Parkında yerləşən Wawona Sekvoya tuneli 1881-ci ildə turistlər üçün attraksion düzəltmək məqsədilə kəsilmişdir. Bu nəhəng sekvoya *(Sequoiadendron giganteum)* bundan sonra kəskin bir qışda aşana qədər 88 il yaşaya bilmişdir. Uzunluğu 71.3 m olan ağacın 2100 yaşı olduğu təxmin edilir. Hazırkı mühafizə qanunları belə bir vacib nümunəyə bu şəkildə işgəncə edilməsini qadağan etsə də, Wawona Sekvoyası vacib bir botaniki dərs vermişdir: Nüvə oduncağının böyük bir hissəsi kəsiləndə belə ağaclar bir müddət həyatda qala bilir.

VİZUAL BACARIQ ➤ *Ağac kənardan içəriyə doğru oyulduqca məhv olan toxumaları ardıcıllıqla yazın. Şəkil 35.19-a da istinad edin.*

Mantar Kambisi və Peridermin İstehsalı

İkincili böyümənin erkən mərhələlərində epidermis çölə tərəf itələndikcə parçalanır, quruyur və nəhayət gövdə və ya kökdən qopub tökülür. Gövdədə xarici korteksdə, kökdə isə perisikldən əmələ gələn (Şəkil 35.19) və bölünən hüceyrə silindri olan birinci mantar kambisinin istehsal etdiyi toxumalar tökülmüş epidermisin yerini alır. Mantar kambisindən əmələ gələn mantar hüceyrələri bu qatın xaricində yerləşir. Mantar hüceyrələr yetkinləşdikcə divarlarında mumlu, hidrofobik material olan *suberin* toplayır. Mantar hüceyrələr bir-birinə yaxın yerləşdiyindən və divarlarında suberin topladığından, epidermisdən fərqli olaraq su və qazlara qarşı keçirici olmur. Buna görə də mantar gövdə və kökləri su itkisindən, fiziki zədədən və patogenlərdən qoruyan bir sədd rolunu oynayır. Qeyd etmək lazımdır ki, "mantar" qatına çox vaxt səhvən "qabıq" da deyilir. Bitki biologiyasında ötürücü kambinin xaricində yerləşən bütün toxumalara birlikdə **qabıq** deyilir. Qabığın əsas tərkib hissələri ikincili floema (ötürücü kambi tərəfindən istehsal olunur), onun xaricində yerləşən ən yeni periderm və peridermin bütün köhnə qatları daxildir (Şəkil 35.22). Ağac gövdələrinin çatlamış, qopmaqda olan xaricindən də göründüyü kimi, böyümə prosesi davam etdikcə peridermin köhnə qatları qopub tökülür.

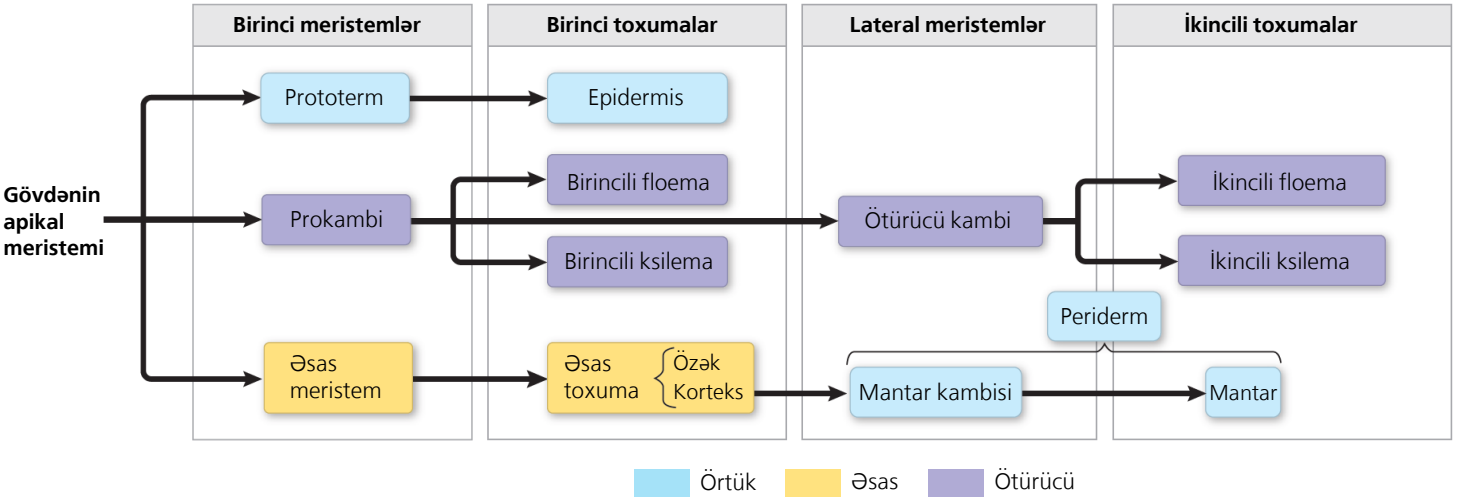
Mumlu peridermlə əhatələnmiş oduncaqlı orqanların daxili toxumalarındakı canlı hüceyrələr necə oksigen alıb tənəffüs edə bilir? Peridermin üstündə **lentisellər** adlanan çox sayda kiçik qabarıq bölgələr olur. Bu strukturlarda mantar hüceyrələrin arasında boşluq daha geniş olur və oduncaqlı gövdə və ya kökün canlı hüceyrələri xaricdəki hava ilə daha çox qaz mübadiləsi edə bilir. Şəkil 35.19-da göstərildiyi kimi, lentisellər, adətən, gövdədə üfüqi kəsiklər olaraq görünür.

Şəkil 35.24 oduncaqlı zoğda birincili və ikincili böyümə arasındakı əlaqənin icmalı verilmişdir.

İkincili Böyümənin Təkamülü

TƏKAMÜL Nə qədər təəccüblü olsa da, ikincili böyümənin təkamülü ilə bağlı bəzi nəticələr ot bitkisi olan *Arabidopsis thaliana* üzərində aparılan tədqiqatlardan gəlmişdir. Tədqiqatçılar bitkiyə çəki əlavə edərək Arabidopsis gövdələrində müəyyən qədər ikincili böyüməyə nail ola bildiklərini kəşf etmişdilər. Bu tapıntı onu göstərir ki, gövdənin daşıdığı yük oduncağın formalaşmasına gətirib çıxaran inkişaf proqramını aktivləşdirir. Bundan əlavə, Arabidopsis-də apikal meristemi tənzimləyən inkişaf genlərindən bəzilərinin qovaq (Populus) ağacında ötürücü kambi fəaliyyətini tənzimlədiyi aşkar olunmuşdur. Bu isə öz növbəsində onu göstərir ki, əvvəl düşünüləndən fərqli olaraq, birincili və ikincili böyümə bir-birinə təkamül tarixçəsi baxımından daha yaxındır.

Şəkil 35.24 Oduncaqlı zoğda birincili və ikincili böyümənin icmalı. Eyni meristem və toxumalar oduncaqlı köklərdə də olur. Lakin köklərin əsas toxuması özək və korteks deyə ikiyə ayrılmır və mantar kambisi ötürücü silindrin ən xarici qatı olan perisikldən əmələ gəlir.



YOXLAMA 35.4

1. Ağaca yerdən 2 metr hündürlükdə bir işarə bərkidilir. Əgər ağacın uzunluğu 10 metrdirsə və ağac hər il 1 metr uzanırsa, bərkidilmiş işarə on ildən sonra hansı hündürlükdə olacaq?
2. Stoma və lentisillər CO2 və O2 mübadiləsində iştirak edir. Nəyə görə stomalar açılıb-bağlanmalıdır, lentisellər isə yox?
3. Tropik bir ağacda bir-birindən fərqlənən illik halqalara rast gəlinərmi? Nəyə görə "hə" və ya nəyə görə "yox"?
4. **ƏGƏR ➤** Ağacın qabığında bütöv bir halqa kəsilib qoparılarsa (bu texnikaya "girdling" deyilir) bitki nə qədər müddətə ölər, yavaş-yavaş (bir neçə həftəyə), yoxsa daha tez (bir neçə günə)? Cavabınızı izah edin.

BAŞLIQ 35.5

Bitki bədəni böyümə, morfogenez və hüceyrə başqalaşması sayəsində formalaşır

Hüceyrələrin müəyyən ardıcıllıqdakı dəyişmələrlə toxuma, orqan və orqanizmləri formalaşdırmasına **inkişaf** deyilir. İnkişaf bitkinin valideynlərdən aldığı genetik informasiya əsasında getsə də, xarici mühitdən də təsirlənir. Fərqli mühitlərdə eyni genotip fərqli fenotiplərə gətirib çıxara bilir. Məsələn, *Cabomba caroliniana* adlanan su bitkisi zoğ apikal meristeminin suyun içində qalıb-qalmamasından asılı olaraq iki fərqli növ yarpaq istehsal edir (Şəkil 35.25). Məhəlli şərtlərə uyğun olaraq formanı dəyişdirmə qabiliyyətinə inkişaf plastikliyi deyilir. Plastikliyin Cabomba-dakı kimi gözəçarpan nümunələri heyvanlarla müqayisədə bitkilərdə daha çox rastlanır və onlar üçün əlverişsiz şəraitdən yer dəyişərək qurtulma qabiliyyətinin yoxluğunu kompensasiya edir.

Çoxhüceyrəli orqanizmlərin inkişafı üst-üstə düşən üç prosesdən (böyümə, morfogenez və hüceyrə başqalaşmasından) ibarətdir. *Böyümə* ölçünün dönməz şəkildə artmasıdır. *Morfogenez* (yunanca *morphê* "şəkil", *genesis* "yaranma" sözlərindən) toxuma, orqan və orqanizmlərə müəyyən şəkil verən və hüceyrə növlərinin yerləşməsini təyin edən prosesdir. Hüceyrə başqalaşması eyni genlərə sahib hüceyrələrin bir-birindən fərqlənməsinə gətirib çıxaran prosesdir. Bu üç prosesin hər birini sıra ilə ələ alacağıq, lakin gəlin öncə müasir biologiya metodlarının model orqanizmlərə, xüsusilə də *Arabidopsis thaliana*-ya, tətbiq olunmasının bitki inkişafı tədqiqatlarını necə yerli-dibli dəyişdirdiyinə nəzər salaq.

Şəkil 35.25 Su bitkisi *Cabomba caroliniana*-da inkişaf plastikliyi. *Cabomba*-nın sudakı yarpaqları lələkvari olub, hərəkət edən suya qarşı müqaviməti azaldan və zədələnmə şansını azaldan qoruyucu adaptasiyadır. Bununla müqayisədə suyun üstündəki yarpaqlar isə suyun üzərində qalmağa imkan verən yastı formaya sahibdir. Hər iki yarpaq növü genetik baxımdan eyni hüceyrələrdən ibarət olsa da, fərqli mühitlər yarpaq inkişafı zamanı fərqli genləri "yandırıb-söndürür."



Model Orqanizmlər: Bitkilərin Öyrənilməsində İnqilab

Biologiyanın digər sahələrində olduğu kimi, molekulyar biologiya metodları və tədqiqatın *Arabidopsis thaliana* kimi model orqanizmlər üzərində cəmləşməsi son bir neçə onillikdə araşdırmada kəskin artıma yol açmışdır. Kələmçiçəyikimilər fəsiləsinə aid xırda alaq otu olan *Arabidopsis*-in heç bir təsərrüfat dəyəri olmasa da, bir sıra səbəblərdən bitki genetikləri və molekulyar bioloqlar üçün ən vacib model orqanizmlərdəndir. Bitkinin ölçüsünə görə kiçik olması bir neçə kvadrat metrlik laboratoriya şəraitində minlərlə nümunənin əkilməsinə imkan verir. Bundan əlavə *Arabidopsis*-in nəsillərarası intervalı qısadır, toxumların böyüyüb özləri toxum istehsal edən yetişkin bitkilər istehsal etməsi cəmi altı həftə vaxt alır. Belə sürətli yetkinləşmə bioloqlara genetik çarpazlama təcrübələrini qısa zamanda həyata keçirməyə imkan verir. Bundan əlavə, bir bitkinin 5 000-dən çox toxum istehsal edə bilməsi də *Arabidopsis*-i genetik analizlər üçün əlverişli edən səbəblər arasındadır.

Sadaladığımız təməl xassələrdən əlavə, bitkinin genomu onu molekulyar genetik metodlar yolu ilə öyrənmək üçün əlverişli edir. Belə ki, 27 000 protein kodlayıcı gendən ibarət *Arabidopsis* genomu bitkilər aləmində bilinən ən kiçik genomlardan biridir. Üstəlik, genetiklər üçün bitkidə sadəcə beş cüt xromosomun olması lazımi genlərin tapılmasını asanlaşdırır. Bu qədər kiçik genoma sahib olduğuna görə, bütöv genomu ardıcıllanan ilk bitki *Arabidopsis* olmuşdur.

Arabidopsis təbii halda müxtəlif iqlim şəraiti və yüksəkliklərdə, Mərkəzi Asiyanın hündür dağlarından Avropanın Atlantik sahillərinə qədər, Şimali Afrikadan Şimal Qütb Dairəsinə qədər yayılmışdır. Bitkinin fərqli yerli çeşidləri görünüş baxımından bir-birindən nəzərə çarpan dərəcədə fərqlənə bilir **(Şəkil 35.26)**. Genom ardıcıllama təşəbbüsləri bitkinin Avrasiyadakı təbii arealında böyüyən yüzlərlə populyasiyasını da əhatə etmək üçün genişlənir. *Arabidopsis*-in axırıncı buz dövründən sonra yeni mühitlərə yayılmasına imkan verən təkamül adaptasiyaları barədə məlumatlar fərqli populyasiyaların genomlarındadır. Bu məlumatlar bitkiçilərə təsərrüfat bitkilərini inkişaf etdirmək üçün yeni ideya və strategiyalar verə bilər.

Molekulyar bioloqlar üçün *Arabidopsis*-i cəlbedici edən digər xassə, hüceyrələrinin transgenlər (bir orqanizmdən alınıb digərinin genomuna stabil şəkildə daxil oluna bilən genlər) vasitəsilə asanlıqla dəyişdirilə bilməsidir. Xüsusi mutasiyalara sahib bitkiləri yaratmaq üçün getdikcə ən çox istifadə olunan metoda çevrilən CRISPR texnologiyası (Şəkil 20.14) *Arabidopsis* üzərində uğurla istifadə edilmişdir. Alimlər müəyyən bir genin fəaliyyətini pozaraq və ya onu "nokaut" edərək onun normal funksiyası haqda məlumatlar əldə edə bilirlər.

Arabidopsis-dəki hər bir genin funksiyasını təyin etmək üçün genişmiqyaslı layihələr aparılmaqdadır. Alimlər hər bir genin funksiyasını təyin edərək və bütün biokimyəvi yolları izləyərək sistemlər biologiyasının əsas məqsədlərindən olan, bitki inkişafının planını təyin etməyə çalışırlar. Bir gün kompüterlə yaradılmış və inkişaf etdikcə bitkinin fərqli hissələrində hansı genlərin aktivləşdiyini vizuallaşdırmağa imkan verən "virtual bitki" yaratmaq belə mümkün ola bilər.

Arabidopsis kimi model orqanizmlər üzərində aparılan təməl elmi tədqiqatlar bitki elmlərində kəşflərin sürətini artırmış, bitki strukturunun formalaşmasında iştirak edən genetik yolların təyin olunmasına şərait yaratmışdır. Bu haqda daha da ətraflı oxuduqca, təkcə model orqanizmlərlə işləmənin gücünü deyil, eyni zamanda müasir bitki tədqiqatlarının zəngin tarixini qiymətləndirməyi öyrənəcəksiniz.

Şəkil 35.26 ***Arabidopsis*** **thaliana-nın fərqli populyasiyalarında zoğun böyüməsi, yarpaqların düzülüşü və formasındakı çeşidlilik.** Bu populyasiyaların genomlarındakı məlumat yeni mühitlərdə təsərrüfat bitkilərinin yetişdirilməsi üçün yeni strategiyalar inkişaf etdirməyə kömək edə bilər.



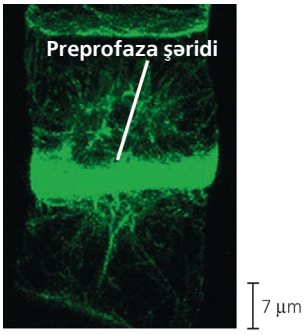
Böyümə: Hüceyrə Bölünməsi və Genişlənməsi

Hüceyrə bölünməsi hüceyrə sayını artıraraq böyümə potensialını artırsa da, bitkinin böyüməsi böyük ölçüdə hüceyrələrin genişlənməsi sayəsində baş verir. Bitki hüceyrəsinin bölünməsi haqda daha ətraflı 12-ci Fəsildə (Şəkil 12.10) bəhs etmişik, genişlənməsi haqda isə 39-cu Fəsildə danışacağıq (Şəkil 39.7). Burada isə hüceyrə bölünməsi və genişlənməsinin bitkinin formalaşmasına necə töhfə verdiyini öyrənəcəyik.

Hüceyrə Bölünməsinin Müstəvisi və Simmetriyası

Sitokinez vaxtı bitki hüceyrəsini ikiyə ayıran yeni hüceyrə divarları hüceyrə lövhəsindən əmələ gəlir (Şəkil 12.10). İnterfazanın sonuna yaxın təyin olunan bölünmə müstəvisi, adətən, valideyn hüceyrənin həcmini ikiyə bölmək üçün lazım olan ən qısa məsafəli xəttə uyğun gəlir. Bu istiqamətin ilk işarəsini sitoskeletin yenidən qurulmasında görmək olar. Sitoplazmadakı mikroborucuqlar preprofaza şəridi adlanan halqada cəmləşir **(Şəkil 35.27)**. Şərid metafazadan əvvəl yoxa çıxsa da, hüceyrə bölünməsinin gələcək müstəvisini təxmin edir.

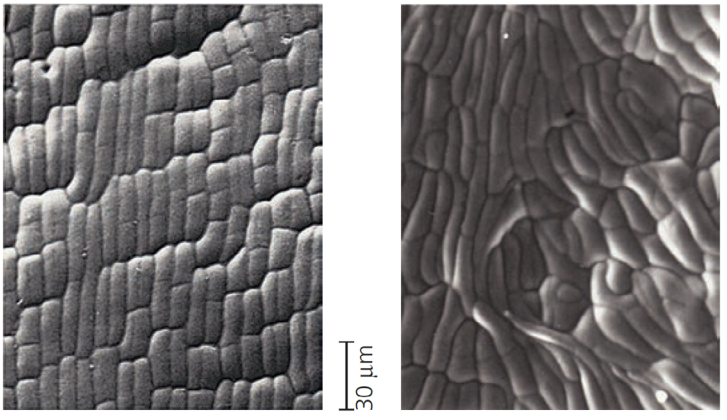
➤ Şəkil 35.27 Preprofaza şəridi və hüceyrənin bölünmə müstəvisi. Preprofaza şəridinin yeri hüceyrənin bölünmə müstəvisini təxmin edir. Bu işıq mikroqrafında preprofaza şəridi mikroborucuqla əlaqəli bir proteinə bağlanmış yaşıl fluoresent proteinlə boyanmışdır.



Uzun müddət hüceyrənin bölünmə müstəvisinin bitki orqanlarının formasını təyin edən təməl faktor olduğu düşünülsə də, *tangled-1* adlı daxilən nizamsız qarğıdalı mutantları üzərində tədqiqatlar göstərmişdir ki, bu əslində belə deyil. Yabanı növ qarğıdalıda yarpaq hüceyrələri valideyn hüceyrənin oxuna nəzərən ya eninə, ya da uzununa bölünür. Eninə bölünmə yarpağın uzanmasından, uzununa bölünmə isə enliləşməsindən öncə baş verir. *Tangled-1* yarpaqlarında eninə bölünmə normal qalsa da, uzununa bölünmənin istiqaməti anormal olub əyilmiş və ya bükülmüş hüceyrələrə yol açır **(Şəkil 35.28)**. Lakin bu anormal hüceyrə bölünmələri yarpağın formasını dəyişdirmir. Mutant yarpaqlar yabanı yarpaqlardan gec böyüsə də, ümumi formaları normal qalır. Bu isə o deməkdir ki, yarpağın forması təkcə hüceyrə bölünməsinin fəzada dəqiq idarə olunmasından asılı deyil. Bundan əlavə, son tədqiqatlar onu göstərir ki, *Arabidopsis*-də zoğ ucunun forması hüceyrənin bölünmə müstəvisindən deyil, hüceyrələrin çoxalması və böyüməsi zamanı yaranan "basabas"a görə ortaya çıxan mikroborucuqların yaratdığı mexaniki stresdən asılıdır.

Hüceyrə bölünməsinin bitki inkişafına təsir edən özəlliklərindən biri hüceyrə bölünməsinin *simmetriyasıdır*, yəni övlad hüceyrələr arasında sitoplazmanın paylanmasıdır. Xromosomlar mitoz zamanı övlad hüceyrələr arasında bərabər paylansa da, sitoplazma bəzən asimmetrik pay-

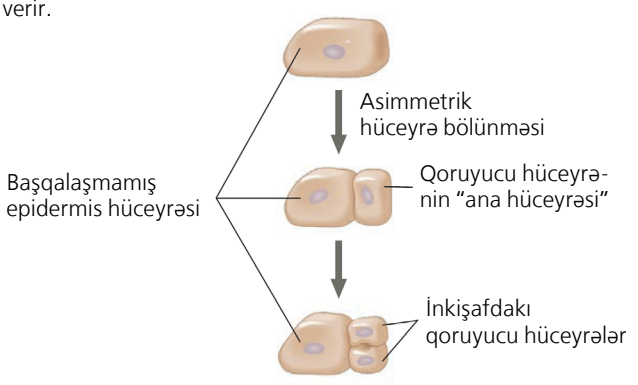
▼ Şəkil 35.28 Yabanı və mutant qarğıdalı bitkilərində hüceyrə bölünmə şəkilləri. Yabanı qarğıdalıdakı epidermis hüceyrələri ilə müqayisədə (sol) *tangled-1* mutantının epidermis hüceyrələri (sağ) həddən artıq nizamsız düzülüb. Buna baxmayaraq, *tangled-1* qarğıdalıları normal formaya malik yarpaqlar istehsal edir.



Yabanı qarğıdalının yarpağındakı epidermis hüceyrələri (SEM)

tangled-1 qarğıdalının yarpağındakı epidermis hüceyrələri (SEM)

▼ Şəkil 35.29 Asimmetrik hüceyrə bölünməsi və stomanın inkişafı. Stomanın sərhədlərində yerləşən (Şəkil 35.18) qoruyucu hüceyrələrin formalaşmasından əvvəl asimmetrik hüceyrə bölünməsi baş verir.



lana bilir. Bir övlad hüceyrənin digərindən daha artıq sitoplazma aldığı asimmetrik hüceyrə bölünməsi, adətən, inkişafda vacib bir hadisəyə işarə edir. Məsələn, qoruyucu hüceyrələrin yaranması həm asimmetrik hüceyrə bölünməsindən, həm də bölünmə müstəvisində dəyişmədən asılıdır. Epidermis hüceyrəsi asimmetrik bölünərək daha sonra başqalaşmamış epidermis hüceyrəsi olaraq qalacaq iri bir hüceyrə və qoruyucu hüceyrənin "ana hüceyrəsi" olan kiçik bir hüceyrə əmələ gətirir. Bu kiçik ana hüceyrə birinci bölünməyə nəzərən perpendikulyar müstəvidə böləndükdə qoruyucu hüceyrələri formalaşdırır **(Şəkil 35.29)**. Beləcə, asimmetrik hüceyrə bölünməsi fərqli taleləri olan, yəni fərqli hüceyrə növlərinə çevrilən hüceyrələr əmələ gətirir

Asimmetrik hüceyrə bölünməsi **qütblülüyün**, yəni orqanizmin əks uclarında struktur və kimyəvi fərqliliklərin yaranmasında da iştirak edir. Bitkilərin, adətən, kök və zoğ ucları olan müəyyən bir oxu olur. Bu qütblülüyü ən çox morfoloji fərqliliklərdə görsək də, həm də fizioloji xassələrdən, məsələn, auksin hormonunun təkistiqamətli hərəkətindən və qələmlərdən əlavə kök və zoğların çıxmasından da görmək mümkündür. Gövdə qələmindən çıxan əlavə köklər kökə ən yaxın olan ərazidən, kök qələmindən çıxan əlavə zoğlar isə zoğa ən yaxın bölgədən çıxır.

Bitki rüşeyminin ilk bölünməsi, adətən, asimmetrik olub bitki bədəninin zoğ və kök şəklində qütbləşməsini başladır. Qütblülüyü təcrübəvi yollarla döndərmək çox çətindir. Bu isə ona işarə edir ki, bədənin müəyyən ox üzrə qütbləşməsi bitkinin morfogenezinin ən həlledici mərhələlərindən biridir. *Arabidopsis*-in gnom mutantında qütbləşmənin əmələ gəlməsi defektivdir. Rüşeymin birinci hüceyrə bölünməsi simmetrik olduğuna görə anormaldır. Bunun nəticəsi kök və yarpaqları olmayan topşəkilli bitkidir **(Şəkil 35.30)**.

➤ Şəkil 35.30 Ox boyu qütblülüyün yaranması. Normal *Arabidopsis* cücərtisində (sol) kök və zoğ ucları olur. *gnom* mutantında (sağ) rüşeymin birinci bölünməsi asimmetrik olmur; bunun nəticəsində yaranan bitki topşəkilli olub, yarpaqlar və köklər istehsal etmir. Bu mutantlardakı defektin mənbəyi auksin hormonunun qütblü şəkildə daşınmasının mümkün olmamasıdır.



Hüceyrə Genişlənməsinin İstiqaməti

Hüceyrə genişlənməsinin bitkinin formalaşmasına necə töhfə verdiyini müzakirə etməzdən əvvəl bitki və heyvanlarda hüceyrə genişlənməsinin necə fərqləndiyinə nəzər salaq. Heyvan hüceyrələri daha çox proteinlə zəngin sitoplazma istehsal edərək genişlənir ki, bu, metabolik baxımdan bahalı bir prosesdir. Böyüyən bitki hüceyrələri də sitoplazmalarında proteinlə zəngin material istehsal etsə də, bu hüceyrələrdə genişlənmənin 90%-i su qəbulu sayəsində baş verir. Suyun əsas hissəsi isə iri mərkəzi vakuolda toplanır. Vakuolun içindəki vakuol şirəsi adlanan məhlul çox duru olub, sitoplazmada böyük miqdarlarda rastlanan energetik olaraq bahalı makromolekulları, demək olar ki, ehtiva etmir. Buna görə də, iri vakuollar yer doldurmağın "ucuz" yoludur və bitkiyə sürətlə və qənaətlə böyüməyə imkan verir. Məsələn, bambuk zoğları həftəyə 2 metrdən artıq uzana bilir. Kök və zoğların sürətli və səmərəli uzanma qabiliyyəti işığa və torpağa çıxışı artıran əhəmiyyətli təkamül adaptasiyaları olmuşdur.

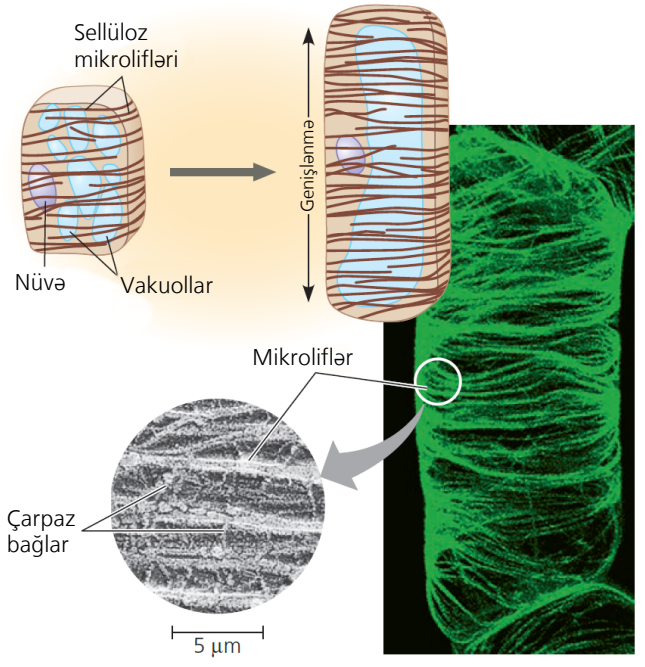
Bitki hüceyrələri nadir hallarda bütün istiqamətlərdə eyni dərəcədə genişlənir. Genişlənmə ən çox bitkinin əsas oxu istiqamətində baş verir. Məsələn, kök uclarına yaxın yerləşən hüceyrələr orijinal uzunluqlarının 20 qatına qədər uzana bilsə də, proses zamanı eninə o qədər böyümür. Belə böyümənin səbəbi hüceyrə divarının daxili qatlarında yerləşən süllüloz mikroliflərinin istiqamətidir. Mikroliflər dartılmadığından hüceyrələr, əsasən, mikroliflərin əsas istiqamətinə perpendikulyar istiqamətdə genişlənir **(Şəkil 35.31)**. Aparıcı hipotezlərdən birinə görə, plazma membranın dərhal altında yerləşən mikroborucuqlar sellüloz istehsal edən enzim komplekslərini nizama salır və onlar hüceyrə divarının əsas hissəsini təşkil edən mikrolifləri istehsal edərkən onların plazma membranı üzərində hərəkətlərinə bələdçilik edir.

Morfogenez və Naxışın Formalaşması

Bitki bədəni bölünən və genişlənən hüceyrələr yığını deyil. Hüceyrələr morfogenez zamanı fəzada nizamlı düzülüb fərqli kimliklər qazanır. Məsələn, örtük toxuması həmişə çöldə, ötürücü toxuma isə həmişə içəridə formalaşır, bunun əksi heç vaxt baş vermir. Müəyyən strukturların müəyyən yerlərdə inkişafına **naxışın formalaşması deyilir.**

Naxışın formalaşması zamanı bitki hüceyrələrinin taleyinin necə təyin olunduğunu izah etmək üçün iki növ hipotez təklif olunmuşdur. *Nəslə bağlı mexanizmlərə* əsaslanan hipotezlərə görə, hüceyrənin taleyi inkişaf prosesi zamanı əvvəldən təyin olunur və hüceyrə bu taleni özündən sonrakı nəsillərə ötürür. Bu düşüncəyə görə, hüceyrə başqalaşmasının ümumi planı meristem hüceyrələrinin hansı istiqamətdə bölünüb genişləndiyinə uyğun olaraq təyin olunur. Digər tərəfdən *mövqeyə bağlı mexanizmlərə* əsaslanan hipotezlərə görə, hüceyrənin inkişafda olan orqandakı son mövqeyi onun hansı hüceyrə olacağını təyin edir. Bu fikri dəstəkləyən dəlillərə misal olaraq, qonşu hüceyrələrin lazer vasitəsilə məhv edildiyi təcrübələr göstərmişdir ki, bitki

▼ Şəkil 35.31 Bitki hüceyrəsində genişlənmənin istiqaməti. Böyüyən bitki hüceyrəsi əsasən su qəbulu sayəsində genişlənir. Böyüyən hüceyrədə su vakuola osmoz yolu ilə daxil olduqca, enzimlər hüceyrə divarındakı çarpaz bağları zəiflədərək hüceyrənin genişlənməsinə kömək edir, eyni zamanda divarlar üçün əlavə mikroliflər istehsal olunur. Hüceyrə genişlənməsinin istiqaməti, əsasən, divardakı sellüloz mikroliflərinin istiqamətinə perpendikulyar olur. Sellüloz mikroliflərinin istiqamətini isə sitoplazmanın ən kənar hissələrində yerləşən mikroborucuqların istiqaməti təyin edir (fluoresent İM). Mikroliflər, bəziləri TEM-də görünən çarpaz bağları əmələ gətirən digər qeyri-sellüloz polisaxaridlərdən ibarət matrisin içində yerləşir.



hüceyrəsinin taleyi hüceyrə inkişafının son mərhələlərində təyin olunur və böyük ölçüdə qonşulardan gələn siqnallardan asılı olur.

Lakin heyvan hüceyrələrinin taleyi, əsasən, transkripsiya faktorlarının iştirak etdiyi nəslə bağlı mexanizmlərlə təyin olunur. Bu transkripsiya faktorlarının istehsalından məsul homeotik *(Hox)* genlər meyvə milçəyi *Drosophila*-da ayaqlar və antenalar kimi embrionik strukturların düzgün sayda və yerdə formalaşmasında kritik rol oynayır. Maraqlısı budur ki, qarğıdalıda Hox genlərinə homoloq olan *KNOTTED*-1 olsa da, bu gen qarğıdalıda bitki orqanların sayı və yerinə təsir etmir. Daha sonra görəcəyiniz kimi, bitkilərdə bu rolu *MADS*-box proteinləri adlanan fərqli bir transkripsiya faktorları sinfi oynayır. Buna baxmayaraq, *KNOTTED*-1 geni yarpaq morfologiyasının inkişafında, o cümlədən mürəkkəb yarpaqların istehsalında vacib rol oynayır. Pomidorda *KNOTTED-1* geni normadan artıq miqdarda ekspressiya olunanda normalda mürəkkəb olan yarpaq quruluşu "supermürəkkəb" olur **(Şəkil 35.32)**.

Gen Ekspressiyası və Hüceyrə Başqalaşmasının Tənzimlənməsi

İnkişafda olan orqanizmin hüceyrələri ortaq genoma sahib olsa da, fərqli proteinlər istehsal edə, struktur və funksiya baxımından bir-birindən ayrıla bilir. Əgər kök və yarpaq-

Şəkil 35.32 Yarpağın formalaşmasında *Hox*-kimi genin artıq ekspressiyası. *KNOTTED-1* geni yarpaq və yarpaqcıqların formalaşmasında iştirak edən gendir. Pomidorda bu genin ekspressiyasındakı artma adi yarpaqlarla (sol) müqayisədə "supermürəkkəb" yarpaqların əmələ gəlməsinə gətirib çıxarır.



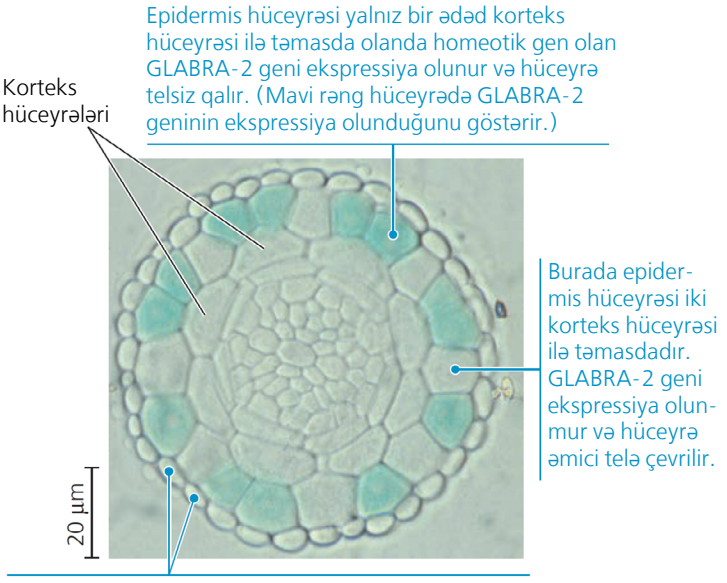
dan alınan yetişkin bir hüceyrə, toxuma kulturasında geri dönüb bitkidəki fərqli növ hüceyrələri əmələ gətirə bilirsə, deməli, bitkidəki hər növ hüceyrəni formalaşdırmaq üçün lazım olan hər genə sahibdir. Buna görə də, hüceyrə başqalaşması böyük ölçüdə gen ekspressiyasının tənzimlənməsindən, yəni transkripsiya və translyasiyanın idarə olunub müəyyən proteinlərin istehsal edilməsindən asılıdır.

Dəlillər onu göstərir ki, hüceyrə başqalaşmasında iştirak edən genlərin aktivləşib-deaktivləşməsi, əsasən, hüceyrələrarası kommunikasiya sayəsində baş verir. Hüceyrələr başqa hüceyrələrdən hansı formada ixtisaslaşmalı olduqları barədə məlumat alır. Məsələn, *Arabidopsis*-in kök epidermisində iki növ hüceyrə əmələ gəlir: əmici tel hüceyrəsi və telsiz epidermis hüceyrələri. Hüceyrənin taleyi epidermis hüceyrələrinin yerləşməsi ilə əlaqəlidir. Altdakı kök korteksinin iki hüceyrəsi ilə əlaqədə olan cavan epidermis hüceyrələri əmici tel hüceyrələrinə çevrilir. Bir ədəd korteks hüceyrəsi ilə təmas edən epidermis hüceyrəsi isə yetişkin telsiz hüceyrələrə başqalaşır. *GLABRA-2* adlı homeotik genin fərqli şəkildə ekspressiyası əmici tellərin düzgün şəkildə paylanması üçün tələb olunur **(Şəkil 35.33)**. Tədqiqatçılar bunu nümayiş etdirmək üçün *GLABRA-2* genini müəyyən bir protokolu izlədikdə ekspressiya olunduğu bütün hüceyrələri açıq-mavi rənginə boyayan "xəbərçi gen" ilə qoşalaşdırmışdılar. *GLABRA-2* geni normal halda ancaq əmici telə çevrilməyən epidermis hüceyrələrində istehsal olunur.

İnkişafda Keçidlər: Faza Dəyişmələri

Çoxhüceyrəli orqanizmlər, adətən, bir neçə inkişaf mərhələsindən keçir. İnsanlarda bunlar körpəlik, uşaqlıq, yeniyetməlik və yetişkinlik dövrləri, yetkinlik isə cinsi və qeyri-cinsi mərhələləri bir-birindən ayıran xətdir. Bitkilər də cavanlıq dövründən yetişkin vegetativ dövrə, oradan isə yetişkin cinsi dövrə keçid edir. Heyvanlarda inkişaf prosesi bütöv orqanizm boyu baş verir (məsələn, sürfənin yetişkin heyvana çevrildiyi vaxt). Bitkilərdə isə fazalar adlanan inkişaf mərhələləri bir regionda - zoğ apikal meristemində baş verir,. Bu regionun fəaliyyətindəki keçidlər nəticəsində ortaya çıxan morfoloji dəyişmələr **faza dəyişmələri** ad-

Şəkil 35.33 Əmici telin homeotik genlə başqalaşmasının tənzimi (İM).



ƏGƏR ➤ *GLABRA-2 geni mutasiya vasitəsilə sıradan çıxarılsaydı, köklər necə görünərdi?*

lanır. Bəzi növlərin yarpaq morfologiyası cavan fazadan yetişkin fazaya keçid nəticəsində heyrətamiz şəkildə dəyişir **(Şəkil 35.34)**. Zoğ uzanmağa davam etdikcə və zoğ apikal meristemi yetişkin fazaya keçəndən sonra belə cavan buğum və buğumaraları cavan statuslarını qoruyur. Buna görə də, gövdənin əsas oxu artıq uzun illər yetişkin buğumlar çıxarmış olsa da, cavan buğumlarda yerləşən yan tumurcuqlardan yaranan budaqların

Şəkil 35.34 Acacia koa-nın zoğ sistemindəki faza dəyişməsi. Havay adalarında yetişən bu bitkinin kiçik yarpaqcıqlardan ibarət cavan mürəkkəb yarpaqları və bəsit yetişkin yarpaqları olur. Bu ikili yarpaqlanma zoğun apikal meristeminin inkişafındakı faza dəyişməsini əks etdirir. Buğum formalaşandan sonra inkişaf mərhələsi (cavan və ya yetişkin) dəyişməz qalır; mürəkkəb yarpaqlar yaşlandıqca bəsit yarpaqlara çevrilmir.



üstündə çıxan yeni yarpaqlar hələ də cavan olur. Mühit şəraiti uyğun olanda yetişkin bitki çiçək açır. Bioloqlar çiçək inkişafının genetik tənzimlənməsini izah etməklə böyük irəliləyişə imza atmışdılar (bu haqda növbəti hissədə bəhs edəcəyik).

Çiçəklənmənin Genetik Tənzimlənməsi

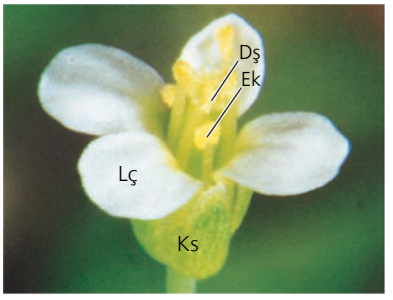
Çiçəyin formalaşması vegetativ böyümədən cinsi böyüməyə doğru faza dəyişməsini tələb edir. Bu keçid, gün uzunluğu kimi mühit faktorları və hormonlar kimi daxili siqnalların kombinasiyası tərəfindən tətiklənir. (Bu siqnalların çiçəklənmədəki rolu haqda daha ətraflı Başlıq 39.3-də öyrənəcəksiniz.) Qeyri-müəyyən olan vegetativ böyümədən fərqli olaraq çiçəyin böyüməsi əksər hallarda müəyyən böyümədir. Zoğ apikal meristem tərəfindən çiçəyin istehsalı, adətən, həmin zoğda birincili böyüməni dayandırır. Vegetativ böyümədən çiçəklənməyə keçid çiçəyin **meristem kimliyi genlərinin** işə düşməsi ilə baş verir. Bu genlərin protein məhsulları qeyri-müəyyən vegetativ meristemdən müəyyən çiçək meristeminə keçid üçün lazımi genləri tənzimləyən transkripsiya faktorlarıdır.

Zoğ apikal meristeminin çiçəklənməsi tətiklənən zaman primordiumların çıxma sırası onların hansı çiçək orqanına – kasacıq, ləçək, erkəkcik və dişiciyə çevriləcəyini təyin edir (Çiçəyin təməl quruluşunu yada salmaq üçün Şəkil 30.8-ə nəzər salın). Bu çiçək orqanları yuxarıdan baxanda təxminən ortaqmərkəzli dairə kimi görünən dörd çiçək köbəsini əmələ gətirir. Kasacıqlar birinci (xarici), ləçəklər ikinci, erkəkciklər üçüncü, dişiciklər isə dördüncü (daxili) köbəni əmələ gətirir. Bitki bioloqları bu səciyyəvi bitki çiçək naxışının inkişafını idarə edən və transkripsiya faktorları istehsal edən *MADS-box* ailəsinə məxsus **orqan kimliyi genlərini** təyin ediblər. Hər hansı bir orqan primordiumunda hansı orqan kimliyi genlərinin ekspressiya olunduğunu primordiumun mövqeyi təyin edir. Bunun nəticəsində böyüməkdə olan çiçək primordiumu müəyyən bitki orqanına çevrilir. Bitkidə orqan kimliyi genlərindəki mutasiyalar anormal çiçək inkişafına, məsələn, erkəkciyin çıxmalı olduğu yerdən ləçəklərin çıxmasına gətirib çıxara bilir **(Şəkil 35.35)**. Bəzi homeotik mutantlar daha çox ləçəyə sahib gözəgəlimli çiçəklər istehsal etdiklərinə görə bağbanlar tərəfindən yüksək qiymətləndirilir.

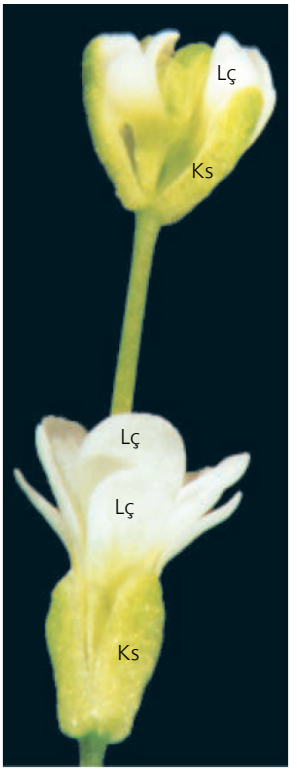
Tədqiqatçılar anormal çiçəklərə sahib mutantları öyrənərək, üç qrup çiçək orqan kimliyi geni təyin etmiş və onları klonlamışdılar. Bu araşdırmalar sözügedən genlərin funksiyasını ortaya çıxarmağa başlamışdır. **Şəkil 35.36a**-da çiçək formalaşmasını izah edən **ABC hipotezinin** sadələşdirilmiş versiyasını təsvir edir. Hipotezə görə dörd növ bitki orqanını formalaşdırmaq üçün üç qrup gen tələb olunur. Hər bir orqan kimliyi geni qrupu çiçək meristeminin müəyyən iki köbəsində aktivləşir. Normalda *A* genləri iki xarici köbədə (kasacıq və ləçəkdə); *B* genləri iki orta köbədə (ləçək və erkəkciklərdə); *C* genləri isə iki daxili köbədə (erkəkcik və dişiciklərdə) aktivləşir. Buna görə, kasacıqlar ancaq bitki mersistemində *A* genlərinin aktivləşdiyi bölgədən, ləçəklər *A* və *B* genlərinin aktivləşdiyi yerdən, erkəkciklər *B* və *C* genlərinin, dişiciklər isə ancaq *C* genlərinin aktivləşdiyi yerlərdən formalaşır. ABC hipotezinə bu şərti də əlavə etsək, *A*, *B* və *C* genləri olmayan mutantların fenotiplərini izah etmək olar: A geni fəal olanda *C* genini, *C* geni fəal olanda A genini tormozlayır. A və C genlərindən biri yatırdılıbsa, digəri ekspressiya olunur. **Şəkil 35.36b** üç orqan kimliyi genindən birinə sahib olmayan mutantların hər birində çiçək naxışlarını və sözügedən hipotezin bu fərqli çiçək fenotiplərini necə izah etdiyini göstərir. Tədqiqatçılar belə hipotezlər quraşdırıb onları sınaqdan keçirən təcrübələr dizayn edərək bitki inkişafının genetik əsaslarını öyrənirlər.

Bu fəsildə etdiyimiz kimi, bitkini yarıb onun hissələrini öyrənəndə unutmamalıyıq ki, bütöv bitki birlikdə bir orqanizm şəklində fəaliyyət göstərir. Bitki strukturları böyük ölçüdə quruda fotoavtotrofik yaşamanın çətinliklərinə qarşı ortaya çıxmış təkamül adaptasiyalarını əks etdirir.

▼ Şəkil 35.33 Çiçəyin inkişafında orqan kimliyi genləri və naxışın formalaşması.



▲ Adi *Arabidopsis* çiçəyi.
Arabidopsis adi halda dörd çiçək köbəsindən ibarətdir: kasacıqlar (Ks), ləçəklər (Lç), erkəkciklər (Ek) və dişiciklər (Dş).



▶ Anormal *Arabidopsis* çiçəyi.
Tədqiqatçılar anormal çiçəklərin inkişafına yol açan bir sıra orqan kimliyi geni mutasiyaları təyin etmişdilər. Bu çiçəkdə erkəkciklərin yerində əlavə bir qrup ləçək və adi halda dişiciklərin olduğu yerdə isə daxili bir çiçək formalaşıb.

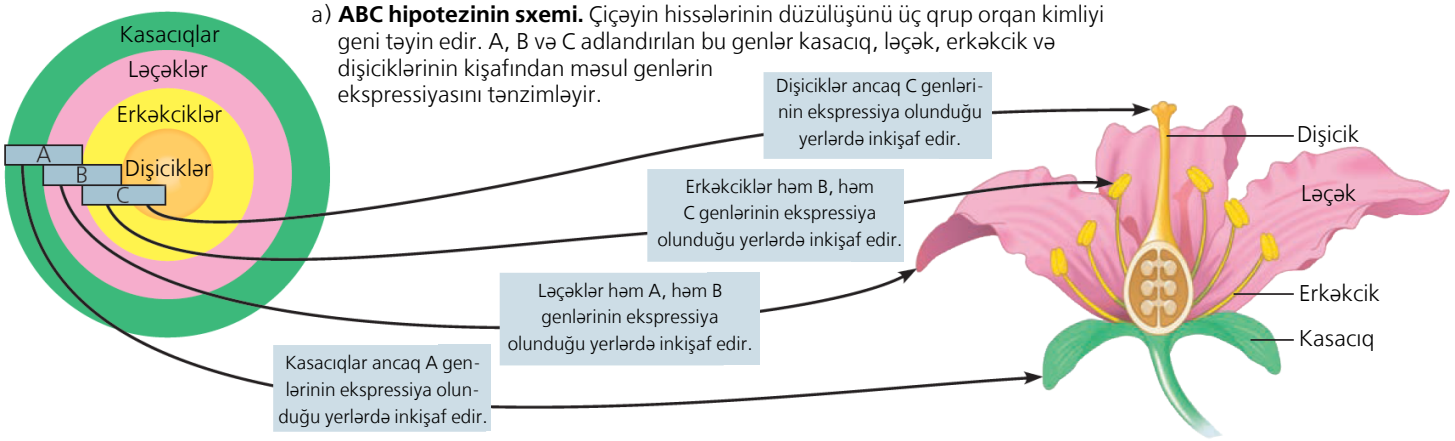
ƏLAQƏ QUR ➤ *Orqanın səhv yerdə formalaşmasına gətirib çıxaran homeotik gen mutasiyalarına başqa bir örnək verin (Başlıq 18.4).*

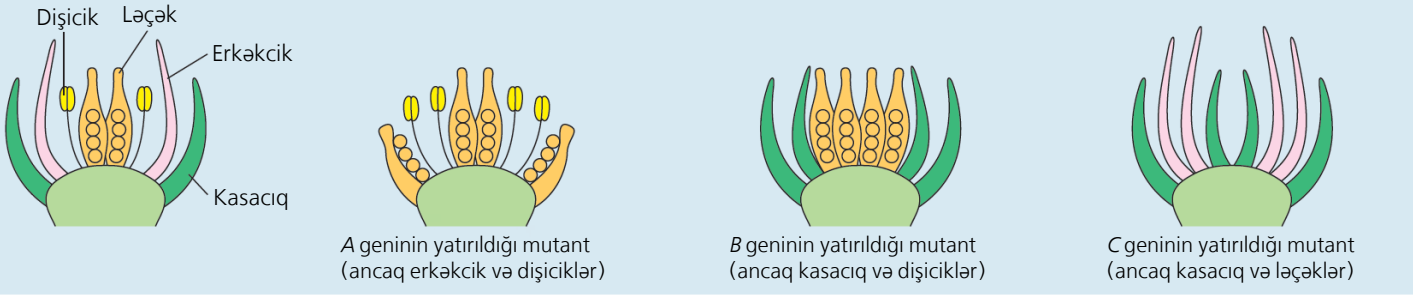
YOXLAMA 35.5

1. Bitkidə eyni genomu paylaşan iki hüceyrə necə olur ki, həddən artıq fərqli strukturlara malik ola bilir?
2. Bitki və heyvan inkişafı arasındakı üç əsas fərq hansılardır?
3. **ƏGƏR ➤** Bəzi bitkilərdə kasacıqlar (sepal) ləçəklərə (petal) oxşayır və hamısı birlikdə "tepal" adlanır. ABC hipotezinə tepalları izah edə biləcək əlavə təklif edin.

Şəkil 35.33 Çiçəyin inkişafında orqan kimliyi genlərin funksiyasını izah edən ABC hipotezi.

a) **ABC hipotezinin sxemi.** Çiçəyin hissələrinin düzülüşünü üç qrup orqan kimliyi geni təyin edir. A, B və C adlandırılan bu genlər kasacıq, ləçək, erkəkcik və dişiciklərinin kişafından məsul genlərin ekspressiyasını tənzimləyir.





A geninin yatırıldığı mutant (ancaq erkəkcik və dişiciklər)

B geninin yatırıldığı mutant (ancaq kasacıq və dişiciklər)

C geninin yatırıldığı mutant (ancaq kasacıq və ləçəklər)

B) Yabanı və orqan kimliyi geni mutasiyaları daşıyan çiçəklərin yandan görünüşü. *A*, *B* və *C* genlərinin funksional olmadığı mutantlardakı fenotipi *(a)* bəndindəki model vasitəsilə və *A* və *C* genlərindən biri yatırdılanda digərinin ekspressiya olunduğunu müşahidə edərək izah etmək olar. Məsələn, *A* geni bir mutantda yatırdılıbsa, adi halda A genin ekspressiya olunduğu yerlərdə *C* geni ekspressiya olunur. Buna görə də ən xarici köbədə dişiciklər (*C* geninin ekspressiyası) formalaşır və bundan sonrakı köbədə erkəkciklər (*B* və *C* genlərinin ekspressiyası) inkişaf edir.

TƏSVİR ET ➤ *a) Hər bir mutant üçün şəklin (a) hissəsindəki kimi yuxarıdan görüntü çəkin, hər köbədə ekspressiya olunan genləri və orqan növlərini işarələyin. b) A və B genlərinin yatırıldığı mutantın da oxşar diaqramını çəkib işarələyin.*

35 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 35.1

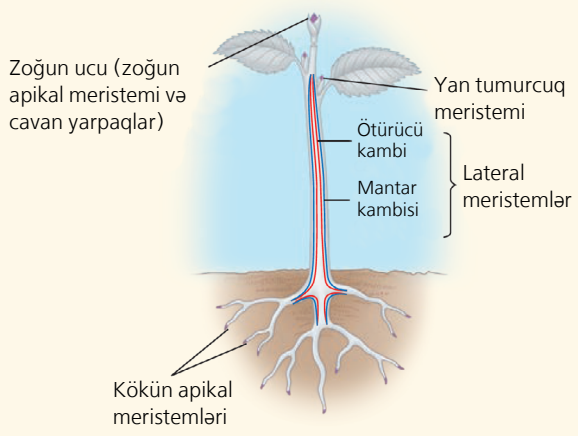
Bitkilər orqan, toxuma və hüceyrələrdən ibarət iyerarxik quruluşa malikdir *(səh. 757-763)*

- Borulu bitkilər **gövdə** və **yarpaqlardan**, örtülütoxumlularda isə əlavə olaraq **çiçəklərdən** ibarət zoğlara malikdir. **Köklər** bitkini yerə bərkidir, su və mineralları torpaqdan udaraq ötürür və qida ehtiyatı rolunu oynayır. Yarpaqlar gövdə buğumlarına bağlı olur və əsas fotosintetik **orqandır**. **Yan tumurcuqlar** yarpaq və gövdə qoltuqlarından çıxıb budaqları əmələ gətirir. Bitki orqanları müxtəlif funksiyalar üçün ixtisaslaşa bilir.
- Borulu bitkilərin bədən boyunca davam edən üç **toxuma sistemi** var: örtük, ötürücü və əsas. Bitkini xaricdən kəsintisiz olaraq örtən bitki qatına **örtük toxuması** deyilir. **Ötürücü toxumalar (ksilema** və **floema)** maddələrin uzunməsafəli nəqliyyatını təmin edir. **Əsas toxumalar** ehtiyat, metobolizm və yenilənmədə iştirak edir.
- **Parenxima hüceyrələri** bölünmə qabiliyyətini saxlayan, nazik divarlı və nisbətən başqalaşmamış hüceyrələrdir. Onlar istehsal və ehtiyat kimi metabolik funksiyaların çoxunu yerinə yetirir. **Kollenxima hüceyrələri** qeyri-bərabər qalınlaşmış divarlara malikdir. Onlar bitkinin cavan və böyüməkdə olan hissələrinə dəstək verir. **Sklerenxima hüceyrələri – sklereid** və **liflər** qalın, liqninləşmiş divara malik olub bitkinin böyüməyən, yetişkin hissələrinə dəstək verir. **Traxeid** və **boru elementləri** su daşıyan ksilema hüceyrələridir; bu hüceyrələrin qalın divarları olur və funksional yetişkinliyə çatdıqda cansız olur. **Ələkvari boru elementləri** canlı, lakin xeyli dəyişmiş və daxili orqanelləri olmayan hüceyrələrdir. Onlar örtülütoxumlularda şəkərlərin nəqliyyatında iştirak edir.

? *Bitki orqan və hüceyrələrində quruda yaşamaq üçün adaptasiya sayıla biləcək üç ixtisaslaşma təsvir edin.*

BAŞLIQ 35.2

Fərqli meristemlər birincili və ikincili böyümə üçün yeni hüceyrələr əmələ gətirir *(səh. 764-765)*

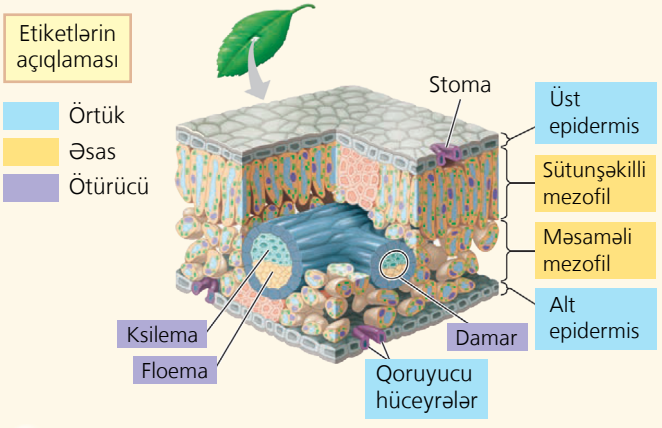


? *Birincili və ikincili böyümə arasındakı fərq nədir?*

BAŞLIQ 35.3

Birincili böyümə kök və zoğları uzadır *(səh. 766-769)*

- Kökün **apikal meristemi** kökün ucuna yaxın yerləşir, uzanmaqda olan kök və **kök üsküyü** üçün hüceyrələr istehsal edir.
- Zoğun apikal meristemi **təpə tumurcuğunda** yerləşir və burada ardıcıllıqla **buğumaraları** və yarpaq çıxaran buğumlar istehsal edir.
- İkiləpəli gövdələri ötürücü topalardan ibarət halqaya sahib olsa da, birləpəli gövdələrində bu topalar dağınıq yerləşmişdir.
- **Mezofil** hüceyrələri fotosintez üçün uyğunlaşıb. **Stomalar** bir cüt **qoruyucu hüceyrələr** tərəfindən əmələ gələn epidermis dəlikləri olub, qazların mübadiləsinə və su itkisinə icazə verir.

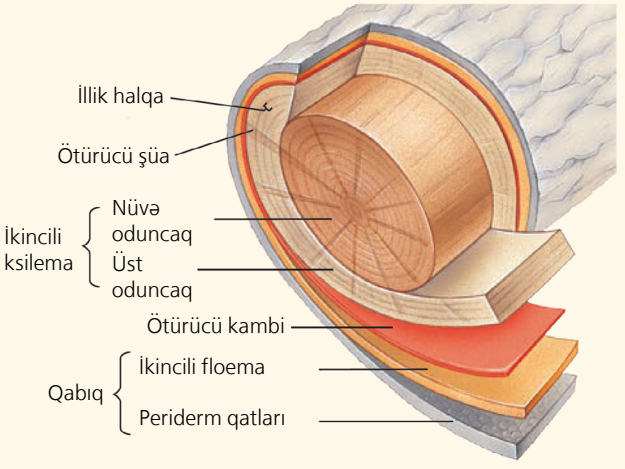


? *Köklərdəki budaqlanma gövdədəkindən necə fərqlənir?*

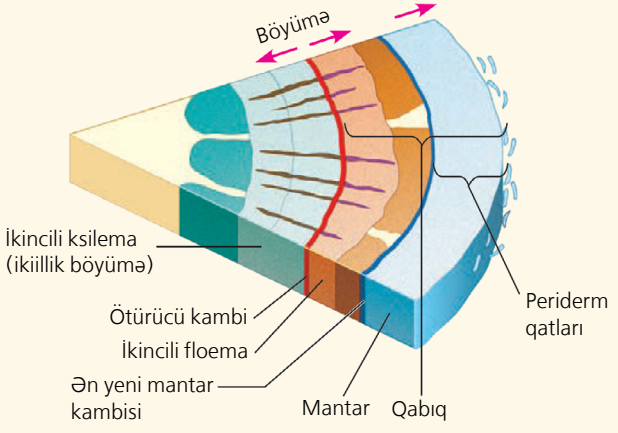
BAŞLIQ 35.4

İkincili böyümə oduncaqlı bitkilərdə kök və zoğların diametrini artırır *(səh. 770-773)*

- Meristematik silindr olan **ötürücü kambi ikincili böyümə** zamanı ikincili ksilema və ikincili floemanı istehsal edir. İkinci ksilemanın köhnə qatları (nüvə oduncağı) öz fəaliyyətini dayandırsa da, cavan qatları (üst oduncaq) hələ də suyu nəql edir.



- **Mantar kambisi** periderm adlanan mantar kambisi və ondan yaranan mantar hüceyrələrindən ibarət qalın qoruyucu təbəqəni istehsal edir.



? *İkincili böyümənin təkamülü bitkilərə hansı növ üstünlüklər qazandırmışdır?*

BAŞLIQ 35.5

Bitki bədəni böyümə, morfogenez və hüceyrə başqalaşması sayəsində formalaşır *(səh. 773-779)*

- Hüceyrənin bölünməsi və genişlənməsi böyümənin əsas təyinedici faktorlarıdır. Mikroborucuqların yaratdığı preprofaza şəridi bölünən hüceyrədə hüceyrə lövhəsinin harada yaranacağını təyin edir. Mikroborucuqların yerləşmə istiqaməti, eyni zamanda hüceyrə divarındakı sellüloz mikroliflərinin istiqamətini tənzimləyərək hüceyrə uzanmasının istiqamətinə təsir edir.
- Morfogenez, yəni bədən quruluşunun və formasının inkişafı, qonşularından gələn mövqe məlumatına reaksiya verən hüceyrələrdən asılıdır.
- Fərqli genlərin aktivləşməsi ilə baş verən hüceyrə başqalaşması bitkidə eyni genoma sahib hüceyrələrin fərqli funksiyalar həyata keçirməsinə imkan yaradır. Bir bitki hüceyrəsinin hansı formada başqalaşması böyük ölçüdə onun inkişaf etməkdə olan bitkidəki mövqeyi tərəfindən təyin olunur.
- Daxili və ya mühit siqnalları bitkinin bir inkişaf mərhələsindən digərinə keçməsinə səbəb ola bilər (məsələn, cavan yarpaqların istehsalından yetişkin yarpaqların istehsalına). Bu növ morfoloji dəyişmələrə **faza dəyişmələri** deyilir.
- Orqan kimliyi genləri üzərində aparılan araşdırmalar naxışın formalaşmasını öyrənmək üçün model sistem rolunu oynayır. ABC hipotezi kasacıq, ləçək, erkəkcik və dişiciklərin formalaşmasını tənzimləyən üç qrup orqan kimliyi geni təyin edir.

? *Bitki hüceyrələri hansı mexanizm sayəsində bütün istiqamətlərdə genişlənmək əvəzinə, sadəcə bir ox istiqamətində uzanır?*

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Bitki bədəninin böyüməsi böyük ölçüdə nədən asılıdır?
   A) hüceyrə başqalaşması
   B) morfogenez
   C) hüceyrə bölünməsi
   D) hüceyrə uzanması

2. Kök korteksinin ən daxili qatı hansıdır?
   A) mərkəz
   B) perisikl
   C) endoderm
   D) özək

3. Nüvə oduncağı və üst oduncaq nədən ibarətdir?
   A) qabıq
   B) periderm
   C) ikincili ksilema
   D) ikincili floema

4. Apikal meristemin cavan fazadan yetişkin vegetativ fazaya doğru keçirdiyi faza dəyişməsini nədən bilmək olar?
   A) istehsal olunan yarpaqların morfologiyasından
   B) ikincili böyümənin başlamasından
   C) yan köklərin formalaşmasından
   D) çiçəkdə meristem kimliyi genlərinin aktivləşməsindən

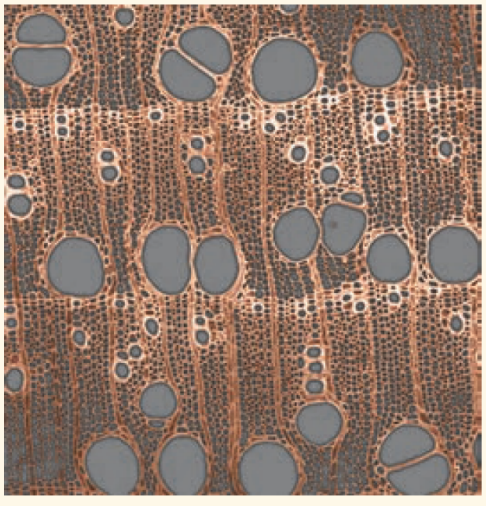
Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

5. Fərz edin ki, çiçəkdə A və C genlərinin ekspressiyası normaldır, B geni isə bütün köbələrdə ekspressiya olunur. ABC hipotezinə əsasən ən xarici təbəqədən içəriyə doğru çiçəyin quruluşu necə olar?
   A) dişicik-ləçək-ləçək-dişicik
   C) ləçək-ləçək-erkəkcik-erkəkcik
   B) kasacıq-dişicik-dişicik-kasacıq
   D) kasacıq-kasacıq-dişicik-dişicik

6. Aşağıdakılardan hansı birbaşa və ya dolayı yolla meristem fəaliyyətindən əmələ gəlir?
   A) ikincili ksilema
   B) yarpaqlar
   C) örtük toxuması
   D) yuxarıdakıların hamısı

7. Aşağıdakılardan hansını kökün oduncaqlı hissəsindən alınmış eninə kəsikdə görmək olmaz?
   A) sklerenxima hüceyrələri
   C) parenxima hüceyrələri
   B) ələkvari boru elementləri
   D) əmici tellər

8. **TƏSVİR ET** Oduncağı olan bir ikiləpəlinin aşağıda göstərilmiş eninə kəsiyində illik halqanı, erkən və son oduncağı və boru elementlərini işarələyin. Daha sonra özəkdən mantara doğru bir ox çəkin.



Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

9. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Təkamül bioloqları canlıların təkamülündə tez-tez rastlanan bir məfhumu təsvir etmək üçün *ekzaptasiya* terminindən istifadə edirlər: müəyyən bir orqan və ya çıxıntının müəyyən kontekstdə əmələ gəlib daha sonra zamanla yeni bir funksiya qazanması (Başlıq 25.6). Bitki orqanlarında ekzaptasiyaya hansı örnəkləri verə bilərsiniz?

10. **ELMİ TƏDQİQAT** İri herbivorlar olmadan çəmənliklər inkişaf edə bilmir. Belə hallarda çəmənliklərin yerini enliyarpaqlı ikiləpəlilər, kollar və ağaclar alır. Birləpəlilərin strukturu və böyümə vərdişləri ilə bağlı öyrəndiklərinizə əsaslanaraq bunun səbəbini açıqlamağa çalışın.

11. **ELM, TEXNOLOGİYA VƏ CƏMİYYƏT** Aclıq və yanlış qidalanma bir çox kasıb ölkələr üçün aktual problem olsa da, varlı ölkələrdəki bitki bioloqları tədqiqatlarının çoxunu *Arabidopsis thaliana* üzərində cəmləyiblər. Bəziləri iddia edirlər ki, bitki bioloqları, həqiqətən də, aclıqla mübarizə haqda düşünürlərsə, araşdırmalarını bir çox kasıb ölkələrdə əsas təsərrüfat bitkiləri olan maniok və plantanlar üzərində aparmalıdılar. *Arabidopsis* tədqiqatçısı olsaydınız, bu iddiaya necə cavab verərdiniz?

12. **ESSE** Qısa bir esse ilə (100-200 söz) borulu bitkilərin struktur və funksiyasının liqninin təkamülü sayəsində necə dəyişdiyini izah edin.

13. **SİNTEZ**



Bu boyanmış işıq mikroqrafı Avstraliyanın bəzi quraq regionlarında yetişən *Hakea purpurea* adlı bir kolun bir orqanından alınan eninə kəsiyi göstərir. (a) Şəkil 35.14, 35.17 və 35.18-ə yenidən nəzər saldıqdan sonra bu orqanın kök, gövdə, yoxsa yarpaq olduğunu təyin edin. Seçiminizi əsaslandırın. (b) Bu orqan nəyə görə quru şərait üçün adaptasiya ola bilər?

Borulu Bitkilərdə Resursların Əldə Olunması və Nəqliyyatı

36



Şəkil 36.1 *Populus* yarpaqları niyə titrəyir?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

36.1 Resurs əldə olunması üçün qazanılmış adaptasiyalar borulu bitkilərin təkamülündə əsas mərhələlərdir

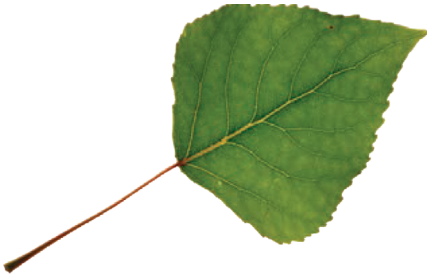
36.2 Fərqli mexanizmlər maddələri qısa və ya uzun məsafələrə daşıyır

36.3 Transpirasiya su və mineral maddələrin köklərdən tumurcuqlara ksilema vasitəsilə nəqlini təmin edir

36.4 Transpirasiya sürəti stomalar tərəfindən tənzimlənir

36.5 Şəkərlər mənbələrdən mənsəblərə floema vasitəsilə nəql olunur

36.6 Simplast çox dinamik bir strukturdur



Titrəyən yarpaqlar

Buludsuz bir gündə qovaq (*Populus tremuloides*) meşəsində gəzməyə çıxsanız, nəfis bir işıq tamaşasının şahidi olacaqsınız **(Şəkil 36.1)**. Hətta küləyin zəif olduğu gündə belə yarpaqların titrəyişi parlaq gün işığına torpağın səthini dayanmadan dəyişən şəfəqlərlə işıqla boyamağa imkan verir. Bu passiv yarpaq hərəkətlərinə səbəb olan mexanizmi sezmək çətin deyil: Hər yarpağın saplağı yan tərəflərindən yastılaşdığından yarpaq ancaq üfüqi müstəvidə tərpənə bilir. Burada daha maraqlı sual bu qəribə adaptasiyanın *Populus*-da nəyə görə ortaya çıxdığıdır.

Yarpaq titrəyişinin *Populus* bitkisinə necə bir fayda verdiyini izah etmək üçün bir çox hipotezlər ortaya atılmışdır. Aparılmış təcrübələr bunun yarpaq səthinə yaxın havadakı CO_2 miqdarı aşağı olan havanı yeniləmək (və ya herbivorları qovmaq) üçün yaranmış bir xassə olduğu ideyasını dəstəkləməmişdir. Hazırkı aparıcı hipotezə əsasən yarpaq titrəyişləri daha aşağıdakı yarpaqlara işığın gedib çatmasına imkan yaradaraq bütün bitkinin fotosintetik məhsuldarlığını artırır. Yarpaq titrəyişləri sayəsində aşağıya qədər gedib çıxan işıq şüaları olmasaydı, oradakı yarpaqlar fotosintez üçün lazımi qədər işıq ala bilməzdi.

Bu fəsildə bitkilərə su, minerallar, karbon qazı və işıq kimi mənbələri daha səmərəli əldə etməyə kömək edən müxtəlif adaptasiyaları araşdıracağıq. Bitkilərin hansı qidalı maddələrə ehtiyac duyduğunu və digər orqanizmlərin bitki qidalanması ilə necə əlaqəli olduğunu görəcəyik. Resursların əldə edilməsi hekayənin sadəcə başlanğıcıdır. Bunun ardından resurslar ehtiyac duyulan yerlərə daşınmalıdır. Ona görə də, bitkidə suyun, minerallarn və şəkərlərin necə daşındığını da müzakirə edəcəyik.

BAŞLIQ 36.1

Resurs əldə olunması üçün qazanılmış adaptasiyalar borulu bitkilərin təkamülündə əsas mərhələlərdir

TƏKAMÜL Bitkilərin çoxu torpaqda böyüyür və buna görə də, zoğlarının günəş işığı və CO_2 əldə etdiyi torpaqüstü, köklərinin su və mineral əldə etdiyi torpağın altındakı iki dünyada yaşayır. Qurunun bitkilər tərəfindən uğurlu kolonizasiyası erkən bitkilərin bu iki fərqli mühitdən qaynaq əldə etməsinə imkan verən adaptasiyalardan asılı olmuşdur.

Bitkilərin yosun əcdadları su, mineral və CO_2-ni içində yaşadıqları sudan birbaşa əldə edirdi. Bu yosunlarda nəqliyyat nisbətən sadə idi, çünki hər hüceyrə bu maddələrin mənbəyinə yaxın yerləşirdi. Ən erkən bitkilər borusuz olmaqla yanaşı, içində yaşadıqları dayaz şirin sudan çıxan fotosintetik zoğlar istehsal edir. Bu yarpaqsız zoğlar, adətən, mumlu kutikulaya və bir neçə stomaya sahib idi. Bu da fotosintez üçün müəyyən qədər CO_2 və O_2 mübadiləsinə icazə versə də, eyni zamanda həddən artıq su itkisinin də qarşısını alırdı. Erkən bitkilərin lövbərləmə və udma funksiyaları gövdənin aşağı hissəsi və ya ipliyəbənzər rizoidlər tərəfindən həyata keçirilirdi (Şəkil 29.6).

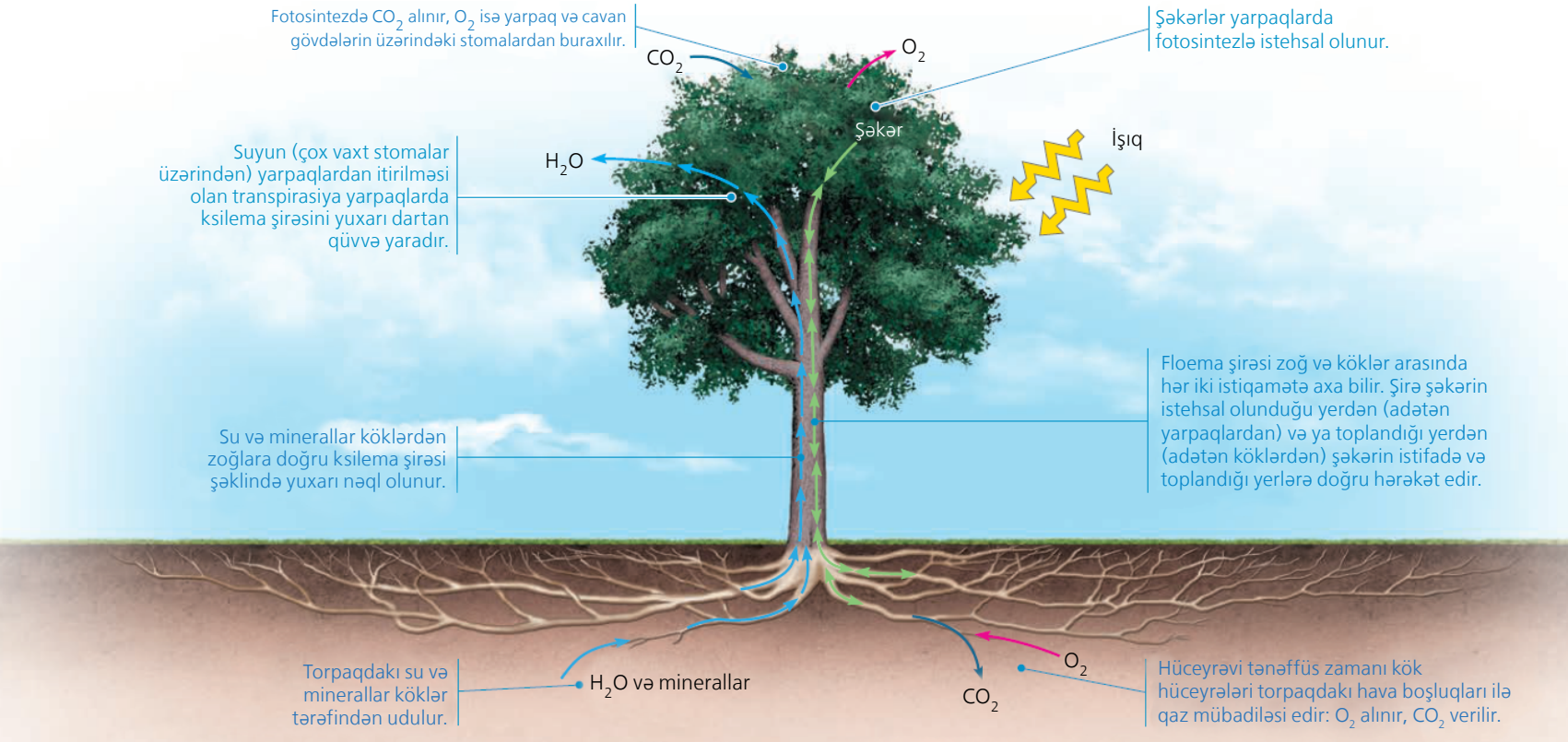
Bitkilər təkamül edib çoxaldıqca işıq, su və qida uğrunda rəqabət gücləndi. Geniş, yastı çıxıntıları olan hündür bitkilər işığın udulmasında üstünlük əldə etdi. Lakin səth sahəsindəki bu artım buxarlanmada da artıma yol açdığına görə, suya olan ehtiyacı artırmışdı. Böyük zoğlar həm də yerə daha möhkəm bağlanmalı idi. Bu ehtiyaclar çoxhüceyrəli, budaqlanan köklərin istehsalını daha əlverişli edirdi. Zoğların hündürə qalxması onun fotosintetik üst hissəsini yerin altındakı qeyri-fotosintetik hissələrdən daha çox ayırdığına görə, təbii seçmə suyun, mineralların və fotosintez məhsullarının uzunməsafəli nəqliyyatını təmin edə bilən bitkilərə üstünlük verirdi.

Ksilema və floemadan ibarət ötürücü toxumanın təkamülü uzunməsafəli nəqliyyat həyata keçirə bilən geniş kök və zoğ sistemlərinin inkişafını mümkün etmişdir (Şəkil 35.10). **Ksilema** su və mineralları kökdən zoğa ötürür. **Floema** isə fotosintez məhsullarını istehsal olunan yerdən lazımi yerlərə nəql edir. **Şəkil 36.2**-də aktiv fotosintez edən bitkidə resurs əldə olunmasının və nəqliyyatın icmalı verilib.

Zoğun Strukturu və İşığın Tutulması

Bitkilərin əksəriyyəti fotoautotrof olduğundan, bir canlı olaraq müvəffəqiyyətləri nəticədə fotosintez etmək

Şəkil 36.2 Borulu bitkilərdə gün ərzində resursların əldəolunması və nəqliyyatı: *İcmal*



ƏLAQƏ QUR ➤ *Gecə fotosintez dayananda hüceyrəvi tənəffüs davam edir. Bunun gecələr yarpaq hüceyrələrində qaz mübadiləsini necə dəyişdirdiyini izah edin. Şəkil 10.23-də xloroplast və mitoxondrilər arasındakı qaz mübadiləsini yenidən gözdən keçirin.*

qabiliyyətlərindən asılıdır. Bitkilərdə təkamül zamanı hər bir növə tutduğu ekoloji nişdə işıq uğrunda uğurla rəqabət aparmağa imkan verən müxtəlif zoğ stukturu inkişaf etmişdir. Məsələn, gövdənin uzunluğu və eni, zoğların budaqlanma şəkli işığın tutulmasına təsir edən quruluş xassələridir.

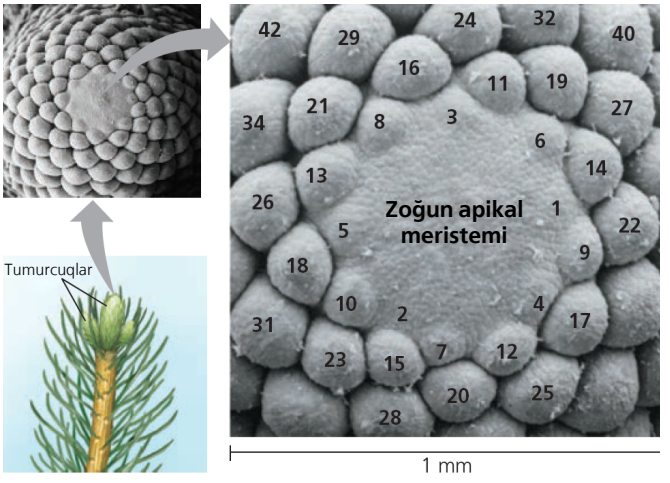
Gövdələr yarpaqları dəstəkləyən quruluşdur, eyni zamanda su və qida maddələrinin daşınması üçün kanal rolunu oynayır. Böyüyə bilən bitkilər bu şəkildə qonşuların sala biləcəyi kölgədən qorunur. Hündür bitkilərin çoxu yarpaqlara və oradan aşağı daha böyük həcmdə nəqliyyata imkan yaradan, həmçinin möhkəm mexaniki dəstək verən qalın gövdələrə ehtiyac duyur. Sarmaşıqlar dəstək üçün digər cisimlərdən (adətən digər bitkilərdən) asılı olduqlarına görə istisna təşkil edir. Oduncaqlı bitkilərdə gövdələr ikincili böyümə yolu ilə qalınlaşır (Şəkil 35.11). Budaqlanma çox vaxt bitkilərə fotosintez üçün günəş işığını daha effektiv şəkildə tutmağa imkan verir. Buna baxmayaraq, hind qozu palması kimi bəzi növlər, ümumiyyətlə, budaqlanmır. Budaqlanma formalarında bu qədər fərq niyə mövcuddur? Bitkilərin böyüməyə sərf etmək üçün müəyyən miqdarda enerjiləri var. Bu enerjinin çox hissəsi budaqlanmağa gedərsə, uzununa böyümək üçün daha az enerji qalar və başqa hündür bitkilər tərəfindən kölgələnmək riski artar. Əksinə, enerjinin böyük hissəsi uzununa böyüməyə gedərsə, bitki günəş işığından optimal istifadə edə bilməz.

Yarpağın ölçü və quruluşu bitkinin xarici formasındakı müxtəlifliyin böyük hissəsini təşkil edir. Yarpaqların uzunluğu ABŞ-ın qərbindəki quru, qumlu bölgələrdə bitən *Crassula connata*-dakı kimi 1.3 mm-dən, Afrikadakı yağışlı tropik meşələrdə böyüyən palma növü *Rafia regalis*-dəki kimi 20 m-ə qədər dəyişir. Bu növlər suyun mövcudluğu ilə yarpağın ölçüsü arasında müşahidə olunan mütənasibliyin ekstrim nümunəsidir. Ən böyük yarpaqlar, adətən, yağışlı tropik meşələrdəki növlərdə, ən kiçikləri isə suyun az olduğu və buxarlanma yolu ilə su itkisinin problemli olduğu quru, eləcə də çox soyuq mühitdə böyüyən növlərdə olur.

Fillotaksiya olaraq bilinən gövdədə yarpaqların düzülüşü işığın tutulmasında əhəmiyyətli bir quruluş xassəsidir. Fillotaksiya zoğun apikal meristemi tərəfindən müəyyən edilir (Şəkil 35.16) və bioloji növə xasdır **(Şəkil 36.3)**. Müəyyən bir növdə hər buğuma başına bir (növbəli və ya spiral fillotaksiya), iki (qarşılıqlı fillotaksiya) və ya daha çox (köbəli fillotaksiya) yarpaq düşür. Əksər açıqtoxumluda növbəli fillotaksiya vardır. Yarpaqlar gövdə ətrafında yüksələn spiral şəklində düzülür, hər bir yarpaq əvvəlkinə nəzərən 137.5°-də çıxır. Nə üçün 137.5°? Bir hipotez budur ki, bu bucaq yuxarı yarpaqların kölgəsini minimuma endirir. İntensiv günəş işığının yarpaqlara zərər verə biləcəyi mühitlərdə qarşı-qarşıya düzülmüş yarpaqların verdiyi kölgə daha faydalı ola bilər.

Biosenozdakı bütün bitkilərin yarpaqlı hissələrinin (bitki örtüyünün üst qatından alt qatlarına qədər) ümumi sahəsi bitkilərin məhsuldarlığına təsir göstərir. Bitki örtüyünün bir neçə təbəqəsi olduqda alt yarpaqların kölgələnməsi o qədər böyük olur ki, onlar fotosintezdən çox tənəffüs edir. Bu halda, qeyri-məhsuldar yarpaq və

▼ Şəkil 36.3 Norveç küknarında fillotaksiya. Zoğ ucundan çəkilən bu SEM yarpaqların yaranma naxışını göstərir. 1 ən cavan yarpağı göstərir. (Bəzi nömrələnmiş yarpaqlar yaxından da görünmür.)

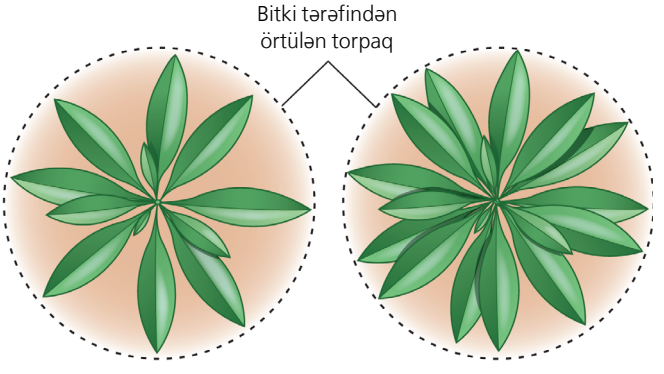


VİZUAL BACARIQ ➤ *Barmağınızla 29 nömrəli yarpaqdan 28 nömrəliyə və s. gedərək yarpaqların çıxma ardıcıllığını izləyin. Naxış nədən ibarətdir? Bu fillotaksiya qanunauyğunluğundan istifadə edərək növbəti çıxacaq yarpaq primordiumunun hansı iki yarpaq primordialarının arasından çıxacağını təxmin edin.*

budaqlar proqramlaşdırılmış hüceyrə ölümünə məruz qalaraq tökülür; buna *özünü budama* deyilir.

Öz üstünə saldığı kölgəni azaldan bitkinin daha yüksək işığı tutma qabiliyyəti olur. Bu baxımdan yararlı bir göstərici *yarpaq sahəsi indeksidir*: bitkinin üst yarpaq səthinin böyüdüyü ərazinin səth sahəsinə olan nisbəti **(Şəkil 36.4)**. Təsərrüfat bitkiləri arasında yarpaq sahəsi indeksi çox vaxt 7-ə qədər çıxa bilir. Yarpaq sahəsi

▼ Şəkil 36.4 Yarpaq sahəsi indeksi. Bir bitkinin yarpaq sahəsi indeksi onun yarpaqlarının üst səthlərinin ümumi ərazisinin bitki tərəfindən örtülən torpağın sahəsinə olan nisbətidir. Şəkildə müvafiq sahələr iki bitki üçün göstərilmişdir. Bir neçə yarpaq qatı olan bitkilərdə yarpaq sahəsi indeksi asanlıqla biri keçir.



? *Daha geniş yarpaq sahəsi fotosintez miqdarını artırarmı? Cavabınızı izah edin.*

indeksinin bu dəyərdən yüksək olması kənd təsərrüfatı baxımından əlavə fayda vermir. Əlavə yarpaqlar aşağıdakı yarpaqların kölgələnməsini artırıraq özünü budamaya yol açır.

İşığı tutmağa təsir edən başqa amil yarpaqların istiqamətidir. Bəzi bitkilərin yarpaqları üfüqi yerləşir; digərlərində isə, məsələn, otlarda şaquli yönəldilmiş yarpaqlar var. Az işıqlı şəraitdə üfüqi yarpaqlar şaquli yarpaqlara nisbətən günəş işığını daha təsirli edir. Çəmənlik və digər günəşli bölgələrdə üfüqi istiqamət yuxarı yarpaqları həddindən artıq intensiv işığa məruz qoyaraq onları zədələyir və fotosintezi zəiflədir. Ancaq bitkinin yarpaqları təxminən şaquli yerləşəndə işıq şüaları yarpaq səthinə paralel düşür. Bunun nəticəsində heç bir yarpaq çox işıq qəbul edə bilmir və işıq daha aşağıdakı yarpaqlara qədər gedib çata bilir.

Fotosintez – Su İtkisi Kompromisi

Əksər yarpaqlarda geniş səth işığı tutmağa kömək edir, açıq stoma dəlikləri isə CO_2-nin fotosintetik toxumalara diffuziyasına imkan verir. Açıq stoma dəlikləri, eyni zamanda bitkidən suyun buxarlanmasına icazə verir. Bitkilər tərəfindən itirilən suyun 90%-dən çoxu stoma dəliklərindən buxarlanma yolu ilə itir. Beləliklə, zoğ adaptasiyaları xüsusən suyun az olduğu mühitlərdə fotosintezin artırılması və su itkisinin minimuma endirilməsi arasındakı kompromisləri təmsil edir. Daha sonra bu fəsildə bitkilərin CO_2 qəbulunu artırmaq və su itkisini minimuma endirmək üçün stoma dəliklərinin açılıb-bağlanmasını necə tənzimlədiyini müzakirə edəcəyik.

Kökün Quruluşu, Su və Mineralların Alınması

Karbon qazı və günəş işığı zoğ sisteminin istismar etdiyi mənbələr olduğu kimi, torpaqda da kök sistemi tərəfindən hasil olunan qaynaqlar var. Bitkilər torpaqdakı qidalı ərazilərdən istifadə etmək üçün köklərinin quruluşunu və fiziologiyasını sürətlə tənzimləyir. Məsələn, bir çox bitkilərin kökləri torpaqda nitratın az olduğu cibciklərdən budaqlanmadan düz keçir. Əksinə, nitratla zəngin bir cibciklə qarşılaşdıqda isə kök çox vaxt budaqlanmağa başlayır. Kök hüceyrələri də nitrat daşınmasında və assimilyasiyasında iştirak edən proteinlərin sintezini artıraraq torpaqdakı yüksək nitrat səviyyəsinə cavab verir. Beləliklə, bitki kütləsinin daha böyük hissəsini nitratla zəngin bir ərazinin istismarına sərf etmir. Hüceyrələrsə nitratı daha effektiv şəkildə mənimsəyir.

Kök sistemində rəqabətin azalması da məhdud qida maddələrinin səmərəli udulmasına kömək edir. Məsələn, camış otlarının (*Buchloe dactyloides*) stolonlarından alınmış şitillər eyni bitkidən gələn şitillərlə birgə olanda daha az və daha qısa kök inkişaf edir, nəinki başqa bitkidən gələn şitillərlə qarşılaşanda. Tədqiqatçılar bitkinin bu formada özünü başqalarından necə ayırdığını anlamağa çalışırlar.

Bitki kökləri torpaq ehtiyatlarından daha səmərəli istifadə etməyə imkan verən mikroorqanizmlərlə də qarşılıqlı faydalı əlaqələr yaradır. Məsələn, kök və göbələklər arasında yaranan, **mikoriza** adlanan qarşılıqlı birləşmənin təkamülü, torpaqların bitkilər tərəfindən uğurlu kolonizasiyasında mühüm addım olmuşdur. Mikoriza su və mineralları, xüsusən də fosfatı udmaq üçün bitkiyə dolayı yolla böyük bir səth sahəsi bəxş edir. Mikorizanın bitkinin qidalanmasındakı rolu Başlıq 37.3-də araşdırılacaqdır.

Əldə olunan resurslar bitkidə ehtiyac duyulan digər hissələrə nəql edilməlidir. Növbəti hissədə su, mineral və şəkər kimi resursları bitkidə boydan boya nəql etməyə imkan verən prosesləri və yolları nəzərdən keçirəcəyik.

YOXLAMA 36.1

1. Uzunməsafəli nəqliyyat borulu bitki üçün niyə vacibdir?
2. Bəzi bitkilər yanlarındakı bitkilərin yarpaqlarından əks olunan işığın miqdarındakı artmanı aşkar edə bilir. Belə bir hal bitkidə gövdənin uzanmasına, dik yarpaqlarının istehsalına və yanlara doğru budaqlanmanın azalmasına səbəb olur. Bureaksiyalar bitkinin rəqabət qabiliyyətini necə artırır?
3. **ƏGƏR ➤** Bir bitkinin zoğ uclarını budasanız, bunun bitkinin budaqlanmasına və yarpaq sahəsi indeksinə qısamüddətli təsiri nə olacaq?

BAŞLIQ 36.2

Fərqli mexanizmlər maddələri qısa və ya uzun məsafələrə daşıyır

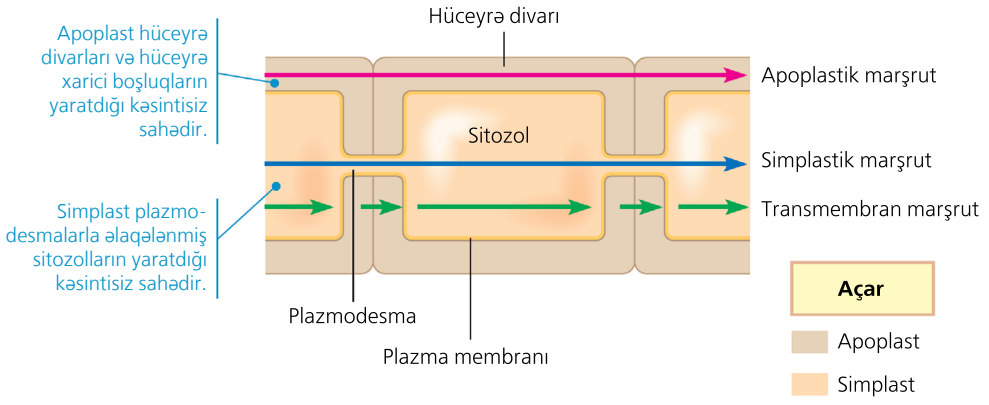
Bitki bədəni daxilindən keçən maddələrin müxtəlifliyini, bu maddələrin daşındığı məsafə və maneələri nəzərə alsaq, bitkilərin müxtəlif nəqliyyat proseslərindən istifadə etməsi təəccüblü olmaz. Bu prosesləri araşdırmadan əvvəl nəqliyyatın iki əsas yoluna baxacağıq: apoplast və simplast.

Apoplast və Simplast: Nəqliyyat Dəhlizləri

Bitki toxumasında iki əsas bölmə var: apoplast və simplast. **Apoplast** dedikdə canlı hüceyrələrin plazma membranlarından kənarda yerləşən hər şey nəzərdə tutulur və buna hüceyrə divarı, hüceyrəxarici boşluqlar, boru və traxeidlər kimi ölü hüceyrələrin daxili hissələri də aid edilir (Şəkil 35.10). **Simplast** isə bitkidəki bütün canlı hüceyrələrin sitozolunun ümumi kütləsindən, eləcə də onları birləşdirən sitoplazmik kanallar olan plazmodesmlərdən ibarətdir.

Bitkilərin bölməli quruluşu bitki toxuması və ya orqanları içərisindən keçən nəqliyyat üçün üç yol

Şəkil 36.5 Qısaməsafəli nəqliyyat üçün hüceyrənin bölmə və marşrutları. Bəzi maddələr birdən artıq marşrutdan keçir.



mövcuddur: apoplastik, simplastik və transmembran **(Şəkil 36.5)**. Apoplastik marşrutda su və həllolanlar (həll olmuş kimyəvi maddələr) hüceyrə divarı və hüceyrəarası boşluqdan ibarət fasiləsiz yoldan keçir. Simplastik marşrutda isə su və həllolanlar sitozolun əmələ gətirdiyi fasiləsiz dəhliz boyunca hərəkət edir. Bu yol bitkilərə ilk dəfə daxil olduqda maddələrin bir dəfə bir plazma membranından keçməsini tələb edir. Bir hüceyrəyə daxil olduqdan sonra maddələr plazmodesmalar sayəsində hüceyrədən hüceyrəyə keçə bilər. *Transmembran marşrutda* isə su və həllolanlar bir hüceyrədən, hüceyrə divarından və qonşu hüceyrədən eyni şəkildə sonrakı hüceyrəyə keçə bilər. Transmembran marşrut maddələrin bir hüceyrədən çıxıb sonrakına daxil olması üçün plazma membranlarından dəfələrlə keçməsini tələb edir. Bu üç marşrut qarşılıqlı müstəsna deyil və bəzi maddələr müxtəlif miqdarlarda birdən çox marşrutdan istifadə edə bilir.

Həllolanların Plazma Membranlarından Qısaməsafəli Nəqliyyatı

Digər orqanizmlərdə olduğu kimi, bitkilərdə də plazma membranının seçici keçiriciliyi maddələrin hüceyə daxilinə və xaricinə qısaməsafəli hərəkətini idarə edir (Başlıq 7.2). Bitkilərdə həm aktiv, həm də passiv nəqliyyat mexanizmləri var və bitki hüceyrə membranları da digər hüceyrələrdə fəaliyyət göstərən *ümumi* növ nasoslar və nəqliyyat proteinləri (kanal proteinləri, daşıyıcı proteinlər və kotransporterlər) ilə təchiz olunmuşdur. Lakin bitki və heyvan hüceyrələrinin membran üzərindən daşıma prosesləri arasında *xüsusi* fərqlər var. Bu hissədə bu fərqlərin bəzilərinə diqqət yetirəcəyik.

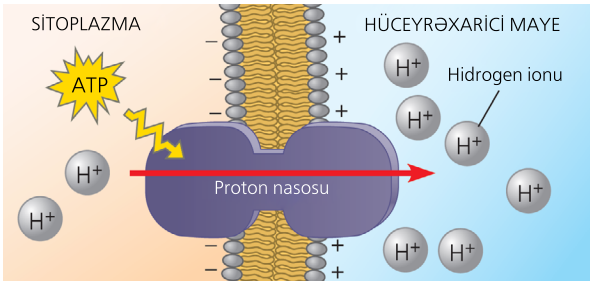
Heyvan hüceyrəsindən fərqli olaraq, bitkinin təməl nəqliyyat prosesində əsas rolu natrium ionu (Na^+) yox, hidrogen ionu (H^+) oynayır. Məsələn, bitki hüceyrələrində membran potensialını yaradan şey natrium-kalium nasosları ilə Na^+-un vurulması yox, proton nasosları tərəfindən H^+-in vurulmasıdır **(Şəkil 36.6a)**. Bundan əlavə, bitkilərdə daha çox H^+, heyvanlarda isə Na^+ kotransport olunur. Kotransport zamanı bitki hüceyrələri H^+ qradiyenti və membran potensialındakı enerjidən istifadə edərək müxtəlif həllolanların aktiv nəqlini həyata keçirir. Məsələn, saxaroz şəkəri kimi neytral həllolanların floema və digər bitki hüceyrələri tərəfindən udulmasında H^+ ilə kotransport əsas rol oynayır. Bir H^+/saxaroz kotransporteri, H^+-nin elektrokimyəvi qradiyenti boyu aşağı hərəkətini saxarozun qatılıq qradiyentinin əksinə hərəkəti ilə qoşalaşdırır **(Şəkil 36.6b)**. H^+ ilə kotransport ionların hərəkətini də asanlaşdırır, məsələn, nitratın (NO_3^-) kök hüceyrələri tərəfindən tutulmasında olduğu kimi **(Şəkil 36.6c)**.

Bitki hüceyrələrinin membranlarında yalnız müəyyən ionların keçməsinə imkan verən ion kanalları da vardır **(Şəkil 36.6d)**. Heyvan hüceyrələrində olduğu kimi kanalların çoxu qapılı olub müəyyən kimyəvi maddə, təzyiq və ya gərginlik kimi qıcıqlara cavab olaraq açılıb-bağlanır. Daha sonra bu fəsildə qoruyucu hüceyrələrdəki kalium ion kanallarının stomanın açılıb-bağlanması zamanı necə işlədiyini müzakirə edəcəyik. İon kanalları bitkilərdə heyvanlardakı fəaliyyət potensialına bənzər elektrik siqnallarının istehsalında da iştirak edir (Başlıq 48.2). Bununla birlikdə, bu siqnallar 1000 dəfə yavaşdır və heyvan hüceyrələri tərəfindən istifadə olunan natrium ion kanallarından deyil, Ca^{2+} ilə aktivləşən anion kanallarından istifadə edir.

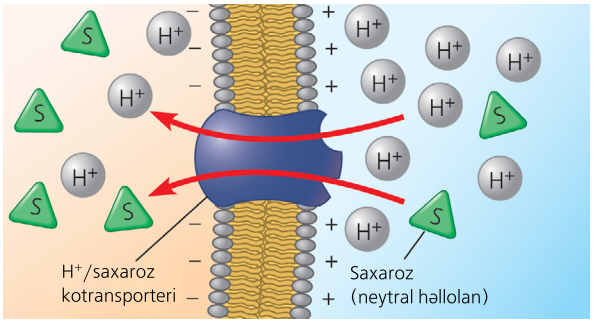
Plazma Membranları Arasındakı Suyun Qısaməsafəli Nəqliyyatı

Suyun bir hüceyrə tərəfindən udulması və ya itirilməsi **osmoz** yolu (sərbəst suyun həll olunan və ya səthə bağlanmayan suyun bir membran üzərindən keçidi) ilə baş verir (Şəkil 7.12). Suyun axacağı istiqaməti təyin edən fiziki xassəyə **su potensialı** deyilir. Bu göstərici həllolan qatılığı və fiziki təzyiqin təsirini də özündə ehtiva edir. Sərbəst su axımına heç bir maneə olmadığı təqdirdə su potensialı daha yüksək olan bölgələrdən daha aşağı olan bölgələrə doğru hərəkət edir. *Su potensialı* terminindəki *potensial* sözü suyun potensial enerjisinə, yəni potensialı daha yüksək olan bir bölgədən daha aşağı bölgəsinə doğru hərəkət etdiyi zaman suyun iş görmək qabiliyyətidir. Məsələn, bir bitki hüceyrəsi və ya toxum daxilindən daha yüksək su potensialına malik bir məhlula batırılarsa, su hüceyrəyə və ya toxuma keçərək onun genişlənməsinə səbəb olar. Bitki hüceyrələrinin və toxumların genişlənməsi güclü bir qüvvə ola bilər: Ağac köklərindəki hüceyrələrin genişlənməsi beton səkiləri qıra bilər, zədələnmiş gəmilərin ehtiyat bölgələrindəki nəm taxıl toxumlarının şişməsi gəmi korpusunda fəlakətə və gəminin batmasına gətirib çıxara bilər. Toxumların şişməsi nəticəsində əmələ gələn güclü qüvvələri nəzərə alsaq, toxumlar tərəfindən suyun

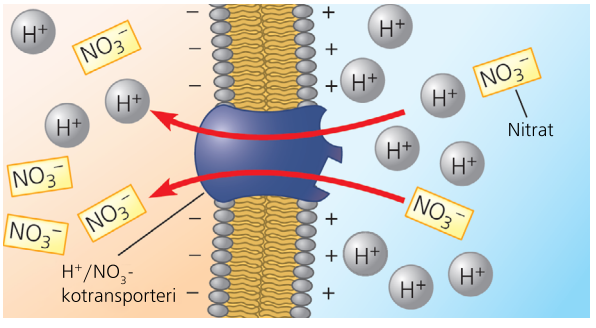
Şəkil 36.6 **Bitki hüceyrə membranında həllolan nəqliyyatı.**



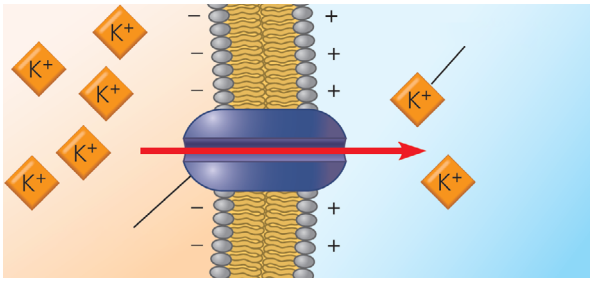
(a) H⁺ və membran potensialı. Bitki hüceyrələrinin plazma membranı H^+-i hüceyrənin xaricinə vurmaq üçün ATP ilə işləyən proton nasoslarından istifadə edir. Bu nasoslar membran ətrafında membran potensialı və pH qradiyentinin əmələ gəlməsinə töhfə verir. Bu iki növ potensial enerji həllolanların nəqliyyatı üçün tələb olunan enerjini qarşılaya bilir.



(b) H⁺ və neytral həllolan kotransportu. Şəkər kimi neytral həllolanlar H^+ ilə kotransport olunaraq bitki hüceyrələrinə yüklənə bilər. Məsələn, H^+/saxaroz kotransporterləri şəkərin bitki boyunca nəql olunmazdan əvvəl floemaya yüklənməsində əsas rol oynayır.



(c) H⁺ və ion kotransportu. H^+-dən istifadə edən kotransport mexanizmləri eyni zamanda ionların da hüceyrəyə giriş-çıxışının tənzimlənməsində iştirak edir. Məsələn, kök hüceyrələrinin plazma membranlarındakı H^+/NO_3^- kotransporteri bitki köklərinin NO_3^- əldə etməsindən vacib rol oynayır.



(d) İon kanalları. Bitkinin ion kanalları gərginliyə (voltaj), membranın dartılmasına və kimyəvi faktorlara cavab olaraq açılıb-bağlana bilir. İon kanalları açıq olanda müəyyən ionların membrandan diffuziyasına imkan verir. Məsələn, K^+ ion kanalı stomalar bağlanan zaman qoruyucu hüceyrələrdən K^+-un buraxılmasında rol oynayır.

Fərz edin ki, bir bitki hüceyrəsində yuxarıda göstərilən nəqliyyat proteinlərinin hamısı var və sizdə hər bir protein üçün xüsusi bir inhibitor var. Hər bir inhibitorun ayrı-ayrılıqda hüceyrənin membran potensialına necə təsir edəcəyini təxmin edin.

Həllolanlar və Təzyiq Su Potensialına Necə Təsir Edir?

Su qəbul etmiş bitkidə su potensialının əsas müəyyənediciləri həllolan potensialı və fiziki təzyiqdir:

$$\Psi = \Psi_S + \Psi_P$$

Burada Ψ su potensialı, Ψ_S həllolan potensialı (osmotik potensial), Ψ_P isə təzyiq potensialıdır. Bir məhlulun həllolan potensialı (Ψ_S) onun molyarlığı ilə birbaşa mütənasibdir. Həllolan potensialına osmotik potensial da deyilir, çünki həllolanlar osmozun istiqamətinə təsir göstərir. Bitkilərdəki məhlullar əsasən mineral ionları və şəkərlərdir. Tərifə əsasən saf suyun Ψ_S -si 0-dır. Həllolanlar suyu əlavə olunduqda, su molekullarına bağlanır. Nəticədə sərbəst su molekullarının sayı azalır və suyun hərəkət edərək iş görmə qabiliyyəti aşağı düşür. Buna görə də, həllolan qatılığının artması su potensialına mənfi təsir göstərir və məhlulun Ψ_S dəyəri həmişə mənfi ədədlə ifadə olunur. Məsələn, 0.1 M şəkər məhlulunda $\Psi_S = -0.23$ MPa-dır. Həllolan qatılığı artdıqca Ψ_S daha da mənfi dəyər alır.

Təzyiq potensialı (Ψ_P) məhlul üzərindəki fiziki təzyiqdir. Ψ_S-dən fərqli olaraq, Ψ_P atmosfer təzyiqinə nəzərən müsbət və ya mənfi ola bilər. Məsələn, məhlul şpris ilə çəkiləndə mənfi təzyiq, şprisdən xaric edildikdə isə müsbət təzyiq altındadır. Canlı hüceyrələrdəki su, suyun osmotik qəbuluna görə, adətən, müsbət təzyiq altında olur. Xüsusilə **protoplast** (plazma membranı daxil, hüceyrənin canlı hissəsi) hüceyrə divarına təzyiq tətbiq edərək **turqor təzyiqi** əmələ gətirir. Dolu şindəki hava kimi, bu daxili təzyiqin itələyici gücü bitkinin inkişafı üçün çox vacibdir, çünki bitki toxumalarının sərtliyini qorumağa kömək edir və hüceyrələrin uzanması üçün hərəkətverici qüvvə rolunu oynayır. Bitkinin içi boş olan ksilem hüceyrələrindəki su (traxeidlər və boru elementləri) isə əksinə, çox vaxt –2 MPa-dan aşağı mənfi təzyiq potensialı (gərginlik) altında olur. Su potensialı tənliyini tətbiq etməyi öyrənərkən, bir əsas məqamı unutmayın: *Su daha yüksək su potensialı olan bölgələrdən su potensialının daha aşağı olduğu bölgələrə hərəkət edir.*

alınmasının aktiv bir proses olub-olmadığını düşünmək maraqlıdır. Bu sual temperaturun həmin prosesə təsirini araşdıran **Elmi Bacarıq Məşğələsində** araşdırılır.

Su potensialı yunan hərfi olan Ψ (psi, "say" oxunur) ilə göstərilir. Bitki bioloqları Ψ-ni **meqapaskal** (qısaltması, MPa) adlanan təzyiq vahidi ilə ölçürlər. Tərifinə əsasən, standart şəraitdə (dəniz səviyyəsində və otaq temperaturunda) atmosferə açıq bir qabda təmiz suyun Ψ-si 0 MPa təşkil edir. Bir MPa dəniz səviyyəsindəki atmosfer təzyiqinin təxminən 10 qatına bərabərdir. Suyun osmotik qəbulu sayəsində bir canlı bitki hüceyrəsinin daxili təzyiqi, təxminən 0.5 MPa, yəni şişirdilmiş bir avtomobil şinindəki hava təzyiqindən təxminən iki dəfə çoxdur.

ELMİ BACARIQ MƏŞĞƏLƏSİ

Temperatur Əmsallarının Hesablanması və Şərhi

Toxumlar Tərəfindən Suyun İlkin Qəbulu Temperaturdan Asılıdırmı? Bu suala cavab tapmağın bir yolu toxumları fərqli temperaturlardakı suya qoyub hər temperatur şəraitində suyun alınma sürətini hesablamaqdır. Bu datadan istifadə edərək temperatur əmsalı Q10-u hesablamaq olar; bu rəqəm temperaturu 10°C artıranda fizioloji reaksiya (və ya proses) sürətinin nə qədər artdığını göstərir:

$$Q_{10} = \left(\frac{k_2}{k_1}\right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$$

Burada t_2 daha yüksək temperaturu (°C), t_1 daha aşağı temperaturu, k_2 t_2-dəki reaksiya (və ya proses) sürətini, k_1 isə t_1-dəki reaksiya(və ya proses) sürətini göstərir. (Əgər burada göstərildiyi kimi $t_2 - t_1 = 10$ olarsa hesablama sadələşir.)

Q_{10} dəyərləri öyrənilməkdə olan fizioloji proses haqda müəyyən nəticələrə gəlməyə imkan verir. Protein quruluşunda iri miqyaslı dəyişmələrin baş verdiyi kimyəvi (metabolik) proseslər temperaturdan çox asılı olub daha yüksək, 2 və ya 3-ə yaxın Q_{10} dəyərinə sahib olur. Bunun əksinə, bir çox fiziki parametrlər temperaturdan o qədər də asılı olmur və Q_{10} dəyərləri 1-ə yaxın olur. Məsələn, suyun axıcılığındakı dəyişmənin Q_{10} dəyəri 1.2 - 1.3 arasındadır. Bu məşğələdə turp (*Raphanus sativum*) toxumlarından əldə olunmuş datadan istifadə edərək Q_{10} dəyərini hesablayıb suyun ilkin qəbulunun daha çox fiziki, yoxsa kimyəvi bir proses olduğunu təyin etməyə çalışacaqsınız.

Təcrübə necə aparılmışdır? Turp toxumu nümunələrinin çəkiləri ölçülərək dörd fərqli temperaturda suya yerləşdirilir. 30 dəqiqədən sonra toxumlar sudan çıxarılır, kağızla qurudulur və çəkiləri yenidən ölçülür. Tədqiqatçılar daha sonra hər nümunə üçün kütləni neçə faiz artıdığını hesablayırlar.

Təcrübə datası

Temperatur	30 Dəqiqədən Sonra Su Qəbuluna Görə Çəkidəki Artımın Faizi
5°C	18.5
15°C	26.0
25°C	31.0
35°C	36.2

Mənbə J. D. Murphy and D. L. Noland, Temperature effects on seed imbibition and leakage mediated by viscosity and membranes, *Plant Physiology* 69:428–431 (1982).

DATANI ŞƏRH EDİN

1. Dataya əsasən, suyun turp toxumları tərəfindən ilkin qəbulu temperaturdan asılı olaraq dəyişirmi? Temperaturla su qəbulu arasındakı əlaqə nədir?

2. (a) 35°C və 25°C üçün alınan datadan istifadə edərək turp toxumları tərəfindən su qəbulunun Q_{10} dəyərini hesablayın. Hesablamanı 25°C və 15°C, 15°C və 5°C üçün təkrarlayın. (b) Orta Q_{10} dəyəri neçədir? (c) Sizcə, aldığınız nəticə prosesin daha çox fiziki, yoxsa kimyəvi (metabolik) bir proses olduğuna dəlalət verir? (d) Suyun axıcılığındakı dəyişmə üçün Q_{10} dəyərinin 1.2 – 1.3 olduğunu nəzərə alsaq, toxumların su qəbulunun temperaturdan cüzi asılılığı su axıcılığının temperaturdan olan cüzi asılılığı ilə əlaqəli ola bilərmi?

3. Temperaturdan başqa hansı dəyişənləri dəyişərək turp toxumları tərəfindən su qəbulunun fiziki və ya kimyəvi bir proses olduğunu təyin edə bilərsiniz?

4. Sizcə, bitki böyüməsinin Q_{10} dəyəri 1-ə yaxındır, yoxsa 3-ə? Niyə?

Bitki Hüceyrəsində Suyun Membrandan Hərəkəti

İndi isə su potensialının canlı bitki hüceyrəsi tərəfindən suyun udulmasına və itirilməsinə necə təsir etdiyini nəzərdən keçirək. Əvvəlcə, su itirərək **süst** bir hüceyrə təsəvvür edin. Hüceyrənin Ψ_P-si 0 MPa-dır. Fərz edin ki, bu hüceyrə özündən daha yüksək həllolan qatılığına sahib (daha mənfi həllolan potensialı) bir məhlula salınır **(Şəkil 36.7a)**. Xarici məhlulun su potensialı aşağı (daha mənfi) olduğu üçün su hüceyrədən çıxır. Hüceyrənin protoplastı **plazmoliz** keçirir, yəni büzülür və hüceyrə divarından uzaqlaşır. Eyni süst hüceyrəni saf suya (Ψ = 0 MPa) yerləşdirsək **(Şəkil 36.7b)**, daxilində həllolanlar olduğundan, hüceyrə ətrafdakı sudan daha aşağı su potensialına malik olur. Bunun nəticəsində, su osmozla hüceyrəyə daxil olur. Hüceyrə şişməyə başlayır və plazma membranını hüceyrə divarına basır. Qismən elastik olan divar turqor təzyiqi ilə protoplastı məhdudlaşdırır. Bu təzyiq hüceyrədəki həllolanlara görə hüceyrəyə daxil olan suyun göstərdiyi təzyiqə bərabər olanda Ψ_P və Ψ_S eyniləşir və Ψ = 0 olur. Belə olan halda, hüceyrənin daxilindəki su potensialı hüceyrəxarici mühitin su potensialına bərabər olur (bu misalda 0 MPa). Beləliklə, dinamik bir tarazlıq əldə edilir və suyun müəyyən istiqamətdə *xalis* hərəkəti dayanır.

Süst bir hüceyrədən fərqli olaraq ətrafından daha yüksək həllolan qatılığı olan divarlı hüceyrə **turqid**, yəni bərk olur. Oduncaqsız toxumadakı turqid hüceyrələr bir-birinə təzyiq göstərəndə toxuma sərtləşir. Turqorun itirilməsinin nəticəsini **solma** zamanı görmək mümkündür: tərkibindəki hüceyrələrin su itirməsi nəticəsində yarpaq və gövdələrin sallanmasında.



Turqid

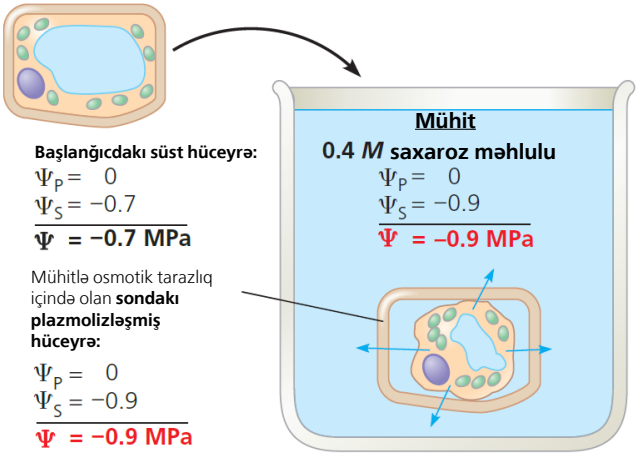


Solmuş

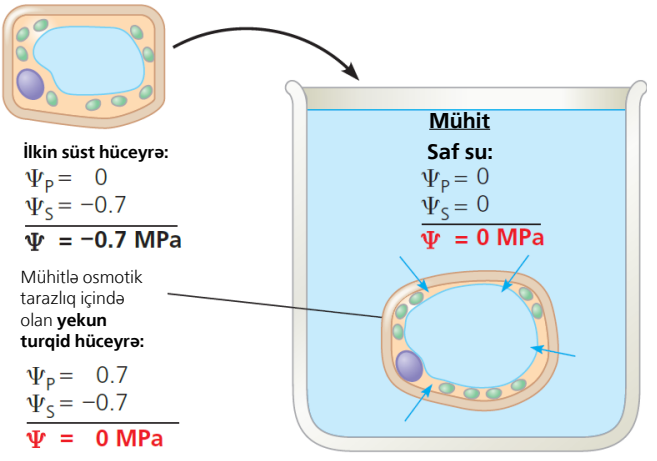
Akvaporinlər: Su Diffuziyasının Asanlaşdırılması

Su potensialındakı fərq suyun membranlardan keçid *istiqamətini* müəyyənləşdirir, bəs su molekulları əslində membranlardan hansı yolla keçir? Qoşalayın daxili hissəsinin hidrofobik olmasına baxmayaraq su molekulları fosfolipid qoşalayından diffuziya yolu ilə keçəcək qədər kiçikdir. Lakin onların bioloji membranlar üzərindən hərəkəti o qədər sürətlidir ki, bunu təkcə diffuziya ilə izah etmək olmur. Akvaporin adlanan nəqliyyat proteinləri (Şəkil 7.1 və Başlıq 7.2) su molekullarının bitki hüceyrəsinin plazma membranları üzərindən keçidini asanlaşdırır. Açılıb-bağlana bilən **akvaporin** kanalları suyun membran üzərindən osmotik olaraq hərəkət etmə sürətinə təsir edir. Sitozolda Ca^{2+}-un artması və ya pH-ın azalması akvaporinlərin keçiriciliyini azaldır.

Şəkil 36.7 Bitki hüceyrələrinin su ilə əlaqəsi. Bu təcrübələrdə süst (protoplastın hüceyrə divarı ilə təmas etdiyi, lakin turqor təzyiqinin olmadığı) hüceyrələr iki fərqli mühitə yerləşdirilmişdir. Göy oxlar suyun ilkin xalis hərəkət istiqamətini göstərir.



(a) İlkin şərait: hüceyrəvi Ψ > mühitin Ψ. Protoplast su itirir və hüceyrə plazmoliz keçirir. Plazmoliz başa çatdıqdan sonra hüceyrə və onun ətrafının su potensialı bərabərdir.



(a) İlkin şərait: hüceyrəvi Ψ > mühitin Ψ. Hüceyrə osmozlasuyu xalis olaraq udur və turgid hala keçir. Suyu udmağa olan meyllilik elastik divarın əks istiqamətdə tətbiq etdiyi təzyiqlə bərabərləşəndə su potensialı hüceyrənin içi və çölündə bərabərləşmiş olur.(Hüceyrənin həcmindəki dəyişmə bu şəkildə bilərəkdən şişirdilmişdir.)

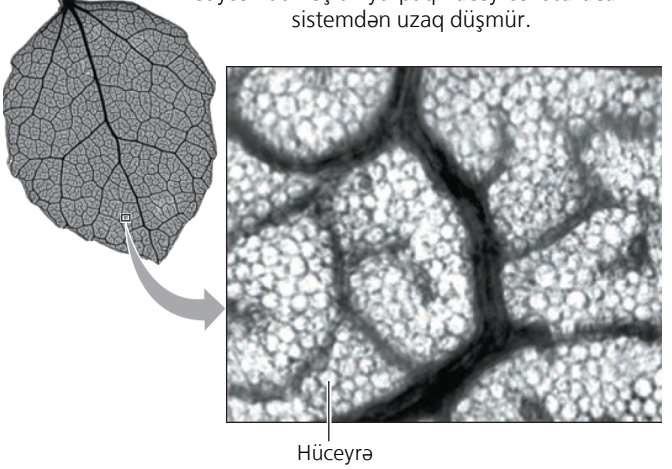
Uzunməsafəli Nəqliyyat: Kütləvi Axının Rolu

Diffuziya hüceyrə səviyyəsində rastlanan məkan miqyaslarında təsirli nəqliyyat mexanizmi olsa da, bitki daxilində uzunməsafəli nəqliyyat üçün əlverişli olacaq qədər sürətli deyil. Diffuziya hüceyrənin bir ucundan digərinə bir neçə saniyə çəksə də, köklərdən nəhəng bir qırmızı ağacın yuxarısına bir neçə əsr çəkər. Ona görə də, uzunməsafəli nəqliyyat **kütləvi axın**, yəni mayenin təzyiq qradiyenti boyu hərəkəti ilə baş verir. Materialın kütləvi axını həmişə yuxarı təzyiqdən aşağı təzyiqə baş verir. Osmozdan fərqli olaraq, kütləvi axın həllolan qatılığından asılı deyil.

Uzunməsafəli kütləvi axın ötürücü toxumanın ixtisaslaşmış hüceyrələrində (ksilemanın traxeidləri və boru elementləri), o cümlədən floemanın ələkvari boru elementləri üzərindən baş verir. Yarpaqlarda damarların budaqlanması bütün hüceyrələrin ötürücü toxumadan bir neçə hüceyrə aralı yerləşməsinə imkan verir **(Şəkil 36.8)**.

Ksilema və floemanın ötürücü hüceyrələrinin quruluşu kütləvi axını asanlaşdırır. Yetişkin traxeid və boru elementləri ölü hüceyrələrdir. Onlar sitoplazmaya malik deyil. Ələkvari boru elementlərinin (ələkvari boru üzvləri də adlanır) sitoplazmasında isə demək olar ki, heç bir orqanel olmur (Şəkil 35.10). Qismən tıxanmış bir borunu açmaqla məşğul olmusunuzsa, axın həcminin boru diametrindən asılı olduğunu bilirsiniz. Tıxaclar borunun effektiv diametrini azaldır. Bu tip gündəlik təcrübə kütləvi axın üçün ixtisaslaşmış bitki hüceyrələrinin quruluşlarının onların funksiyalarına necə uyğun gəldiyini başa düşməyə kömək edir. Tıxanmış borunun açılmasında olduğu kimi, bir bitkinin "su kəmərlər"ində sitoplazmanın olmaması və ya azaldılması ksilema və floema vasitəsilə kütləvi axını asanlaşdırır. Boru elementlərinin uclarında yerləşən dəlikli lövhələr və ələkvari boru elementlərini birləşdirən ələkvari lövhələr də kütləvi axını rahatlaşdırır.Bütün bitki boyunca resursların daşınması diffuziya, aktiv nəqliyyat və kütləvi axının birgə işləməsi sayəsində mümkün olur. Məsələn, floemada şəkərin uzunməsafəli nəqliyyatı təzyiq fərqi sayəsində baş versə də, bu təzyiq fərqini qoruyub saxlanılması üçün şəkərin hüceyrə səviyyəsində aktiv nəqliyyatına ehtiyac var. Növbəti üç hissədə su və

Şəkil 36.8 *Populus* yarpağında damarlanma. İkiləpəli yarpaqlarının yarpaq boyu getdikcə daha da narındamarlanması sayəsində heç bir yarpaq hüceyrəsi ötürücü sistemdən uzaq düşmür.



VİZUAL BACARIQ ➤ *Bu yarpaqda mezofil hüceyrələri damardan ən çox neçə hüceyrə uzaqdadır?*

mineralların köklərdən zoğlara daşınması, buxarlanma və şəkərlərin nəqliyyatı haqqında daha ətraflı müzakirələr aparacağıq.

YOXLAMA 36.2

1. Əgər distillə edilmiş suya batırılmış bitki hüceyrəsinin Ψ_S = −0.7 MPa, Ψ = 0 MPa-dırsa, hüceyrənin Ψ_P-si nədir? Əgər hüceyrəni Ψ = 0.4 MPa olan açıq məhlula qoysanız, tarazlıq halında onun Ψ_P -si nə qədər olar?
2. Akvaporin kanallarının sayındakı azalma bitki hüceyrəsinin yeni osmotik şərtlərə uyğunlaşma qabiliyyətinə necə təsir edər?
3. Traxeidlər və boru elementləri yetişkin halda canlı olsaydılar, suyun uzunməsafəli nəqliyyatına necə təsir edərdir? Cavabınızı izah edin.
4. **ƏGƏR ➤** Bitki protoplastlarını saf suya qoysanız, nə baş verər? Cavabınızı izah edin.

BAŞLIQ 36.3

Transpirasiya su və mineral maddələrin köklərdən tumurcuqlara ksilema vasitəsilə nəqlini təmin edir

19 kiloqram ağırlığında 19 litrlik bir su konteynerini bir neçə mərtəbə yuxarı qaldırdığınızı və bunu gündə 40 dəfə təkrarladığınızı düşünün. Daha sonra nə ürəyə, nə də əzələyə sahib olmayan orta ölçülü bir ağacın gündəlik oxşar həcmdə suyu çətinlik çəkmədən nəql etdiyini nəzərə alın. Ağaclar buna necə nail olur? Bu suala cavab tapmaq üçün su və mineralların köklərdən yarpağa qədərki səyahəti zamanı keçdiyi mərhələləri bir-bir izləyəcəyik.

Kök Hüceyrələri Tərəfindən Su və Mineralların Udulması

Bütün canlı bitki hüceyrələri plazma membranları üzərindən qida maddələrini udsa da, köklərin uclarına yaxın yerləşən hüceyrələr xüsusilə vacibdir, çünki su və mineralların udulmasının böyük hissəsi burada baş verir. Bu bölgədəki epidermis hüceyrələri suya keçiricidir və bir çoxu əmici tellərə (suyun köklər tərəfindən udulmasının böyük hissəsini təşkil edən ixtisaslaşmış hüceyrələrə) çevrilir (Şəkil 35.3). Əmici tellər su molekullarından və torpaq hissəciklərinə möhkəm bağlanmamış, həll olmuş mineral ionlarından ibarət torpaq məhlulunu udur. Torpaq məhlulu epidermis hüceyrələrinin hidrofilik divarlarına doğru çəkilir, hüceyrə divarları və hüceyrəxarici boşluqlar boyunca kök korteksinə keçir. Bu axın korteksdəki hüceyrələrin torpaq məhlulu ilə təmas edən səth sahəsini artırır. Bu isə öz növbəsində, udma üçün təkcə epidermis hüceyrələrinin səth sahəsindən daha geniş bir membran səthi sahəsi yaradır. Torpaq məhlulu, adətən, aşağı mineral qatılığına malik olsa da, aktiv nəqliyyat köklərə K^+ kimi vacib mineralları torpaqdakından yüz dəfə çox qatılıqda toplamağa imkan verir.

Su və Mineral Maddələrin Ksilemaya Nəqli

Torpaqdan kök korteksinə keçən su və minerallar ötürücü silindrə və ya stelaya daxil olmadan bitkinin qalan hissələrinə nəql edilə bilməz. Kök korteksinin ən daxili qatı olan **endodermis**, mineralların korteksdən ötürücü silindrə seçici keçidi zamanı son nəzarət nöqtəsi kimi fəaliyyət göstərir **(Şəkil 36.9)**. Endodermisə çatdıqda artıq simplastda olan minerallar endodermal hüceyrələrin plazmodesmalarından keçərək ötürücü silindrə daxil olur. Bu minerallar artıq epidermisdə və ya korteksdə simplasta daxil olarkən plazma membranı tərəfindən seçilib.

Apoplast vasitəsilə endodermisə çatan minerallar isə ötürücü silindrə keçərkən maneə ilə qarşılaşır. Endodermal hüceyrənin eninə və radial divarlarında yerləşən bu maneə **Caspary zolağı** adlanır (strukturu kəşf edən Robert Caspary-nin adı ilə bağlı olaraq). Kəmər formasındakı bu struktur suya və həll olmuş minerallara qarşı keçirici olmayan mumlu bir material olan suberindən ibarətdir (Şəkil 36.9). Caspary zolağına görə su və minerallar apoplast üzərindən endodermisdən keçərək ötürücü silindrə daxil ola bilmir. Apoplastda passiv şəkildə hərəkət edən su və minerallar ötürücü silindrə girməzdən əvvəl bir endodermal hüceyrənin *seçici keçirici* plazma membranından keçməlidir. Endodermis bu yolla lazımi mineralları torpaqdan ksilemaya nəql edir və çox sayda faydasız və ya zəhərli maddələri kənarda saxlayır. Endodermis, eyni zamanda ksilemada yığılan həllolanların yenidən torpaq məhluluna sızmasının qarşısını alır.

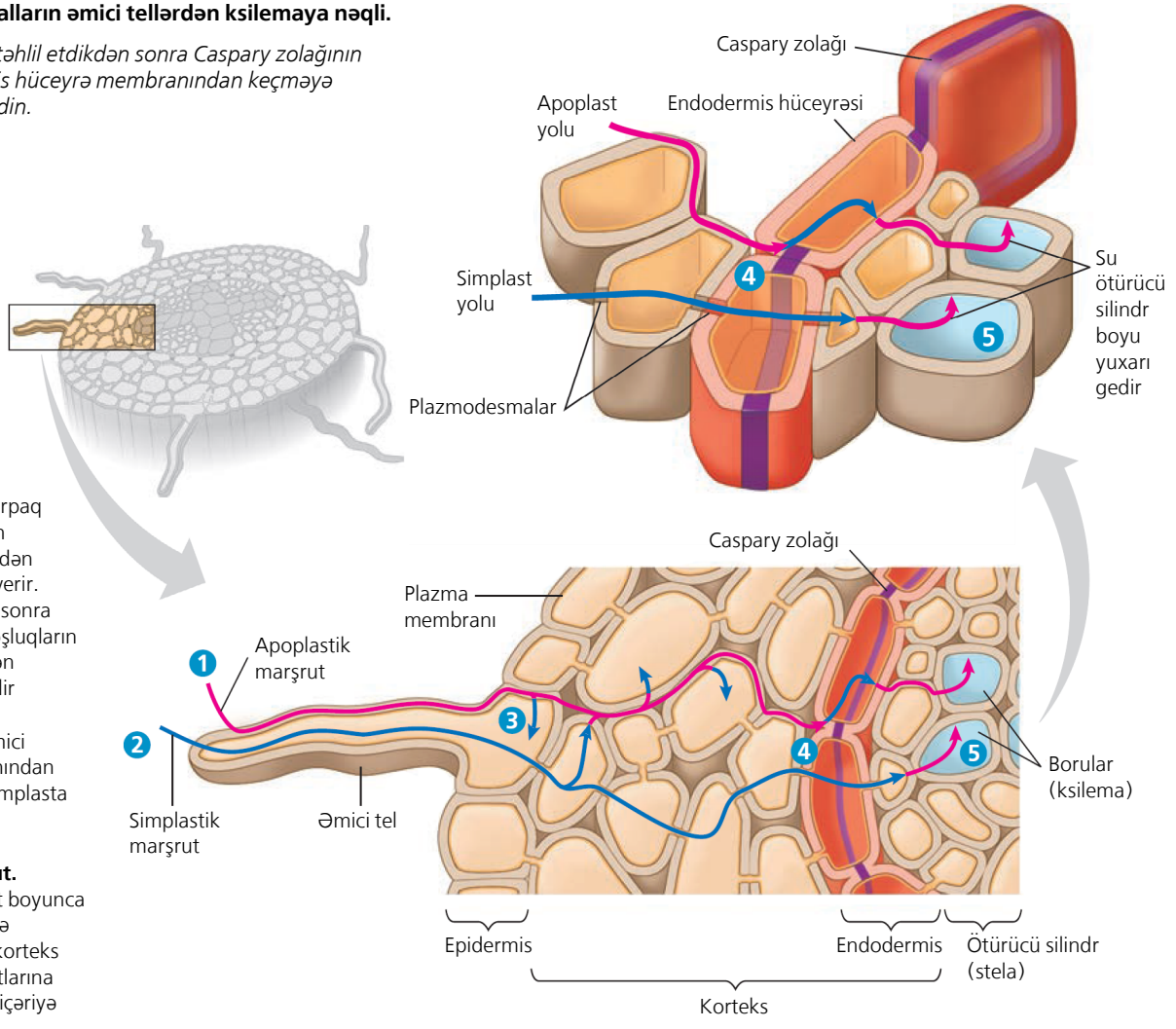
Torpaq-ksilema marşurutundakı son seqment su və mineralların traxeidlərə və boru elementlərinə keçididir. Bu suötürücü hüceyrələr yetişkin halda protoplasta sahib olmur və buna görə apoplastın bir hissəsi sayılır. Ötürücü silindrin içərisindəki canlı hüceyrələr və endodermis hüceyrələri mineralları protoplastlarından öz hüceyrə divarlarına buraxır. Həllolanların simplastdan apoplasta ötürülməsində həm diffuziya, həm də aktiv nəqliyyat iştirak edir və bu prosesin nəticəsində su və minerallar traxeidlərə və boru elementlərinə daxil olaraq, kütləvi axın yolu ilə zoğ sisteminə nəql oluna bilir.

Ksilema Vasitəsilə Kütləvi Axın

Torpaqdakı su və minerallar bitkiyə köklərin epidermisindən daxil olur və kök korteksindən keçərək ötürücü silindrə daxil olur. Oradan ksilemadakı su və həll olmuş mineralların əmələ gətirdiyi **ksilema şirəsi** kütləvi axınla uzun məsafələrə daşınıb yarpağın içindəki budaqlanan damarlara ötürülür. Daha əvvəl qeyd edildiyi kimi, kütləvi axın diffuziya və aktiv nəqliyyatdan sürətlidir. Ksilema şirəsini köçürmə sürəti geniş boru elementlərinə sahib ağaclarda saatda 15 ilə 45 m-ə çatır. Gövdə və

➤ Şəkil 36.9 Su və mineralların əmici tellərdən ksilemaya nəqli.

VİZUAL BACARIQ ➤ *Şəkli təhlil etdikdən sonra Caspary zolağının su və mineralları endodermis hüceyrə membranından keçməyə necə məcbur etdiyini izah edin.*



1 Apoplastik marşrut. Torpaq məhlulunun əmici tellərin hidrofilik divarları tərəfindən alınması apoplasta çıxış verir. Su və minerallar bundan sonra divar və hüceyrəxarici boşluqların yaratdığı matris üzərindən korteksə diffuziya edə bilir

2 Simplastik marşrut. Əmici tellərin plazma membranından keçən su və minerallar simplasta daxil olur.

3 Transmembran marşrut. Torpaq məhlulu apoplast boyunca hərəkət etdikcə bəzi su və minerallar epidermis və korteks hüceyrələrinin protoplastlarına keçir və simplast yolu ilə içəriyə doğru axır.

4 Endodermis: ötürücü silidrə (stelaya) kontrollu keçid. Endodermis hüceyrəsinin köndələn və radial divarlarında su və həll olmuş mineralların keçidini əngəlləyən mumlu bir kəmər olan Caspary zolağı mövcuddur. Yalnız artıq simplastda olan minerallar və ya endodermis plazma membranından keçərək bu marşruta daxil olan minerallar Caspary zolağından yayınaraq ötürücü silindrə (stelaya) daxil ola bilir.

5 Ksilemada nəqliyyat. Endodermis və ötürücü silindrin canlı hüceyrələri su və mineralları divarlarına (apoplasta) buraxır. Ksilema boruları bu su və mineralları kütləvi axınla yuxarıya doğru, zoğ sisteminə daşıyır.

yarpaqlar bu sürətli çatdırılma sistemi su və mineralların təminatından asılıdır.

Ksilema şirəsinin daşınması zamanı bitkinin yarpaqlarından və digər hava ilə təmas edən hissələrindən çoxlu miqdarda su itirilir və ya **transpirasiya** olur. Məsələn, bir qarğıdalı bitkisi böyümə mövsümündə 60 L su transpirasiya edir. Təsərrüfatda bir hektar əraziyə, adətən, 60 000 qarğıdalı bitkisi əkilir və bu bitkilər böyümə mövsümündə 4 milyon litr su transpirasiya edir. Transpirasiya olunan su köklərdən nəql olunan su ilə əvəz olunmazsa, yarpaqlar solar və bir müddət sonra bitki ölər.

Ksilema şirəsi ən hündür ağaclarda 120 m-dən çox yüksəkliyə qalxır. Görəsən, şirə daha çox köklərdən yuxarıya doğru *vurulur*, yoxsa yuxarıya *dartılır*? Gəlin, bu iki mexanizmin verdiyi töhfəni qarşılaşdıraq.

Ksilema Şirəsinin Vurulması: Kök Təzyiqi

Kök hüceyrələri gecə transpirasiyanın, demək olar ki, dayandığı vaxt mineral ionları ötürücü silindrdəki ksilemaya aktiv şəkildə vurmağa davam edir. Bu vaxt endodermisin Caspary zolağı ionların korteksə və torpağa doğru geri sızmasının qarşısını alır. Mineral-

➤ Şəkil 36.10
Quttasiya. Kök təzyiqi artıq suyu çiyələk yarpağından xaric edir.



ların bu şəkildə toplanması ötürücü silindrin içərisində su potensialını azaldır. Su kök korteksindən içəri doğru axaraq ksilema şirəsini yuxarı qaldıran **kök təzyiqini** yaradır. Kök təzyiqi bəzən transpirasiya olunandan daha çox suyun yarpaqlara daxil olmasına və nəticədə **quttasiya** adlanan prosesə səbəb olur: səhər vaxtı bəzi bitkilərin yarpaq uclarında və kənarlarında görünən su damlalarının yaranmasına **(Şəkil 36.10)**. Quttasiya mayesini atmosferdəki rütubətin kondensasiya olması ilə yaranan şeh ilə qarışdırmaq olmaz.

Bitkilərin əksəriyyətində kök təzyiqi ksilema şirəsinin qalxmasında o qədər də böyük rol oynamır; su bu yolla bir neçə metr qalxa bilir. Yaranan müsbət təzyiq (xüsusilə də hündür bitkilərdə) ksilemadakı su sütununa təsir edən cazibə qüvvəsinin öhdəsindən gələcək qədər güclü deyil. Bitkilərin çoxu heç bir kök təzyiqi yaratmır və ya bunu yalnız böyümə mövsümünün bir hissəsində edir. Quttasiya edən bitkilərdə belə kök təzyiqi günəş çıxandan sonra transpirasiya ilə ayaqlaşa bilmir. Ksilema şirəsi, əsasən, kök təzyiqi ilə aşağıdan yuxarı vurulmur, əksinə yuxarıdan dartılır.

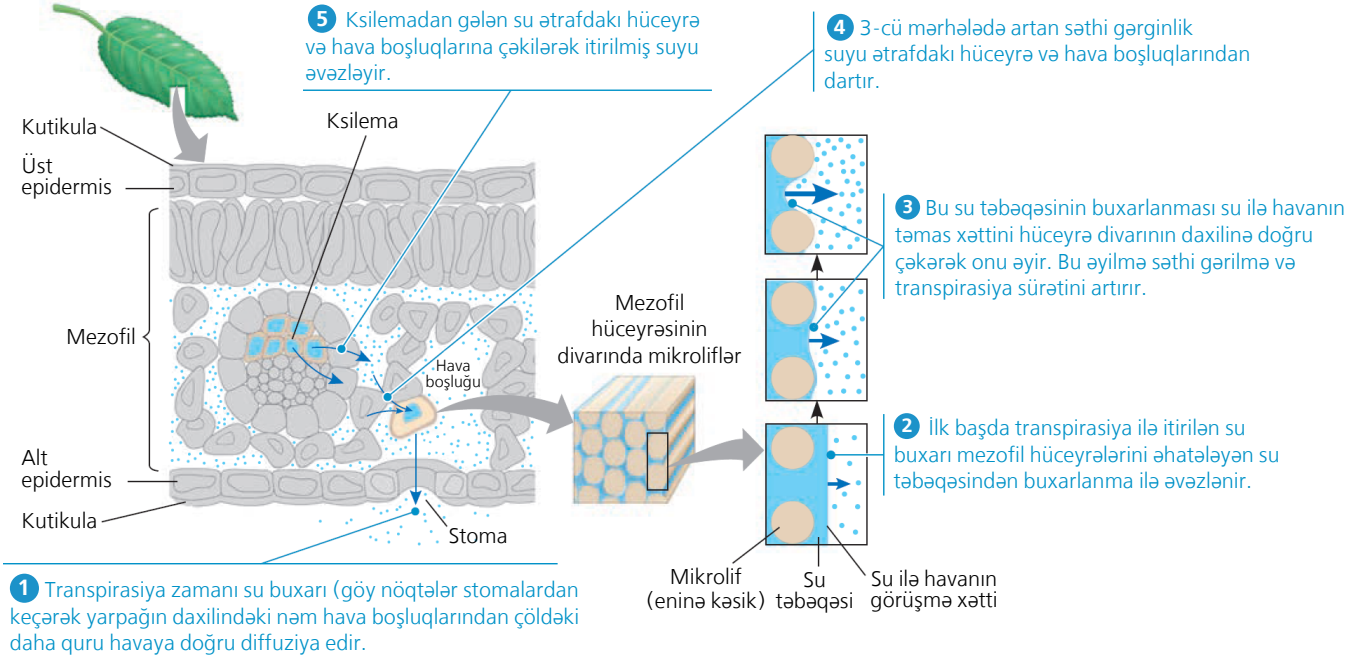
Ksilema Şirəsinin Dartılması: Koheziya–Gərginlik Hipotezi

Gördüyünüz kimi, həllolanların aktiv nəqlindən asılı olan kök təzyiqi ksilema şirəsinin qalxmasında cüzi rol oynayır. Ağac boyu qalxan ksilema şirəsi nəinki böyük ölçüdə hüceyrələrin metabolik fəaliyyətindən asılı deyil, hətta canlı hüceyrələrin mövcud olmasını belə tələb etmir. Eduard Strasburgerin 1891-ci ildə nümayiş etdirdiyi kimi, alt ucu mis sulfat və ya turşudan ibarət zəhərli məhlula batırılmış yarpaqlı gövdələr mayenin səthinin altından kəsilərsə, bu zəhərli məhlulu asanlıqla yuxarı çəkə bilər. Zəhərli məhlul yuxarı qalxdıqca yolunda olan bütün canlı hüceyrələri öldürərək sonda yarpaqlara daxil olub yarpaq hüceyrələrini də öldürür. Buna baxmayaraq, Strasburger-in də qeyd etdiyi kimi, zəhərli məhlulun yuxarı dartılması və ölü yarpaqlardan suyun itirilməsi bundan sonra həftələrlə davam edə bilər.

1894-cü ildə Strasburger-in kəşflərindən bir neçə il sonra iki irlandiyalı alim John Joly və Henry Dixon hələ də ksilema şirəsinin qalxmasının aparıcı izahı olaraq qalan bir hipotez irəli sürmüşdülər. Onların **koheziya-gərginlik hipotezinə** görə, transpirasiya ksilema şirəsinin qalxmasına imkan verən dartılmanı yaradır və su molekulları arasındakı koheziya bu dartılmanı ksilema boyu zoğlardan köklərə qədər ötürür. Beləliklə, ksilema şirəsi adi halda mənfi təzyiq və ya gərginlik altında olur. Transpirasiya "çəkmə" dartma prosesi olduğundan ksilema şirəsinin koheziya-gərginlik mexanizmi ilə qalxmasını araşdırandan tədqiqatımız köklərdən yox, transpirasiyaya güc verən qüvvənin yarandığı yarpaqlardan başlayır.

Transpirasional Dartma Yarpağın səthindəki stomalar mezofil hüceyrələrini fotosintez üçün lazım olan CO_2 ilə təmasa gətirən daxili hava boşluqlarından ibarət bir labirintə açılır. Bu boşluqlardakı hava hüceyrələrin nəm divarları ilə təmasda olduğundan su buxarı ilə doymuş vəziyyətdə olur. Yarpağın xaricindəki hava, adətən, daha quru olur, yəni yarpağın içindəki havadan daha aşağı su potensialına malik olur. Buna görə də, yarpağın hava boşluqlarındakı su buxarı su potensialı qradiyenti boyu aşağı hərəkət edərək stomalar vasitəsilə yarpaqdan çıxır.

Şəkil 36.11 Transpirasional dartmanın yaradılması. Hava ilə suyun təmas xəttindəki mənfi təzyiq (gərginlik) ksilemada suyun qaldırılmasına xidmət edən transpirasional dartmanın əsasını təşkil edir.görünmür.)

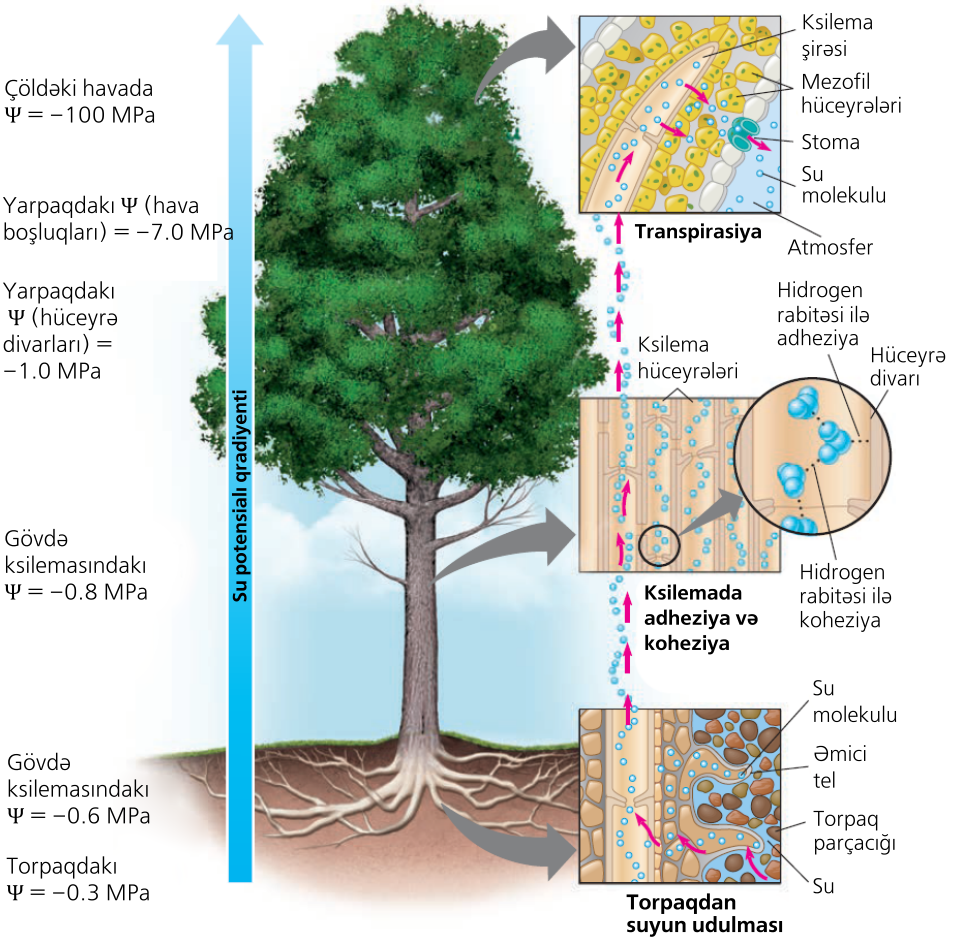


Transpirasiya deyilən şey su buxarının bu formada diffuziya və buxarlanma ilə itirilməsidir.

Bəs yarpaqdan su buxarının itməsi suyun bitki boyunca yuxarı hərəkət etməsi üçün çəkici qüvvəyə necə çevrilir? Suyun ksilema ilə hərəkət etməsinə səbəb olan mənfi təzyiq potensialı yarpaqdakı mezofil hüceyrə divarlarının səthində yaranır **(Şəkil 36.11)**. Hüceyrə divarı çox nazik bir kapilyar şəbəkəsi kimi fəaliyyət göstərir. Su, sellüloz mikroliflərinə və hüceyrə divarının digər hidrofilik komponentlərinə yapışır.

Mezofil hüceyrələrinin hüceyrə divarlarını örtən su təbəqəsindən su buxarlandıqca hava ilə suyun görüşdüyü xətt hücəyrə divarının içinə doğru girməyə başlayır. Suyun yüksək səth gərginliyi olduğundan görüşmə xəttinin əyriliyi suda gərginliyə və ya mənfi təzyiq potensialına səbəb olur. Hüceyrə divarından daha da çox su buxarlandıqca hava ilə suyun görüşmə xəttinin əyriliyi daha da artır və buna bağlı olaraq, suyun təzyiqi daha da mənfiləşir. Yarpağın daha nəm hissələrindəki su molekulları bu sahəyə tərəf dartılaraq gərginliyi azaldır. Bu çəkmə qüvvələri buradan ksilemaya ötürülür, çünki hər bir su molekulu bir sonrakı su molekuluna hidrogen rabitələri ilə bağlanmış olur. Buna görə də, transpirasional dartma suyun Başlıq 3.2-də müzakirə olunan xüsusiyyətlərindən asılıdır: adheziya, koheziya və səthi gərilmə.

Şəkil 36.12 Ksilema şirəsinin qalxması. Hidrogen rabitəsi torpaqdan yarpaqlara qədər uzanan su molekullarının kəsintisiz zəncirini yaradır. Ksilema şirəsini yuxarıya qaldıran güc su potensialı (Ψ) qradiyentidir. Uzunməsafəli kütləvi axın üçün Ψ qradiyenti, əsasən, təzyiq potensialı (Ψ_P) qradiyentinə görə yaranır. Transpirasiya nəticəsində ksilemanın yarpaq ucundakı Ψ_P kök ucundakı Ψ_P-dən daha aşağı hala gəlir. Solda göstərilən Ψ dəyərləri ani dəyərlərdir. Gündüz vaxtı bu dəyərlər dəyişə bilsə də, Ψ qradiyenti həmişə eyni qalır.



Transpirasiyada mənfi təzyiq potensialının rolu su potensialı tənliyinə uyğundur, çünki mənfi təzyiq potensialı (gərginlik) su potensialını *aşağı salır*. Su daha yüksək su potensialı olan sahələrdən daha aşağı su potensialı olan sahələrə keçdiyinə görə, hava ilə suyun görüşmə xəttindəki mənfi təzyiq potensialı ksilema hüceyrələrindəki suyun mezofil hüceyrələrinə doğru "dartılmasına" səbəb olur. Burada su hava boşluqlarından keçərək stomalardan xaric olunur. Bu şəkildə, yarpaqlardakı mənfi su potensialı transpirasional dartma üçün lazımi "dartma" qüvvəsini verir. Ksilema şirəsindəki transpirasional dartma yarpaqlardan gənc köklərə, hətta torpaq məhluluna qədər ötürülür **(Şəkil 36.12)**.

Ksilema Şirəsinin Qalxmasında Adheziya və Koheziya

Adheziya (yapışma) və koheziya (birləşmə) suyun kütləvi axınla daşınmasını asanlaşdırır. Koheziya eyni maddənin molekulları arasındakı cəlbedici qüvvədir. Su, hər bir su molekulunun digər su molekulları ilə yarada biləcəyi hidrogen bağları səbəbindən qeyri-adi dərəcədə yüksək koheziya qüvvəsinə malikdir. Ksilema içərisindəki suyun koheziya qüvvəsi ona oxşar diametrli bir polad telinin gücünə bərabər bir möhkəmlik verir. Suyun koheziyası su molekullarını bir-birindən ayırmadan ksilema şirəsini yuxarıdan bir sütun şəklində dartmağa imkan verir. Yarpaqdakı ksilemadan ayrılan su molekulu birləşdiyi başqa su molekullarını dartır və bu dartma növbəli şəkildə bir molekuldan digərinə keçməklə ksilemanın su sütunu boyu aşağı ötürülür. Eyni zamanda, su molekullarının (yenə də hidrogen rabitələri ilə) ksilema hüceyrələrinin hidrofilik divarlarına möhkəm adheziyası cazibə qüvvəsini üstələməyə kömək edir.

Şirənin yuxarıya çəkilməsi elastik borulara bənzər boru elementləri və traxeidlər içərisində gərginlik yaradır. Müsbət təzyiq elastik borunun şişməsinə, gərginlik isə boru divarlarının içəriyə doğru yığılmasına gətirib çıxarır. İsti bir gündə ağac gövdəsinin diametrində azalmanı ölçmək belə mümkündür.

Transpirasional dartma boru elementləri və traxeidləri gərginlik altına saldıqca (tozsoranın xortumundakı dəmir halqaların xortumun formasını qoruduğu kimi) bu qalın ikincili divarları da onların gərginlik altında çökməsinin qarşısını alır. Transpirasional dartma nəticəsində yaranan gərginlik kök ksilemasındakı su potensialını o qədər aşağı salır ki, su torpaqdan kök korteksinə, oradan isə ötürücü silindrə passiv şəkildə keçir.

Transpirasional dartma yalnız su molekullarından ibarət qırılmamış bir zəncir vasitəsilə köklərə qədər enə bilər. Su buxarı cibciyinin meydana gəlməsi, başqa sözlə, kavitasiya zənciri pozur. Bu məfhum traxeidlərdən çox, daha geniş diametrə sahib boru elementlərində görünür və quraqlıq dövründə və ya qışda ksilema şirəsi donanda baş verə bilir. Kavitasiya nəticəsində yaranan hava qabarcıqları genişlənərək ksilemanın su kanallarını tıxayır. Hava qabarcıqlarının sürətlə genişlənməsi çıqqıltı səsləri yaradır və bu səsləri gövdənin səthinə yerləşdirilmiş həssas mikrofonlar vasitəsilə eşitmək mümkündür.

Ksilema şirəsinin nəqliyyatının kavitasiya ilə kəsilməsi həmişə qalıcı olmur. Su molekulları zənciri qonşu traxeid və ya boru elementləri arasındakı çuxurlar vasitəsilə hava qabarcıqlarının yanından keçib gedə bilir (Şəkil 35.10). Kök təzyiqi kiçik bitkilərə tıxanmış boru elementlərini doldurmağa imkan verir. Son dəlillər göstərir ki, ksilema şirəsi mənfi təzyiq altında olduqda kavitasiya aradan qaldırıla bilər, buna baxmayaraq bunun baş vermə mexanizmi hələ ki, bəlli deyil. Bundan əlavə, ikincili böyümə hər il yeni bir ksilema qatı əlavə edir. Yalnız ən gənc, ən xarici ikincili ksilema təbəqələri su daşıyır. Yaşlı ikincili ksilema artıq su nəql etməsə də, ağaca dəstək verir (Şəkil 35.22).

Tədqiqatçılar bir müddət əvvəl kəşf etmişdilər ki, bəzi hallarda suyun floemadan ksilemaya ötürülməsi ilə ağaclarda kavitasiyanın qarşısını almaq olur. Su molekulları üçün əvəzləyici rolunda flüoresent boyadan istifadə edərək, tədqiqatçılar suyun simplastik olaraq diqqətəlayər sürətdə ksilemadan floemaya, ötürücü şüaların parenxima hüceyrələri vasitəsilə isə geriyə hərəkət edə bildiyini müəyyən etmişdilər (Şəkil 35.20). Su ksilemadan floemaya, adətən, suyun daha çox olduğu gecə saatlarında hərəkət edir. Ötürülən su daha sonra ağaca lazım olana qədər müvəqqəti olaraq floemada saxlanılır və lazım olanda yenidən ksilemaya keçir.

Ksilema Şirəsinin Kütləvi Axınla Qalxması: *İcmal*

Ksilema şirəsini cazibə qüvvəsinin əksinə nəql edən koheziya-adheziya mexanizmi fiziki prinsiplərin bioloji proseslərə necə tətbiq olunduğunun əla nümunəsidir. Suyun köklərdən yarpaqlara doğru kütləvi axınla uzun məsafəli nəqlində, mayenin hərəkəti ksilema toxumasının əks uclarındakı su potensialı fərqi ilə idarə olunur. Su potensialı fərqi ksilemanın yarpaq ucunda, suyun yarpaq hüceyrələrindən buxarlanması ilə yaradılır. Buxarlanma hava ilə suyun görüşmə xəttində su potensialını aşağı salır və bununla da ksilema vasitəsilə su dartan mənfi təzyiq (gərginlik) əmələ gətirir. Ksilemdəki kütləvi axın bəzi təməl xassələrinə görə diffuziyadan fərqlənir. Birincisi, kütləvi axın təzyiq potensialındakı (Ψ_P) fərq ilə idarə olunur; həllolan potensial (Ψ_S) burada vacib bir amil deyil. Buna görə də, ksilema içərisindəki su potensialı qradiyenti, əsasən, bir təzyiq qradiyentidir. Bundan əlavə, axın canlı hüceyrələrin plazma membranları üzərindən deyil, əksinə içi boş, ölü hüceyrələrdən baş verir. Son olaraq, kütləvi axın təkcə su və ya həllolanı deyil, bütöv məhlulu birlikdə hərəkət etdirir və özü də bunu diffuziyadan çox daha yüksək sürətlə edir. Bitki ksilema şirəsini kütləvi axınla qaldırmaq üçün heç bir enerji sərf etmir. Bunun əvəzinə, günəş işığının udulması, mezofil hüceyrələrinin nəm divarlarından suyun buxarlanmasına və yarpağın içərisindəki hava boşluqlarında su potensialının azalmasına səbəb olmaqla transpirasiyanın çox hissəsini aparır. Beləliklə, ksilema şirəsinin qalxması da fotosintez prosesi kimi günəş enerjisi ilə baş verir.

YOXLAMA 36.3

1. Təbiətşünas *Zinnia* çiçəklərinin səhər kəsildiyi zaman gövdənin kəsilmiş yerində kiçik bir damla su toplandığını görür. Lakin çiçəklər günorta saatlarında kəsildikdə isə heç bir damcı müşahidə edilmir. Bunun niyə belə olduğunu izah edin.
2. **ƏGƏR ➤** Fərz edin ki, işlək akvaporin proteinləri olmayan bir *Arabidopsis* mutantının kök kütləsi yabanı bitkidə olandan üç qat daha artıqdır. Bunun niyə belə olduğunu izah edin.
3. **ƏLAQƏ QUR ➤** Carpary zolağı və sıx qovşaqlar bir-birinə necə bənzəyir (Şəkil 6.30)?

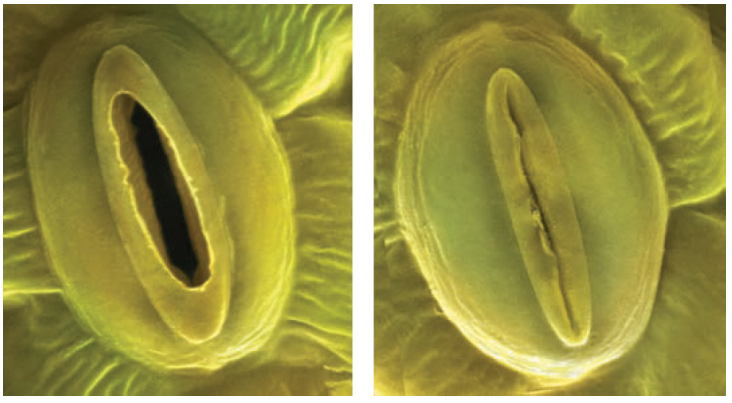
BAŞLIQ 36.4

Transpirasiya sürəti stomalar tərəfindən tənzimlənir

Yarpaqların, adətən, böyük səth sahələri və yüksək səth/həcm nisbətləri olur. Böyük səth sahəsi fotosintez üçün işığın udulmasını artırır. Fotosintez zamanı CO_2-nin udulmasında, həmçinin fotosintezin əlavə məhsulu olan O_2-nin buraxılmasında isə yüksək səth/həcm nisbəti kömək edir. Stomalardan diffuziya edən CO_2 məsaməli mezofil hüceyrələrinin yaratdığı hava boşluqlarına daxil olur (Şəkil 35.18). Bu hüceyrələrin nizamsız formasına görə yarpağın daxili səth sahəsi xarici səth sahəsində 10-30 qat daha böyük ola bilir.

Böyük səth sahəsi və yüksək səth/həcm nisbəti fotosintez sürətini artırsa da, eyni zamanda stomalardan su itkisini də artırır. Buna görə də, əslində bir bitkinin suya olan tələbatı zoğ sisteminin fotosintez üçün çox miqdarda CO_2 və O_2 tələb etməsindən qaynaqlanır. Qoruyucu hüceyrələr stomaları açıb-bağlayaraq bitkinin fotosintezə olan tələbatını suyun qorunub saxlanılmasına olan tələbatı ilə tarazlaşdırır **(Şəkil 36.13)**.

Şəkil 36.13 Açıq (sol) və qapalı (sağ) stoma (SEM).



Stomalar: Su İtkisinin Əsas Yolları

Bitki itirdiyi suyun təxminən 95%-ni stomalardan itirir, baxmayaraq ki, bu dəliklər xarici yarpaq səthinin yalnız 1-2%-ni təşkil edir. Mumlu kutikula yarpağın geri qalan səthindən su itkisini məhdudlaşdırır. Hər bir stoma bir cüt qoruyucu hüceyrə ilə əhatə olunmuşdur. Qoruyucu hüceyrələr forma dəyişərək aralarındakı boşluğu genişləndirib-daraldır və bununla da stoma diametrini idarə edir. Müəyyən sabit mühit şərtləri altında bir yarpağın itirdiyi suyun miqdarı stomaların sayı və dəliklərin orta ölçüsündən asılıdır.

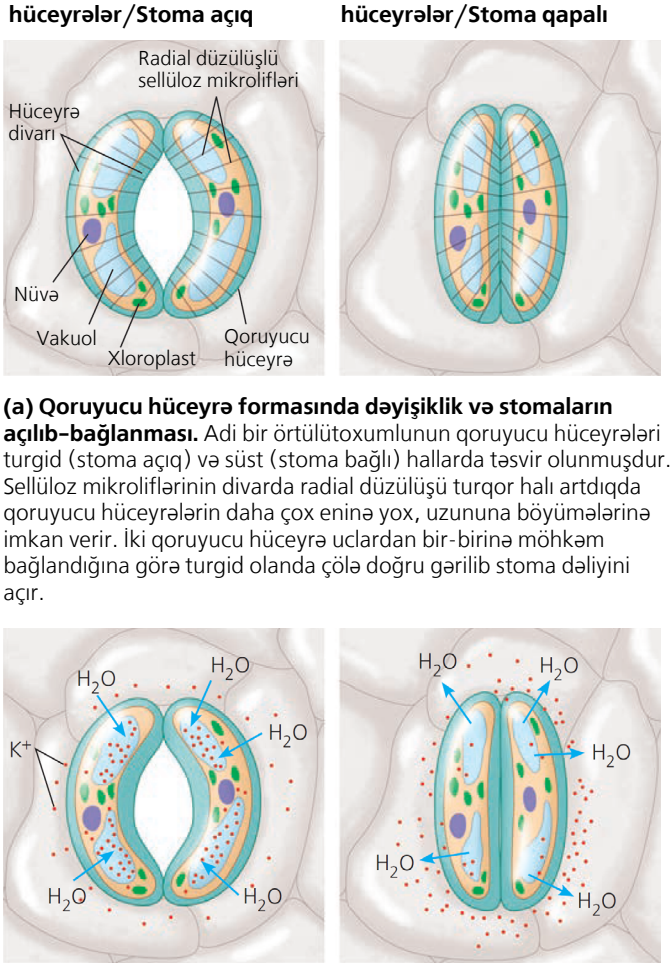
Yarpağın stoma sıxlığı bir kvadrat santimetrdə 20 000-ə çıxa bilir və həm genetik, həm də ətraf mühit nəzarəti altındadır. Məsələn, təbii seçmə yolu ilə təkamül nəticəsində çöl bitkiləri bataqlıq bitkilərindən daha aşağı stoma sıxlığına sahib olacaq şəkildə genetik olaraq proqramlaşdırılmışdır. Lakin stoma sıxlığı bir çox bitkilərdə dəyişə bilən bir xassədir. Yarpağın inkişafı zamanı yüksək miqdarda gün işığına və aşağı CO_2 səviyyəsinə məruz qalmaq bir çox bitki növlərində stoma sıxlığının artmasına gətirib çıxarır. Alimlər yarpaq fosillərindəki stoma sıxlığını ölçərək keçmiş iqlimlərdə atmosferdəki CO_2 səviyyəsi haqqında məlumat əldə edə bilirlər. Britaniyada aparılmış yeni bir tədqiqat göstərmişdir ki, oxşar müşahidələrin aparıldığı 1927-ci ildən bəri bir sıra meşə bitkisində stoma sıxlığı azalmışdır. Bu müşahidə atmosferdəki CO_2 səviyyəsinin XX əsrdə kəskin şəkildə artdığını göstərən digər çalışmalarla üst-üstə düşür.

Stomaların Açılıb-Bağlanma Mexanizmləri

Qoruyucu hüceyrələr osmoz yolu ilə qonşu hüceyrələrdən su aldıqda daha turgid olur. Örtülütoxumluların çoxunda qoruyucu hüceyrələrin hüceyrə divarları qeyri-bərabər qalınlıqdadır və sellüloz mikrolifləri turgid hala gələn qoruyucu hüceyrələrin yay kimi əyilməsinə yol açacaq şəkildə düzülür **(Şəkil 36.14a)**. Bu əyilmə qoruyucu hüceyrələr arasındakı dəliyin ölçüsünü artırır. Hüceyrələr su itirib boşalanda daha az əyilmiş vəziyyətə gəlir və dəlik bağlanır.

Qoruyucu hüceyrələrin turqor təzyiqindəki dəyişikliklər, ilk növbədə, K^+-un dönən şəkildə udulması və itirilməsi nəticəsində baş verir. Qoruyucu hüceyrələr qonşu epidermal hüceyrələrdən K^+ aldıqda stoma açılır **(Şəkil 36.14b)**. K^+-un qoruyucu hüceyrələrin plazma membranından axını proton nasosları vasitəsilə membran potensialının yaranmasına qoşalaşdırılır (Şəkil 36.6a). Stomaların açılışı H^+-nin qoruyucu hüceyrələrdən aktiv nəqliyyatı ilə əlaqəlidir. Bunun nəticəsində yaranan gərginlik (membran potensialı) K^+-u xüsusi membran kanalları vasitəsilə hüceyrə daxilinə itələyir. K^+-un udulması qoruyucu hüceyrələrdə su potensialının daha mənfi olmasına səbəb olur və osmozla daxil olan su hüceyrələri daha turgid hala gətirir. K^+ və suyun böyük hissəsi vakuolda saxlanıldığı üçün vakuol membranı da qoruyucu hüceyrə dinamikasının tənzimlənməsində rol oynayır. Stomaların bağlanması qoruyucu hüceyrələrdən qonşu hüceyrələrə K^+ itirilməsindən və buna bağlı olaraq, suyun osmotik itkisindən qaynaqlanır. Akvaporinlər də qoruyucu hüceyrələrin osmotik şişmə və büzülməsini tənzimləməyə kömək edir.

Şəkil 36.14 Stomaların açılıb-bağlanma mexanizmi.



(a) Qoruyucu hüceyrə formasında dəyişiklik və stomaların açılıb-bağlanması. Adi bir örtülütoxumlunun qoruyucu hüceyrələri turgid (stoma açıq) və süst (stoma bağlı) hallarda təsvir olunmuşdur. Sellüloz mikroliflərinin divarda radial düzülüşü turqor halı artdıqda qoruyucu hüceyrələrin daha çox eninə yox, uzununa böyümələrinə imkan verir. İki qoruyucu hüceyrə uclardan bir-birinə möhkəm bağlandığına görə turgid olanda çölə doğru gərilib stoma dəliyini açır.

(b) Kalium ionlarının (K^+) stomaların açılıb-bağlanmasında rolu. K^+-un (qırmızı nöqtələr) plazma membranı və vakuol membranı üzərindən nəqli qoruyucu hüceyrələrdə turqor halın dəyişməsinə gətirib çıxarır. Malat və xlorid ionları (göstərilməyib) kimi anionların alınması da qoruyucu hüceyrələrin şişməsinə töhfə verir.

Stomaların Açılıb-Bağlamasını Tətikləyən Qıcıqlar

Ümumiyyətlə, stomalar gün ərzində açılır və gecələr isə əsasən bağlı olur, bununla da fotosintezin baş verə bilmədiyi dövrdə bitkinin su itirməsinin qarşısını alır. Ən azı üç şey səhər saatlarında stomaların açılmasına töhfə verir: işıq, CO_2-nin tükənməsi və qoruyucu hüceyrələrdəki daxili "saat".

İşıq qoruyucu hüceyrələrin K^+ yığıb turgidləşməsini tətikləyir. Bu reaksiya qoruyucu hüceyrələrin plazma membranındakı mavi işıq reseptorlarının işıqlandırılması ilə başlanır. Bu reseptorların aktivləşməsi qoruyucu hüceyrələrin plazma membranında proton nasoslarının fəaliyyətə keçməsini tətikləyir və bu da öz növbəsində K^+-un udulmasına kömək edir.

Stomalar fotosintez nəticəsində yarpağın hava məkanlarında CO_2-nin tükənməsinə cavab olaraq da açılır. Gün ərzində yarpağa kifayət qədər su verildiyi təqdirdə CO_2 qatılığı azaldıqca stomalar da tədricən açılır.

Qoruyucu hüceyrələrdəki daxili "saat" stomaların gündəlik açılıb-bağlanma ritmini davam etdirməsinə imkan verir. Bu ritm bitki qaranlıq bir yerdə saxlananda belə davam edir. Bütün eukariotik orqanizmlərdə dövri prosesləri tənzimləyən daxili saatlar var. Təxminən 24 saat intervalı olan dövrələrə **sirkadian ritmlər** deyilir (bu barədə Başlıq 39.3-də daha çox məlumat əldə edəcəksiniz).

Quraqlıq stresi də stomaların bağlanmasına səbəb ola bilər. Su çatışmazlığına cavab olaraq köklərdə və yarpaqlarda əmələ gələn **absis turşusu** (**ABT**) adlı bir hormon stomaları bağlamaq üçün qoruyucu hüceyrələrə siqnal göndərir. Bu reaksiya büzüşməni azaltsa da, eyni zamanda CO_2 udulmasını da məhdudlaşdırır və bununla da, fotosintezi yavaşladır. ABT ayrıca birbaşa fotosintezi də tormozlayır. Suyun əlçatanlığı bitki məhsuldarlığı üçün vacibdir; ona görə yox ki, su fotosintezdə bir substrat kimi lazım olur, ona görə ki, suyun əlçatanlığı bitkilərə stomaları açıq saxlamağa və daha çox CO_2 almağa imkan verir.

Qoruyucu hüceyrələr müxtəlif daxili və xarici siqnalları birləşdirərək hər an fotosintez-transpirasiya kompromisinə nəzarət edir. Yuxarıdan bir buludun keçməsi və ya günəş işığının qısa bir müddət düşməsi belə transpirasiya sürətinə təsir göstərə bilir.

Transpirasiyanın Büzüşməyə və Yarpaq İstiliyinə Təsir

Stomalar açıq qaldıqda transpirasiyanın miqdarı günəşli, isti, quru və küləkli bir gündə ən yüksək həddə çatır, çünki bu mühit amilləri buxarlanmanı artırır. Transpirasiya yarpaqlara kifayət qədər su çəkə bilməyəndə hüceyrələr turqor təzyiqini itirdiyindən zoğ bir qədər büzüşür. Bitkilər belə mülayim quraqlıq stresinə stomaları sürətlə bağlayaraq reaksiya versə də, yenə də müəyyən qədər su buxarlanma yolu ilə kutikuladan itirilir. Yarpaqlar uzun müddət davam edən quraqlıq şəraitində kəskin büzüşə və dönməz şəkildə zədələnə bilər.

Transpirasiya buxarlanma yolu ilə soyuma ilə də nəticələnir ki, bu da öz növbəsində yarpağın istiliyini ətrafdakı hava ilə müqayisədə 10°C-ə qədər daha aşağı edə bilər. Bu soyuma yarpağı fotosintez və digər metabolik proseslərdə iştirak edən enzimləri denaturasiya edə bilən temperatura çatmaqdan qoruyur.

Buxarlanma İlə Suyun İtirilməsini Azaldan Adaptasiyalar

Suyun əlçatanlığı bitki məhsuldarlığı üçün əsas təyinedici faktorlardandır. Ona görə yox ki, fotosintez substrat kimi suya birbaşa ehtiyac duyur, ona görə ki, suyun əlçatan olması bitkilərə stomaları açıq saxlamağa və daha çox CO_2 almağa imkan verir. Su itkisini azaltmaq problemi çöl bitkiləri üçün xüsusilə aktualdır. Quraq mühitlərə uyğunlaşmış bitkilərə **kserofitlər** deyilir (yunanca *"ksero"* quru sözündən).

Çöl bitkilərinin bir çoxu qısa yağış mövsümlərində qısa həyat dövrələrini başa vurarkən quruyaraq məhv olmaqdan qorunur. Yağış səhralara nadir hallarda yağır. Bu baş verəndə birillik bitkilərin fəaliyyətsiz toxumları sürətlə cücərib çiçək açaraq quraqlıq şəraiti geri dönməmiş həyat dövrələrini başa vurur.

Digər kserofitlərdə sərt səhra şəraitinə tab gətirməyə imkan verən qeyri-adi fizioloji və ya morfoloji adaptasiyalar mövcuddur. Suyu uzun çəkən quru dövrlərdə istifadə etmək üçün saxladıqlarına görə bir çox kserofitlərin gövdəsi lətli olur. Kaktusların həddən artıq su itkisinə qarşı müqavimət göstərən xeyli kiçilmiş yarpaqları var; bu bitkilərdə fotosintez, əsasən, gövdələrdə aparılır. Quraq habitatlarda çox rastlanan başqa bir adaptasiya Crassulaceae və digər bəzi ailələrə aid sukkulent bitkilərdə müşahidə olunan xüsusi bir fotosintez forması olan **krassulasea turşu metabolizmidir (CAM)** (Şəkil 10.21). CAM bitkilərinin yarpaqları CO_2-ni gecə qəbul etdiyinə görə, buxarlandırıcı stresin ən çox olduğu gündüz vaxtı stomalar bağlı qala bilir. Kserofit adaptasiyalarının digər nümunələri **Şəkil 36.15**-də müzakirə olunmuşdur.

YOXLAMA 36.4

1. Stomaların açılıb-bağlanmasına nəzarət edən qıcıqlar hansıdır?
2. Patogen göbələk *Fusicoccum amygdali* bitki hüceyrələrinin plazma membran proton nasoslarını aktivləşdirən və nəzarətsiz su itkisinə səbəb olan fusicoccin adlı bir toksin ifraz edir. Proton nasoslarının aktivləşməsinin şiddətli büzüşməyə necə səbəb ola biləcəyini açıqlayan bir mexanizm təklif edin.
3. **ƏGƏR ➤** Kəsilmiş çiçəklər alanda çiçəkçi nəyə görə gövdələri ilk öncə suyun altında kəsməyi, daha sonra bu gövdələr hələ yaşkən çiçəkləri vazaya köçürməyi tövsiyə edə bilər?
4. **ƏLAQƏ QUR ➤** Yarpaqdan suyun buxarlanması onun temperaturunu necə aşağı salır? (Başlıq 3.2).

▼ Şəkil 36.15 Kserofit adaptasiyalarına bəzi örnəklər.

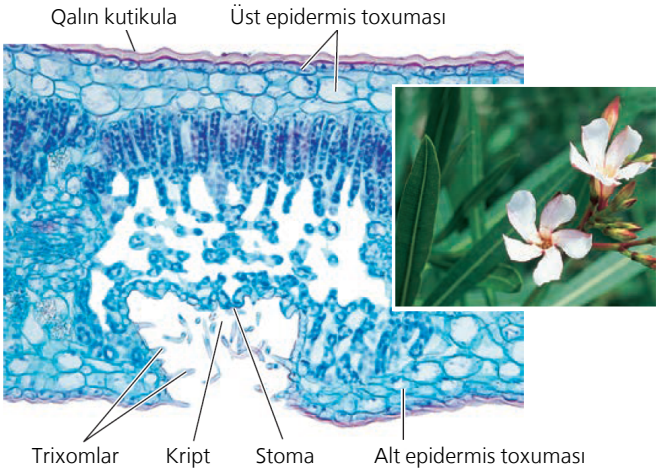
▶ Okotillo (*Fouquieria splendens*) ABŞ-ın cənub-qərbində və şimali Meksikada çox geniş yayılıb. Bu bitki ilin böyük hissəsində yarpaqsız olub bu şəkildə artıq su itkisinin qarşısını alır (sağ). Güclü yağışdan dərhal sonra xırda yarpaqlar çıxır (aşağıda və çərçivədə). Torpaq quruduqca yarpaqlar sürətlə büzüşüb məhv olur.







▼ Aşağıdakı çərçivədə göstərilmiş oleandr *(Nerium oleander)*, əsasən, quru iqlimlərdə böyüyür. Bu bitkinin yarpaqlarında su itkisini azaldan qalın kutikula və çoxtəbəqəli epidermis toxuması olur. Stomalar "kript" adlanan çuxurlara çəkilmiş vəziyyətdə olur. Bu adaptasiya stomanı isti və quru küləkdən qoruyaraq transpirasiya sürətini aşağı salır. Trixomlar havanın axınını sındıraraq kript boşluğunda rütubətin ətrafdakı atmosferdən daha yuxarı olmasına imkan verir (LM).



▶ Ağsaqqal kaktusu (Cephalocereus senilis) boyunca çıxan uzun, ağ tükə bənzər qıllar Meksika səhrasında şiddətli gün işığını əks etdirməyə kömək edir.



BAŞLIQ 36.5

Şəkərlər mənbələrdən mənsəblərə floema vasitəsilə nəql olunur

Su və mineralların torpaqdan köklərə və oradan yarpaqlara ksilema boyunca tək istiqamətli hərəkəti, əsasən, yuxarıya doğrudur. Bunun əksinə olaraq, fotosintez məhsullarının (fotosintat) hərəkəti isə çox vaxt əks istiqamətdə baş verir və şəkərləri yetişkin yarpaqlardan bitkinin aşağı hissələrinə, məsələn enerji və böyümə üçün çox miqdarda şəkər tələb edən kök ucları kimi yerlərə nəql edir. **Translokasiya** olaraq bilinən fotosintez məhsullarının daşınması başqa bir toxuma, floema tərəfindən həyata keçirilir.

Şəkər Mənbəyindən Mənsəbinə Hərəkət

Ələkvari boru elementləri örtülütoxumlularda translokasiya üçün boru rolunu oynayan ixtisaslaşmış hüceyrələrdir. Bu hüceyrələr uc-uca düzülərək uzun ələkvari borular meydana gətirir (Şəkil 35.10). Bu hüceyrələr arasında yerləşən ələkvari lövhələr şirənin ələkvari boru boyunca axmasına imkan verən quruluşdur. Ələkvari borulardan axan sulu məhlul olan **floema şirəsi**, traxeid və boru elementləri ilə daşınan ksilema şirəsindən əhəmiyyətli dərəcədə fərqlənir. Floema şirəsindəki əsas həllolan şəkərdir; növlərin çoxunda bu, adətən, saxaroz olur. Saxaroz miqdarı ağırlığına görə məhlulun 30%-nə qədər çıxa bilir və bu, şirəyə şərbət qatılığı verir. Floema şirəsində aminturşu, hor-

mon və minerallara rast gəlmək olur.

Ksilema şirəsinin köklərdən yarpaqlara doğru tək istiqamətli hərəkətindən fərqli olaraq, floema şirəsi şəkərin istehsal olunduğu yerlərdən istifadə olunduğu və ya toplandığı yerlərə hərəkət edir (Şəkil 36.2). **Şəkər mənbəyi** fotosintez yolu ilə və ya nişastanın parçalanması ilə xalis şəkər istehsal edən bitki orqanına deyilir. Bunun əksinə, **şəkər mənsəbi** ümumi götürdükdə xalis istehlakçı olan və ya şəkərin toplandığı bir orqandır. Böyüyən kök, tumurcuq, gövdə və meyvələr şəkər yuvasıdır. Genişləndirilmiş yarpaqlar şəkər yuvası olsa da, yaxşı işıqlandırılmış olsalar, şəkər mənsəbləridir. Yumru və ya soğanaq kimi toplama orqanları mövsümdən asılı olaraq mənbə və ya mənsəb ola bilir. Bu orqanlar yay aylarında karbohidratları toplayanda şəkər mənsəbi olur. Yazda qeyri-fəal dövrdən oyananda isə şəkər mənbəyi kimi çalışır, çünki bu orqanlarda nişasta şəkərə parçalanır və böyüyən zoğ uclarına aparılır.

Mənsəblər şəkəri, adətən, ən yaxın şəkər mənbələrindən alır. Məsələn, budağın yuxarı yarpaqları şəkəri böyüyən zoğ uclarına ötürərkən aşağı yarpaqlar şəkəri köklərə ixrac edə bilir. Böyüyən bir meyvə onu əhatə edən şəkər mənbələrini inhisara da ala bilər. Hər bir ələkvari boru üçün nəqliyyat istiqaməti həmin boru ilə bir-birinə bağlanmış şəkər mənbəyi və mənsəbinin yerlərindən asılıdır. Əgər bir-birinə qonşu ələkvari borular fərqli yerlərdən başlayıb-bitirlərsə, şirəni əks istiqamətlərdə daşıya bilir.

Şəkər mənsəbə göndərilməzdən əvvəl ələkvari boru elementlərinə daşınmalı və ya yüklənməlidir. Bəzi növlərdə şəkər mezofil hüceyrələrindən simplast yolu ilə plazmodesmalar üzərindən hərəkət edərək ələkvari boru elementlərinə keçir. Digər növlərdə həm simplastik, həm də apoplastik yollardan istifadə olunur. Məsələn, qarğıdalı yarpaqlarında saxaroz simplast vasitəsilə fotosintetik mezofil hüceyrələrindən kiçik damarlara yayılır. Bunun böyük hissəsi daha sonra apoplasta keçir və yaxınlıqdakı ələkvari boru elementlərində ya birbaşa, ya da ki, **Şəkil 36.16a**-da göstərildiyi kimi, yoldaş hüceyrələri vasitəsilə toplanır. Bəzi bitkilərdə yoldaş hüceyrələrin divarlarında çoxlu girinti-çıxıntı var ki, bu da apoplast və simplast arasındakı həllolan keçidini gücləndirir.

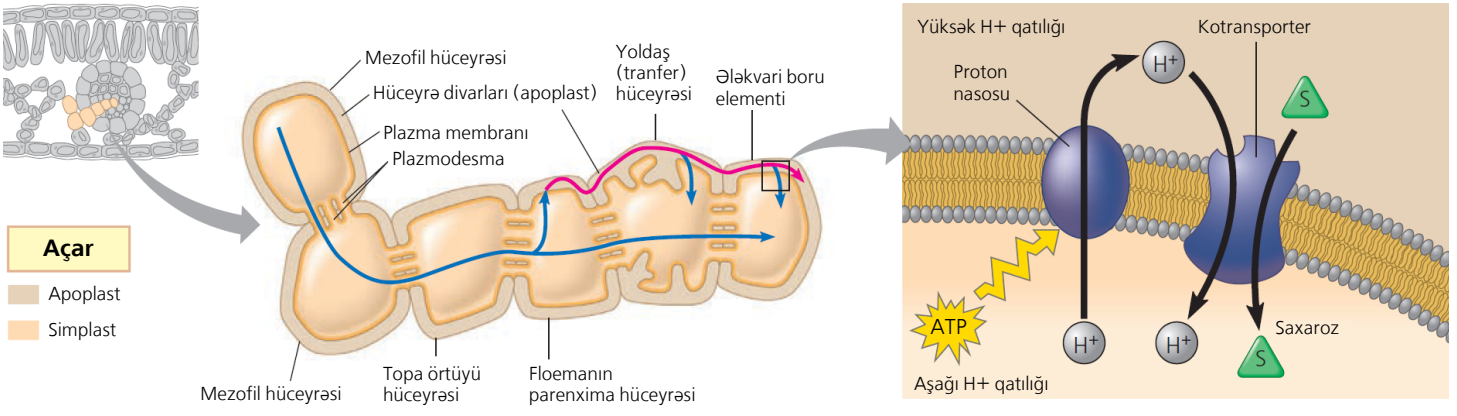
Bir çox bitkilərdə şəkərin floemaya keçidi aktiv nəqliyyat tələb edir, çünki saxaroz mezofilə nisbətən ələkvari boru elementlərində və yoldaş hüceyrələrdə daha çox cəmlənmiş olur. Proton nasosları və H^+/saxaroz kotransportu saxarozun mezofil hüceyrələrindən ələkvari boru elementlərinə və ya yoldaş hüceyrələrə keçməsinə imkan verir **(Şəkil 36.16b)**.

Şəkər ələkvari borunun mənsəb ucunda boşaldılır. Proses növdən-növə və orqandan-orqana dəyişir. Mənsəbdə sərbəst şəkərin qatılığı həmişə ələkvari borudan daha aşağı olur, çünki boşaldılmış şəkər mənsəb hüceyrələrinin böyümə və metabolizmi zamanı istehlak olunur və ya nişasta kimi həll olmayan polimerlərə çevrilir. Bu şəkər qatılığı qradiyenti nəticəsində şəkər molekulları floemadan mənsəb toxumalarına yayılır və su osmozla şəkərin ardınca axır.

Müsbət Təzyiq ilə Kütləvi Axın: Örtülütoxumlularda Translokasiya Mexanizmi

Floema şirəsi mənbədən mənsəbə diffuziya və ya sitoplazmik axımdan daha sürətli, 1m/saata qədər çatan sürətlə axır. Tədqiqatçılar bu nəticəyə gəliblər ki, örtülütoxumluların ələkvari borularından axan floema

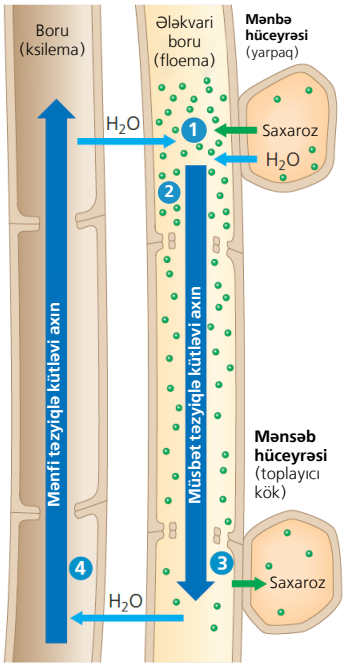
Şəkil 36.16 Saxarozun floemaya yüklənməsi.



(a) Mezofil hüceyrələri tərəfindən istehsal olunmuş saxaroz simplast (göy oxlar) yolu ilə ələkvari boru elementlərinə keçir. Bəzi növlərdə ələkvari boruların yaxınlığında saxaroz simplastı tərk edir və apoplastla hərəkət edir (qırmızı oxlar). Bu şəkər daha sonra ələkvari boru elementləri və onların yoldaş hüceyrələri tərəfindən aktiv şəkildə toplanır.

(b) Saxarozun ələkvari boru elementləri və onların yoldaş hüceyrələri tərəfindən aktiv şəkildə to planması kemiosmotik mexanizmlə baş verir. Proton nasosları H^+ qradiyenti yaradır; bu qradiyent saxarozun keçidini H^+-nin təzədən hüceyrənin içinə qayıtması ilə qoşalaşdıran kotransport proteininin köməyilə saxarozun toplanması üçün lazımi gücü verir.

Şəkil 36.17 Ələkvari boruda müsbət təzyiqlə kütləvi axın.



1. Şəkərin (yaşıl nöqtələr) mənbəyə (bu misalda yarpaqdakı mezofil hüceyrələrinə) yaxın ələkvari borulara yüklənməsi ələkvari boru elementlərində su potensialını azaldır. Bu borunun su osmozla qəbul etməsinə gətirib çıxarır.
2. Suyun qəbulu nəticəsində yaranan müsbət təzyiq şirəni boru boyunca aşağıya itələyir.
3. Mənsəbdə şəkər boşaldılması və suyun itirilməsi ilə təzyiq azalır.
4. Yarpaqdan kökə translokasiya vaxtı ksilema suyu mənsəbdən mənbəyə qaytarır.

şirəsi *təzyiq axını* olaraq bilinən müsbət təzyiq sayəsində baş verən kütləvi axınla hərəkət edir **(Şəkil 36.17)**. Mənbədə təzyiqin yaranması və mənsəbdə bu təzyiqin azalması şirənin mənbədən mənsəbə axmasına səbəb olur.

Təzyiq axını hipotezi floema şirəsinin mənbədən mənsəbə niyə axdığını izah edir və təcrübələr təzyiq axınının örtülütoxumlularda translokasiya mexanizmi olduğunu göstərən güclü dəlillər yaradır **(Şəkil 36.18)**. Bununla belə, elektron mikroskoplardan istifadə edən tədqiqatlar göstərir ki, çiçəksiz borulu bitkilərdə floema hüceyrələri arasındakı dəliklər təzyiq axınına imkan verməyəcək qədər kiçik və ya qapalı ola bilir.

Mənsəblər enerji tələbatı və şəkərləri boşaltma qabiliyyəti baxımından fərqlənir. Bəzən mənbələr tərəfindən təmin oluna biləcəyindən daha çox mənsəb olur. Belə hallarda bitki bəzi çiçək, toxum və ya meyvələrin inkişafını dayandıra bilər — buna *özünü arıqlatma* deyilir. Mənsəbləri aradan qaldırmaq bağçılıq üçün də faydalı bir metod ola bilər. Məsələn, böyük alma kiçiklərdən daha yaxşı qiymətə satıldığından bağbanlar bəzən çiçəkləri və ya gənc meyvələri kəsirlər ki, ağaclarda daha az, amma daha böyük almalar yetişsin.

YOXLAMA 36.5

1. Floema və ksilema şirələrini uzun məsafələr boyu hərəkət etdirən qüvvələri qarşılaşdırıb müqayisə edin.
2. Şəkər mənbəyi, mənsəbi və ya hər ikisi ola bilən bitki orqanlarını təyin edin. Cavabınızı izah edin.
3. Niyə ksilema su və mineralları daşımaqda ölü hüceyrələrdən istifadə edə bilir, lakin floema nəqliyyat üçün canlı hüceyrələr tələb edir?
4. **ƏGƏR ➤** Yaponiyadakı alma yetişdiriciləri bəzən böyümə mövsümündən sonra aradan qaldırılması planlanan ağacların qabığına spiral şəklində kəsik atırlar. Bu almaları daha da şirin edir. Niyə?

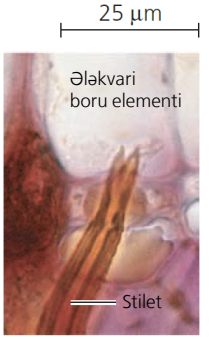
Şəkil 36.18

Tədqiqat Floema şirəsi mənbəyə yaxın yerdə mənsəblə müqayisədə daha çox şəkərə sahib olurmu?

Təcrübə Təzyiq axını hipotezinə görə, mənbəyə yaxın yerlərdə floema şirəsində şəkərin miqdarı mənsəbə yaxın ərazilərdəkindən daha yüksək olur. Tədqiqatçılar bu ideyanı sınaqdan keçirmək üçün floema şirəsi ilə qidalanan bitki bitlərindən istifadə etmişdilər. Bitki biti tibbi iynəyə bənzər stilet adlanan ağız aparatı ilə ələkvari boru elementinə daxil olur. Ələkvari borudakı təzyiq floema şirəsini stiletlərə doldurmağa başlayanda tədqiqatçılar bitki bitlərini stiletlərdən ayırmış və bitkidə qalmış ağız aparatından şirə toplayan kran kimi istifadə etmişdilər. Onlar bu yolla mənbə və mənsəb arasındakı fərqli nöqtələrdən şirə toplayıb şəkər qatılığını hesablamışdılar.



Qidalanan bitki biti



Ələkvari boru elementində stilet



Şirəni boşaldan stilet

Nəticələr Stilet mənbəyə nə qədər yaxın olarsa, şəkərin qatılığı bir o qədər yüksək olur.

Yekun nəticə Belə təcrübələrin nəticələri şəkər qatılığının mənbəyə yaxın yerlərdə daha yüksək olduğunu iddia edən təzyiq axını hipotezini dəstəkləyir.

Mənbə S. Rogers and A. J. Peel, Some evidence for the existence of turgor pressure in the sieve tubes of willow (*Salix*), Planta 126:259–267 (1975).

ƏGƏR ➤ *Tüpürcək böcəyi (Clasirptora növü) ksilema ilə qidalanan böcək olub güclü əzələlərilə ksilema şirəsini bağırsaqlarına ötürür. Tüpürcək böcəyinin bədəndən qopmuş stiletlərdən istifadə edərək ksilema şirəsini əldə edə bilərsinizmi?*

BAŞLIQ 36.6

Simplast çox dinamik bir strukturdur

Nəqliyyat məsələsini sanki borulardan axan məhlul haqda danışırmış kimi sadəcə fiziki cəhətdən müzakirə etsək də, bitkilərdə nəqliyyat inkişaf zamanı dəyişən dinamik və dəqiq şəkildə köklənmiş bir prosesdir. Məsələn, bir yarpaq ilk başda şəkər mənsəbi kimi başlasa da, ömrünün böyük hissəsini şəkər mənbəyi kimi keçirir. Bundan əlavə, ətraf mühitdəki dəyişikliklər bitkinin nəqliyyat proseslərində müəyyən reaksiyaları tətikləyə bilir. Su stresi su və minerallarının ümumi nəqlini tənzimləyən membran nəqliyyat

zülallarını əhəmiyyətli dərəcədə dəyişdirən siqnalötürmə yollarını aktivləşdirə bilər. Simplast canlı toxuma olduğuna görə bitkilərdə nəqliyyat prosesindəki dinamik dəyişikliklərə əsas cavabdeh tərəfdir. Bu hissədə bir neçə başqa nümunəyə nəzər salacağıq: plazmodesmalarda, kimyəvi və elektrik siqnallaşmada baş verən dəyişmələrə.

Plazmodesma Sayında və Dəlik Ölçüsündə Dəyişmələr

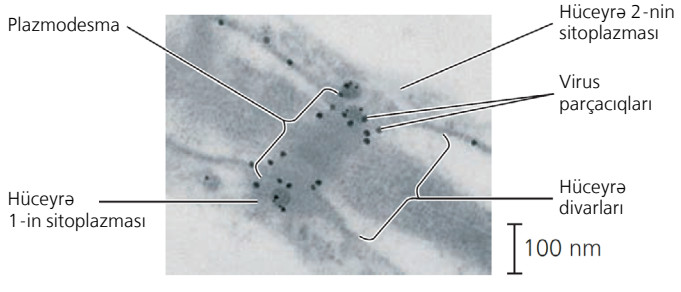
Bioloqlar əvvəllər elektron mikroskopla əldə edilmiş statik şəkillərə əsasən plazmodesmaları sabit, dəliyəbənzər bir quruluş hesab edirdilər. Lakin daha yeni tədqiqatlar plazmodesmanın xeyli dinamik bir struktur olduğunu göstərmişdir. Plazmodesmalar turqor təzyiqi, sitozolik Ca^{2+} səviyyəsində və ya sitozolik pH-da baş verən dəyişikliklərə cavab olaraq sürətlə açıla və ya bağlana bilir. Plazmodesmaların bir hissəsi sitokinez zamanı əmələ gəlsə də, daha sonra da əmələ gələ bilir. Bundan əlavə, başqalaşma vaxtı funksiyanın itirilməsi də çox müşahidə olunur. Məsələn, yarpaq mənsəbdən mənbəyə çevrildikcə onun plazmodesmaları ya bağlanır, ya da aradan qaldırılır, bununla da floemadan şəkərin yarpağa yüklənməsinin qarşısı alınır.

Bitki fizioloq və patoloqları tərəfindən aparılan erkən tədqiqatlar plazmodesmanın dəlik ölçüləri ilə bağlı fərqli nəticələrə gəlmişdir. Fizioloqlar hüceyrələrə fərqli molekulyar ölçüdə flüoresent zondlar yeritmiş və bu molekulların qonşu hüceyrələrə keçib-keçmədiyini izləmişdilər. Bu müşahidələrə əsasən, dəlik ölçülərinin təxminən 2.5 nm olduğu, yəni zülal kimi molekulların keçidi çox kiçik olduğu qənaətinə gəlmişdilər. Bunun əksinə, patoloqlar 10 nm və daha böyük diametrə sahib virus hissəciklərinin keçdiyini sübut edən elektron mikroqrafları ortaya qoymuşdular **(Şəkil 36.19)**.

Daha sonralar məlum oldu ki, bitki virusları plazmodesmaların genişlənməsinə səbəb olan *virus hərəkəti proteinləri* istehsal edir ki, bu proteinlər virus RNA-sının hüceyrədən-hüceyrəyə keçməsinə imkan yaradır. Yeni əldə olunmuş əlavə dəlillər göstərir ki, bitki hüceyrələri özləri plazmodesmaları rabitə şəbəkəsinin bir hissəsi kimi tənzimləyir. Viruslar hüceyrə tənzimləyicilərini təqlid edərək bu şəbəkədən istifadə edə bilir.

Yüksək dərəcədə sitozolik qarşılıqlı əlaqə yalnız simplastik domenlər kimi bilinən bəzi hüceyrə və toxuma qruplarında mövcuddur. Protein və RNA kimi məlumat molekulları hər simplastik domendəki hüceyrələrin inkişafını koordinasiya edir. Simplastik rabitənin pozulması inkişafa əhəmiyyətli dərəcədə təsir edə bilər.

Şəkil 36.19 Şalğamın yarpaq hüceyrələrini əlaqələndirən plazmodesmalar üzərindən hüceyrədən hüceyrəyə keçən virus parçacıqları (TEM)



Floema: İnformasiya Superşosesi

Şəkərin nəqli ilə yanaşı floema həm də makromolekul və virusların nəqliyyatı üçün də bir "superşose" rolunu oynayır. Bu nəqliyyat sistematik (bütün bədən boyu) olub bir çox və ya bütün bitki sistem, eləcə də orqanlarına təsir göstərir. Floema vasitəsilə hərəkət etdirilən makromolekullara plazmodesma vasitəsilə ələkvari borulara daxil olan protein və müxtəlif RNA növləri daxildir. Çox vaxt heyvan hüceyrələri arasındakı aralıq qovşağa bənzədilsə də, plazmodesmalar protein və RNA daşıma qabiliyyətinə görə unikaldır.

Floema vasitəsilə sistemik əlaqə bütöv bitkinin funksiyalarını bir-birinə birləşdirməyə kömək edir. Buna klassik bir nümunə, çiçəklənməni tətikləyən kimyəvi bir siqnalın yarpaqlardan vegetativ meristemlərə çatdırılmasıdır. Digəri məhəlli bir infeksiyaya qarşı müdafiə reaksiyasıdır; bu zaman floemadan keçən kimyəvi siqnallar zərər çəkməmiş toxumalarda müdafiə genlərini aktivləşdirir.

Floemada Elektrik Siqnallaşma

Floema vasitəsilə sürətli, uzunməsafəli elektrik siqnallaşma simplastın başqa bir dinamik xüsusiyyətidir. Elektrikli siqnallaşma Mimosa pudica və milçəkqapan (*Dionaea muscipula*) kimi sürətli yarpaq hərəkəti olan bitkilərdə dərindən araşdırılmışdır. Lakin onun digər bitki növlərindəki rolu haqqında daha az bilirik. Bəzi tədqiqatlar göstərmişdir ki, bitkinin bir hissəsindəki qıcıq floemada elektrik siqnalı tətikləyir və bu siqnal öz növbəsində bitkinin başqa bir hissəsində gen transkripsiyası, tənəffüs, fotosintez, floema boşaldılması və ya hormon səviyyələrində dəyişməyə yol açа bilir. Beləliklə, floema sinirəbənzər bir funksiyanı yerinə yetirib bir-birindən aralı orqanlar arasında sürətli elektrik əlaqəsi yarada bilər.

Material və məlumatın koordinasiyalı nəqliyyatı bitkinin həyatda qalmasında mərkəzi rol oynayır. Bitkilər ömrü boyu yalnız müəyyən qədər resurs əldə edə bilir. Nəticə etibarı ilə, bu resursların uğurla əldə olunması və optimal paylanması, bitkinin nə qədər uğurla rəqabət aparacağını təyin edən ən vacib amillərdir.

YOXLAMA 36.6

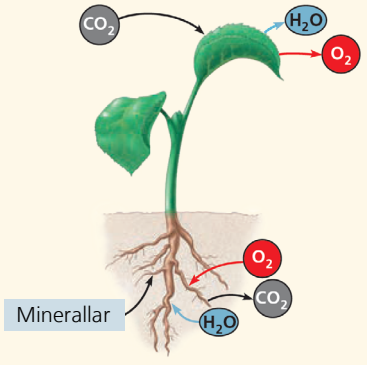
1. Pazmodesma aralı qovşaqlardan nə ilə fərqlənir?
2. Heyvanlardakı sinir siqnalları bitkilərdəki analoji siqnallardan min dəfə daha sürətli olur. Bu fərqi izah edə biləcək davranışla əlaqəli bir səbəb təklif edin.
3. **ƏGƏR ➤** Fərz edin ki, bitkilər virus hərəkət proteinlərə qarşı qeyri-həssas olacaq şəkildə genetik olaraq dəyişdirilmişdir. Bu infeksiyanın yayılmasının qarşısını almağın yaxşı bir yolu ola bilərmi? Cavabınızı izah edin.

36 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 36.1

Resurs əldə olunması üçün qazanılmış adaptasiyalar borulu bitkilərin təkamülündə əsas mərhələlərdir *(səh. 783-785)*



- Yarpaq, əsasən, günəş işığı və CO_2-nin tutulmasında iştirak edir. Gövdələr yarpaqlar üçün dəstək strukturları, su və minerallaların uzunməsafəli nəqli üçün boru funksiyasını yerinə yetirir. Köklər torpaqdan su və mineralları əldə edir və bütöv bitkini yerə bərkidir.
- Təbii seçmə bitki növlərinin təbii olaraq yaşadıqları yerdə resursların əldə olunmasını optimallaşdıran memari xassələri əmələ gətirmişdir.

? *Ksilema və floemanın təkamülü borulu bitkilərin quruda yayılmasına necə töhfə vermişdir?*

BAŞLIQ 36.2

Uzunməsafəli nəqliyyat mexanizmi ilə qısaməsafəli fərqlidir *(səh. 785-790)*

- Plazma membranının seçici keçiriciliyi maddələrin hüceyrəyə giriş-çıxışını tənzimləyir. Bitkilərdə həm aktiv, həm də passiv nəqliyyat mexanizmləri müşahidə olunur.
- Bitki toxumalarının əsas iki bölməsi var: **apoplast** (plazma membranının xaricindəki hər şey) və **simplast** (sitozol və plazmodesmalar).
- Su hərəkətinin istiqaməti həllolan qatılığı və fiziki təzyiqi göstərən **su potensialından** asılıdır. Bitki hüceyrələri tərəfindən suyun **osmotik** qəbulu və bunun nəticəsində yaranan daxili təzyiq bitki hüceyrələrini turgid hala gətirir.
- Uzunməsafəli nəqliyyat **kütləvi axınla**, yəni mayenin təzyiq qradiyentinə bağlı olaraq hərəkəti ilə baş verir. Kütləvi axın **ksilemada** traxeid və boru elementləri daxilində, **floemada** isə ələkvari boru elementlərində baş verir.

? *Ksilema və floemanın təkamülü borulu bitkilərin quruda yayılmasına necə töhfə vermişdir?*

BAŞLIQ 36.3

Transpirasiya su və mineral maddələrin köklərdən tumurcuqlara ksilema vasitəsilə nəqlini təmin edir *(səh. 790-794)*

- Torpaqdakı su və minerallar kök epidermisindən keçərək bitkiyə daxil olur, kök korteksini keçir və daha sonra **endodermisin** seçici keçirici hüceyrələrindən keçərək ötürücü silindrə daxil olur. **Ksilema şirəsi** daha sonra kütləvi axın yolu ilə ötürücü silindrdən hər yarpaq boyu budaqlanan damarlara ötürülür.
- **Koheziya-gərginlik hipotezinə** görə ksilema şirəsinin hərəkəti ksilemanın yarpaq ucunda suyun yarpaq hüceyrələrindən buxarlanması ilə əmələ gələn su potensialı fərqi vasitəsilə baş verir. Buxarlanma hava ilə suyun görüşmə xəttində su potensialını aşağı salaraq suyun ksilema boyunca yuxarıya dartılmasına imkan verən mənfi təzyiq yaradır.

? *Su molekullarının hidrogen rabitələri yaratma qabiliyyəti ksilema şirəsinin hərəkəti üçün nəyə görə vacibdir?*

BAŞLIQ 36.4

Transpirasiya sürəti stomalar tərəfindən tənzimlənir *(səh. 794-797)*

- **Transpirasiya** bitkilərdə su buxarının itirilməsidir. Transpirasiya ilə itirilən su köklərdən udulan su ilə əvəzlənməyəndə **büzüşmə** baş verir. Bitkilər suyun azalmasına stomalarını bağlayaraq cavab verir. Uzunmüddətli quraqlıq şəraitində bitkilər dönüşsüz şəkildə zədələnə bilir.
- Bitkilərdə su itkisi, əsasən, stomalar üzərindən baş verir. Stoma dəliyinin kənarlarında yerləşən qoruyucu hüceyrələr K^+ qəbul edəndə stomalar açılır. Stomaların açılıb-bağlanması işıq, CO_2, quraqlıq hormonu olan **absis turşusu** və **sirkadian ritmi** ilə tənzimlənir.
- Kserofit quraqlığa uyğunlaşmış bitkidir. Kiçilmiş yarpaqlar və CAM fotosintezi quraqlığa qarşı yaranmış adaptasiya örnəyidir.

? *Stomalar nəyə görə lazımdır?*

BAŞLIQ 36.5

Şəkərlər mənbələrdən mənsəblərə floema vasitəsilə nəql olunur *(səh. 797-800)*

- Yetişkin yarpaqlar əsas **şəkər mənbələri** olsa da, toplayıcı orqanlar da mövsümi olaraq mənbəyə çevrilə bilir. Böyüməkdə olan kök, gövdə və meyvə kimi orqanlar əsas **şəkər mənsəbləridir**. Floemada nəqliyyatın istiqaməti həmişə şəkər mənbəyindən mənsəbinə doğrudur.
- Floema yüklənməsi saxarozun aktiv nəqliyyatından asılıdır. Saxaroz proton nasosları tərəfindən yaradılan qradiyenti boyunca aşağı axan H+ ilə kotransport olunur. Şəkərin mənbədə yüklənməsi və mənsəbdə boşaldılması bu iki yer arasındakı təzyiq fərqini saxlayaraq floema şirəsinin ələkvari boyunca davamlı olaraq axmasına imkan verir.

? *Floemadakı nəqliyyat nəyə görə aktiv bir proses sayılır?*

BAŞLIQ 36.6

Simplast çox dinamik strukturdur *(səh. xxx-xxx)*

- Plazmodesmaların keçiriciliyi və sayı dəyişə bilir. Plazmodesmalar boşalanda protein, RNA və digər makromolekulların simplast üzərindən uzunməsafəli hərəkəti üçün keçid rolunu oynayır. Floema həm də sinirəbənzər elektrik siqnallar da ötürərək bitkinin fərqli hissələrini bir-birilə əlaqələndirir.

? *Simplastik əlaqə hansı mexanizmlərlə tənzimlənir?*

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Aşağıdakılardan hansı su və mineralların köklər tərəfindən əldə olunmasını gücləndirən adaptasiyadır?
   A) mikoriza
   B) plazmodesmalardan ötürülmə
   C) boru elementləri ilə aktiv udulma
   D) kök korteksindəki hüceyrələrin ritmik yığılması
2. Aşağıdakılardan struktur və ya bölmələrdən hansı simplastın bir hissəsidir?
   A) boru elementlərinin içi
   B) ələkvari borunun içi
   C) mezofil hüceyrəsinin hüceyrə divarı
   D) hüceyrəxarici hava boşluğu
3. Floema şirəsinin mənbədən mənsəbə axması
   A) ələkvari boru elementlərinin apoplastları üzərindən baş verir.
   B) proton nasoslarının fəaliyyətindən asılıdır.
   C) gərginlik və mənfi təzyiq potensialından asılıdır.
   D) əsasən diffuziya nəticəsində baş verir.

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

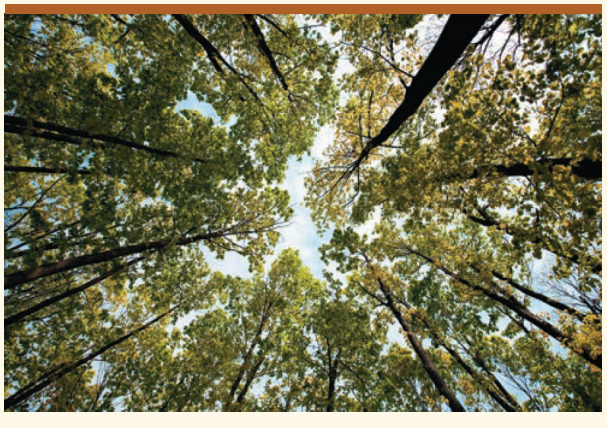
4. Yarpaq büzüşəndə fotosintez dayanır, çünki
   A) büzüşmüş yarpaqda xlorofil parçalanır.
   C) yarpaqda CO_2-nin yığılması enzimləri tormozlayır.
   B) stomalar bağlanaraq CO_2-nin yarpağa girişini dayandırır
   D) su azlığından fotosintezdə suyun parçalandığı mərhələ olan fotoliz baş verə bilmir.
5. Bunlardan hansı bitki hüceyrəsində suyun qəbulunu gücləndirər?
   A) məhluldakı Ψ-nin azalması
   B) məhluldakı müsbət təzyiq
   C) hüceyrənin həllolanları itirməsi
   D) sitoplazmada Ψ-nin artması
6. Ψ_S = –0.65 MPa olan bitki hüceyrəsini Ψ_S = –0.30 MPa olan və açıq qabda yerləşən məhlula yerləşdirdikdə hüceyrə həcmini sabit saxlayır. Bu hüceyrədə də
   A) Ψ_P = + 0.65 MPa
   C) Ψ_P = – 0.65 MPa
   B) Ψ_P = + 0.35 MPa
   D) Ψ_P = 0 MPa
7. Membranında az sayda akvoporin proteini olan hüceyrə ilə müqayisədə çox sayda akvaporinli hüceyrədə.
   A) osmoz daha sürətli olacaq.
   B) su potensialı daha aşağı olacaq.
   C) su potensialı daha yuxarı olacaq.
   D) su aktiv nəqliyyat ilə toplanacaq.
8. Aşağıdakılardan hansı transpirasiyanı artırar?
   A) tikanşəkilli yarpaqlar
   B) daha dərində yerləşmiş stomalar
   C) daha qalın kutikula
   D) daha yuxarı stoma sıxlığı

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

9. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Kelp adlanan iri qəhvəyi yosunlar 25 metrə qədər böyüyə bilir. Kelplər okean döşəməsinə pərçimlənmiş quyruqdan, səthdə üzən və işıq toplayan ayalardan və ayaları quyruğa bağlayan uzun saplaqdan ibarətdir (Şəkil 28.12). Saplaqdakı ixtisaslaşmış hüceyrələr borusuz olsa da, şəkər nəql edə bilir. Ələkvari boru elementlərinə analoji bu strukturların kelplərdə nəyə görə yarandığını izah edin.?
10. **ELMİ TƏDQİQAT • DATANI ŞƏRH EDİN** Qusarlı bir bağban yola yaxın ərazilərdəki bitkilərin uzaq ərazidəkilərlə müqayisədə daha yavaş böyüdüyünü müşahidə edir. Yola yaxın ərazilərdəki torpağın qış vaxtı yola tökülən duzla qarışdığından şübhələnən bağban torpağı təhlil edir. Məlum olur ki, yola yaxın torpağın tərkibi uzaq olan torpağın tərkibi ilə eynidir, sadəcə bu torpaqda əlavə 50 mM NaCl var. NaCl-un tamamilə ionlaşdığını fərz etsək, *həllolan potensialı tənliyindən* istifadə edərək

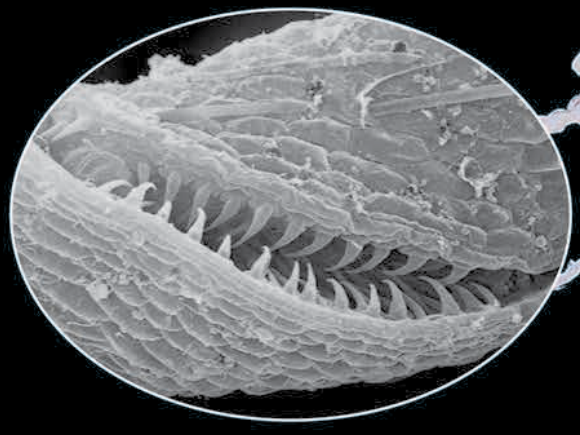
$$\Psi_S = -iCRT$$

bu NaCl-un 20 °C-dəki torpağın həllolan potensialını nə qədər azaldacağını hesablayın. (Tənlikdə i, ionlaşma sabiti olub NaCl üçün 2-ə bərabərdir; C molyar qatılıq [mol/L]; R təzyiq sabiti [R = 0.00831 (L · MPa)/(mol · K)]; T isə temperaturu Kelvin (273 + °C) təmsil edir.Həllolan potensialında bu dəyişmə torpağın su potensialına necə təsir edər?.
11. **ELMİ TƏDQİQAT** Daşqın altında qalan pambıq kökü bir neçə saat içində büzüşür. Daşqın oksigen səviyyəsində azalmaya, sitozolda Ca^{2+} qatılığının artmasına və pH-ın düşməsinə gətirib çıxarır. Daşqının büzüşməyə necə yol açdığını izah edən bir hipotez təklif edin.
12. **ESSE: TƏŞKİLAT** Təbii seçmə bitkilərin yaşadıqları mühitlərdə fotosintezi daha səmərəli aparmalarına imkan verən memari dəyişiklərə gətirib çıxarmışdır. Qısa bir esse (100-150 söz) zoğ strukturunun fotosintezi necə gücləndirdiyini izah edin.
13. **SİNTEZ**
    Özünüzü meşədəki torpaq məhlulundakı su molekulu kimi təsəvvür edin. Qısa bir esse ilə (100-150 söz) sizi ağacların yarpaqlarına aparacaq yolların və güclərin nə olduğunu izah edin.



Torpaq və Bitkilərin Qidalanması

37





Şəkil 37.1 Bu bitkinin kökləri varmı?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

37.1 Torpaq canlı, mürəkkəb ekosistemi ehtiva edir

37.2 Bitki kökləri torpaqdan zəruri elementləri udur

37.3 Bitki qidalanması çox vaxt digər orqanizmlərlə münasibətləri əhatə edir



Tıxacaçan karnivor

Şəkil 37.1-də gördüyünüz bataqlıq bitkisi olan *Genlisea*-nın solğun, kökəbənzər çıxıntıları bakteriya, yosun, protozoa, nematod və kopepodlar da daxil olmaqla, torpaqda yaşayan müxtəlif kiçik canlıları tutmaq və həzm etmək üçün ixtisaslaşmış yeraltı yarpaqlardır. Bəs, bu tələ yarpaqları necə işləyir? Tübik düzəltmək üçün nazik bir kağız zolaq bükdüyünüzü düşünün. Tıxacaçana bənzər boruvari yarpaqlar, təxminən bu şəkildə formalaşır. Dar spiral şəkilli yarıq tələ yarpağı boyunca uzanır; bu yarığın səthində yerləşən əyri tükcüklər mikroorqanizmlərə yarpağa daxil olmağa icazə versələr də, yarpaqdan çıxmağa imkan vermirlər. İçəri keçdikdən sonra şikar yalnız bir istiqamətdə, həzm vəziləri ilə əhatələnmiş kiçik bir bölməyə doğru hərəkət etməyə məcbur qalır ki, həmin bölgədə də şikarın taleyi həll olur. Şikarın geriyə getməsinə isə, yalnız birtərəfli keçidə imkan verən başqa bir əyri tükcüklər dəsti manea yaradır (soldakı mikroqraf). *Genlisea*-nın ətyeyən vərdişləri bu bitkinin, həzm olunan şikardan gələn minerallar sayəsində əldə etdiyi, yetişdiyi bataqlıq və qida baxımından kasad ərazilərdə inkişafına imkan verən adaptasiyasıdır.

Başlıq 36.1-də də qeyd edildiyi kimi, bitkilər həm atmosferdən, həm də torpaqdan qida maddələri əldə edirlər. Bitkilər günəş işığından enerji mənbəyi kimi istifadə edərək, fotosintez prosesi vasitəsilə karbon qazını adi şəkərə qədər parçalamaqla üzvi qida istehsal edirlər. Eyni zamanda, kök sistemləri ilə torpaqdan su və müxtəlif qeyri-üzvi qidalar alınır. Bu fəsildə bitki qidalanmasına, həmçinin, bitkinin böyüməsi üçün lazım olan mineralların

öyrənilməsi məsələlərinə diqqət yetirilir. Torpaqların fiziki xüsusiyyətlərini və torpağın keyfiyyətini tənzimləyən amilləri müzakirə etdikdən sonra, müəyyən mineral qida maddələrinin bitkinin inkişafındakı əhəmiyyətini araşdırırıq. Sonda, bir çox hallarda, digər orqanizmlərlə əlaqədə inkişaf edən bəzi qidalanma adaptasiyalarına nəzər salırıq.

BAŞLIQ 37.1

Torpaq canlı, mürəkkəb ekosistemi ehtiva edir

Bitkilər üçün tələb olunan su və mineralların (demək olar ki, hamısının) udulduğu torpağın üst qatlarında bir-biri ilə və fiziki mühitlə qarşılıqlı təsirdə olan çoxlu sayda müxtəlif canlı orqanizm mövcuddur. Bu mürəkkəb ekosistemin formalaşması əsrlər çəkə bilsə də, insanlar tərəfindən yanlış idarəetmə nəticəsində bir neçə il ərzində məhv ola bilər. Torpağı qorumağın nə üçün vacib olduğunu, bitkilərin nədən ancaq müəyyən yerlərdə böyüdüyünü başa düşmək üçün, əvvəlcə torpağın əsas fiziki xüsusiyyətlərini, [teksturasını] tərkibini nəzərə almaq lazımdır.

Torpağın Teksturası

Torpağın teksturası onun hissəciklərinin ölçülərindən asılıdır. Torpaq hissəcikləri iri qumdan (diametri 0,02-2 mm) toza, (0.002-0.02 mm) lil və ya mikroskopik gil hissəciklərinə (0.002 mm-dən az) qədər dəyişə bilər. Bu müxtəlif ölçülü hissəciklər süxurların aşınması ilə formalaşır. Süxurların yarıqlarında suyun donması mexaniki çatlara səbəb olur, torpaqdakı zəif turşular isə daşları kimyəvi olaraq parçalayır. Orqanizmlər süxurlara nüfuz etdikdə, onun kimyəvi və mexaniki parçalanmasını sürətləndirirlər. Məsələn, köklər süxurları həll edən turşular ifraz etdiyindən, köklərin yarıqlarda böyüməsi mexaniki çatlara səbəb olur. Aşınma nəticəsində ortaya çıxan mineral hissəciklər və canlı orqanizmlər **humusu**, yəni ölü orqanizmlərin qalıqları digər üzvi maddələrlə qarışaraq, **üst qatı** meydana gətirir. Torpağın üst qatı digər təbəqələrlə birlikdə torpaq horizontlarını əmələ gətirir **(Şəkil 37.2)**. Torpağın üst qatı və ya A horizontu, dərinlik baxımından, millimetrdən bir neçə metrə qədər ola bilir. Burada, əsasən, torpağın üst qatının xüsusiyyətlərinə diqqət yetiririk, çünki üst qat bitkilərin böyüməsi üçün ən vacib torpaq təbəqəsidir.

Ən münbit olmaqla, bitkilərinh inkişafını ən çox dəstəkləyən üst qat torpaqları **loam**lardır ki, onlar da, təxminən, bərabər miqdarda qum, toz və gildən ibarət olurlar. Loamlı torpaqlarda mineralların, suyun adheziyası və saxlanılması üçün kifayət qədər səth sahəsini təmin edən kiçik toz və gil hissəcikləri olur.

Bitkilər, əslində torpaq hissəcikləri arasındakı məsamələrdə yerləşən, su və həll olmuş minerallardan ibarət torpaq məhlulu ilə qidalanırlar. Şiddətli yağışdan

Şəkil 37.2 Torpaq horizontları



sonra torpaqdakı böyük boşluqlardan su aşağı süzülür, kiçik boşluqlar isə suyu saxlaya bilirlər, çünki su molekulları gil və digər hissəciklərin mənfi yüklü səthlərinə cəlb olurlar. Qumlu torpaqlarda torpaq hissəcikləri arasındakı geniş boşluqlar bitkilərin güclü böyüməsinə imkan verəcək qədər su saxlamasa da, oksigenin köklərə səmərəli şəkildə yayılmasına imkan verir. Gilli torpaqlar çoxlu su saxlamağa meyillidir və torpaq kifayət qədər qurumadıqda hava su ilə əvəz olunur ki, nəticədə də köklər oksigen çatışmazlığından boğulurlar. Çox vaxt ən münbit üst qatların tərkibində təxminən yarı su və yarı havadan ibarət məsamələr olur ki, bu da havalanma, drenaj və su saxlama xüsisuyyətləri arasında məqbul tarazlıq təmin edir. Torpaqların fiziki xüsusiyyətləri torf, kompost, peyin və ya qum kimi torpaq əlavələri istifadə edilməklə dəyişdirilə bilər.

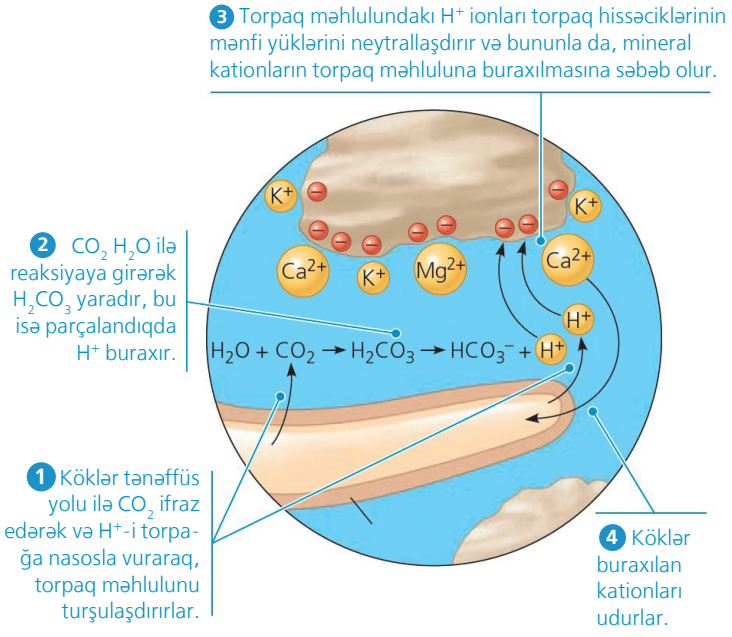
Üst Qatın Tərkibi

Torpağın tərkibi onun qeyri-üzvi (mineral) və üzvi kimyəvi komponentlərini əhatə edir. Üzvi komponentlər torpaqda yaşayan bir çox canlılardan ibarətdir.

Qeyri-üzvi Komponentlər

Torpaq hissəciklərinin səthi yükləri onların bir çox qida maddələrinə bağlanmaq qabiliyyətini müəyyən edir. Məhsuldar torpaqlardakı torpaq hissəciklərinin əksəriyyəti mənfi yüklüdür və buna görə də bəzi nitrat (NO_3^-), fosfat ($H_2PO_4^-$) və sulfat (SO_4^{2-}) kimi bitki qidaları mənfi yüklü ionlarla (anionlar) bağlanmırlar. Nəticədə, bu qida maddələri suyun yuyulması, yəni suyun torpaq üzərindən axması ilə asanlıqla itirilirlər. Müsbət yüklü ionlar (kationlar) - kalium (K^+), kalsium (Ca_2^+) və maqnezium (Mg^{2+}) mənfi yüklü torpaq hissəciklərinə daha möhkəm bağlandığından yuyulma ilə asanlıqla itirilmirlər.

Şəkil 37.3 Torpaqda kation mübadiləsi



VİZUAL BACARIQ ➤ *pH-ın aşağı düşməsi hansının daha çox torpaqdan yuyulmasına gətirib çıxarar: kationların, yoxsa anionların? Cavabınızı izah edin.*

Köklər mineral kationları birbaşa torpaq hissəciklərindən udmur, onları torpaq məhlulundan alır. Mineral kationlar torpaq məhluluna **kation mübadiləsi** ilə - kationların torpaq hissəciklərindən digər kationlar, xüsusən, H^+ tərəfindən kənarlaşdırılması ilə daxil olurlar **(Şəkil 37.3)**. Buna görə də torpağın kationları mübadilə etmə qabiliyyəti kation yapışma yerlərinin sayına və torpağın pH səviyyəsinə əsasən təyin olunur. Ümumilikdə, torpaqda gil və üzvi maddələr nə qədər çox olarsa, kation mübadiləsi qabiliyyəti də bir o qədər yüksək olur. Gil tərkibi vacibdir, çünki bu kiçik hissəciklərin səth sahəsinin həcmə nisbəti yüksəkdir ki, bu da böyük miqdarda kationun torpağa bağlanmasına imkan verir.

Üzvi Komponentlər

Torpağın üst qatının əsas üzvi hissəsi tökülmüş yarpaqların, ölü orqanizmlərin, nəcis və digər üzvi maddələrin bakteriya və göbələklər tərəfindən parçalanması nəticəsində əmələ gələn üzvi materialdan ibarət olan humusdur. Humus gil hissəciklərinin bir yerə yığılmasının qarşısını alaraq suyu saxlasa da, əmələ gətirdiyi torpaq köklərin havalanması üçün üçün hələ də məsaməli qalır. Humus torpağın kation mübadiləsi qabiliyyətini artırır və mikroorqanizmlər üzvi maddələri parçaladıqca, tədricən torpağa qayıdan mineral qidaların anbarı rolunu oynayır.

Torpağın üst qatında heyrətamiz sayda və müxtəliflikdə orqanizmlər yaşayır. Bir çay qaşığı üst qatda təxminən 5 milyard bakteriya var ki, bunlar da göbələklər, yosunlar, digər protistlər, böcəklər, yer qurdları, nematodlar və bitki kökləri ilə birlikdə yaşayırlar. Bütün bu orqanizmlərin fəaliyyəti torpağın fiziki və kimyəvi xüsusiyyətlərinə təsir göstərir. Məsələn, soxulcanlar üzvi maddələri istehlak edir və qidalarını burada böyüyən bakteriya və göbələklərdən alırlar. Onlar tullantıları emal edir, və böyük miqdarda materialı torpaq səthinə daşıyırlar. Bundan əlavə, onlar üzvi maddələri daha dərin qatlara keçirirlər. Soxulcanlar torpaq hissəciklərini qarışdırmaqla qaz diffuziyasınnın yaxşılaşmasına və suyun daha yaxşı tutulmasına yol açırlar. Köklər də torpağın teksturası və tərkibinə təsir göstərirlər. Məsələn, köklər torpağa bağlanaraq həm eroziyanı, həm də turşular ifraz edərək, torpaq pH-nı azaldırlar.

Torpağın Mühafizəsi və Dayanıqlı Əkinçilik

Qədim fermerlər müəyyən bir torpaq sahəsindəki məhsulun illər keçdikcə azaldığının fərqindəydilər. Daha əvvəllər işlənməmiş yeni ərazilərə keçdikdə də eyni şey müşahidə olunurdu. Nəticədə anlamışdılar ki, **gübrələmə**, yəni mineral qida maddələrinin torpağa əlavə edilməsi, torpağı hər mövsüm, yer dəyişmədən, becərməyə imkan verən və bərpa olunan bir mənbəyə çevirə bilər. Bu, oturaq əkinçilik kimi yeni bir həyat tərzinin formalaşmasına xidmət etmişdir. İnsanlar daimi yaşayış yerləri – ilk kəndləri – tikməyə başlamışdırlar. Bundan əlavə, yığım mövsümləri arasında istifadə etmək üçün qida tədarükünə başlanmış və bu da insanlar arasında əkinçilikdən başqa digər peşələrin də yaranmasına şərait yaratmışdır. Bir sözlə, gübrələmə və digər yollarla torpaqların bərpa və idarə olunması müasir cəmiyyətlərin yaranmasına töhfə vermişdir.

Təəssüf ki, 1930-cu illərdə ABŞ-ın cənub-qərbindəki Böyük Düzənlikləri bürüyən ekoloji və humanitar fəlakətə səbəb olan Amerika Toz Tufanı nümunəsində olduğu kimi, torpaqların düzgün idarə edilməməsi də dünya tarixində təkrarlanan problemlərə səbəb olmuşdur. Bu bölgə uzun müddət davam edən quraqlıq və onilliklər ərzində yanlış əkinçilik metodları nəticəsində formalaşan dağıdıcı toz fırtınalarından əziyyət çəkmişdir. Fermerlərin gəlməsindən əvvəl, Böyük Düzənliklər təkrarlanan quraqlıq və leysan yağışlarına baxmayaraq, torpağı bərkidən sərt otlarla örtülmüşdü. Lakin 1800-cü illərin sonu və 1900-cü illərinəvvəllərində bu ərazilərdə

Şəkil 37.4 Amerikada 1930-cu illərdə baş verən Toz Tufanından bir görüntü.



? *Bu toz buludlarının yaranmasına hansı torpaq horizontu töhfə vermişdir?*

məskunlaşan çox sayda ev sahibi buğda əkib mal-qara yetişdirməyə başladı. Torpaqların bu şəkildə istifadəsi onu küləklər tərəfindən eroziyaya məruz qoydu. Bir neçə il sürən quraqlıq isə problemi daha da çətinləşdirdi. 1930-cu illərdə "qara fırtınalarla" böyük miqdarda münbit torpaq sovrularaq, milyonlarla hektar əkin sahəsi yararsız hala gəldi **(Şəkil 37.4)**. Ən dağıdıcı toz fırtınalarından birində toz buludları şərqdən Çikaqoya qədər getmiş, burada torpaq qar kimi yerə yağmış və fəsadları hətta Atlantik okeanının sahillərinə qədər sirayət etmişdir. Toz Tufanı bölgəsindəki yüz minlərlə insan evlərini və torpaqlarını tərk etmək məcburiyyətində qalmışdır və bu hal John Steinbeck-in "Qəzəb Salxımı" romanında tarixin yaddaşına köçürülmüşdür.

Torpağın düzgün idarə edilməməsi bu günə qədər də böyük problem olaraq qalmaqdadır. Dünyanın əkin sahələrinin 30%-dən çoxunda kimyəvi çirklənmə,mineral çatışmazlığı, aşırı turşluq, şoranlıq və yetərsiz drenaj kimi səbəblərdən dolayı məhsuldarlıq aşağı düşmüşdür. Dünya əhalisi artdıqca qidaya tələbat artır. Torpağın keyfiyyəti kənd təsərrüfatı məhsuldarlığına mühüm təsir etdiyindən, torpaq resursları uzaqgörənliklə idarə olunmalıdır. Bu gün ən məhsuldar torpaqlar artıq əkinçilik üçün istifadə olunur. Buna görə də fermerlərin təsərrüfat üçün istifadə edə biləcəkləri yeni ərazilər yoxdur. Bu səbəbdən fermerlərin **dayanıqlı kənd təsərrüfatına**, yəni təbii resursların mühafizəsinə əsaslanan, ekoloji cəhətdən təhlükəsiz və qazanclı olan əkinçilik təcrübələrinə keçidi labüd olmalıdır. Dayanıqlı kənd təsərrüfatına suvarma və torpaq düzəlişlərindən düzgün istifadə edilmə, torpaq qatının şoranlaşma və eroziyadan qorunması və yararsız torpaqların bərpası daxildir.

Suvarma

Bitki böyüməsində məhdudlaşdırıcı amil çox vaxt su olur.

Şəkil 37.5 Qəfil torpaq çökməsi. Yeraltı sulardan suvarma üçün ifrat dərəcədə istifadə Floridada belə bir çökəkliyin yaranmasına səbəb olmuşdur.



Bəlkə də heç bir texnologiya suvarma qədər təsərrüfat məhsuldarlığını artırmamışdır. Bununla bərabər, suvarma şirin su ehtiyatlarının ən çox istifadə edildiyi yerdir. Dünyada bütün şirin su istifadəsinin 75%-i kənd təsərrüfatının payına düşür. Quraq bölgələrdən axan çox sayda çayın suyu suvarma üçün istifadə edildiyinə görə bu çaylarda suyun səviyyəsi kəskin azalıb. Lakin suvarma üçün istifadə olunan suyun əsas mənbəyi çaylar və göllər kimi yerüstü sular deyil, *akvifer* adlanan yeraltı su ehtiyatlarıdır. Dünyanın bəzi yerlərində suyun götürülmə sürəti su qatlarının təbii şəkildə dolma sürətindən yuxarıdır. Bunun nəticəsi isə, yer səthinin tədricən aşağı düşməsi və ya qəfil batması olan *torpaq çökməsidir* **(Şəkil 37.5)**. Torpaq çökməsi drenaj yollarını dəyişdirir, tikililərə ziyan vurur, yeraltı bulaqların itirilməsinə gətirib çıxarır və daşqın riskini artırır.

Xüsusən də, yeraltı sular vasitəsilə suvarma torpağın *şoranlaşmasına* - torpağa əkin üçün əlverişsiz dərəcədə böyük miqdarda duzun qatılmasına səbəb ola bilər. Suvarma suyunda həll olmuş duzlar suyun buxarlanması nəticəsində torpaqda toplanır və torpaq məhlulunun su potensialını daha mənfi hala gətirir. Torpaqdan köklərə yönələn su potensialı qradienti azalır və suyun qəbulu aşağı düşür (Şəkil 36.12).

Suyun böyük hissəsi buxarlandığı üçün suvarma növlərinin bir çoxu, o cümlədən, tarlaların su ilə doldurulması israfçılıq hesab olunur. Sudan səmərəli istifadə etmək üçün fermerlər torpaqlarının su tutma qabiliyyətini, bitkilərin suya olan ehtiyacını və bunlara uyğun suvarma texnologiyalarını öyrənib tətbiq etməlidirlər. Populyar texnologiyalardan biri olan *damcı suvarması*, suyun torpağa və bitkilərə birbaşa kök zonasında yerləşdirilmiş dəlikli plastik borulardan axıdılmasıdır. Damcı suvarma metodu daha az su sərf etdiyindən və şoranlaşmanı azaltdığından, əsasən, quraq ərazilərdəki təsərrüfatlarda istifadə olunur.

Gübrələmə

Təbii ekosistemlərdə mineral qida maddələri adətən heyvan tullantılarının emalı və humusun parçalanması ilə yenilənir. Ancaq kənd təsərrüfatı təbii proses deyil. Məsələn, yediyiniz kahı bir əkinçinin tarlasından əxz olunan mineralları özündə ehtiva edir. Qida tullantıları bədəndən çıxdıqdan sonra tərkibindəki minerallar ilkin mənbəyindən çox uzaqda torpağa qarışır. Beləliklə, hər yığımdan sonra fermerin tarlası qida maddələri baxımından daha da kasıblaşır. Qidalanmanın tükənməsi qlobal torpaq böhranının əsas səbəbidir. Fermerlər gübrələmə yolu ilə qida tükənməsinin qarşısını almağa məcburdurlar.

Bu gün sənayeləşmiş ölkələrin əksər fermerləri ya mədənlərdən alınan, ya da böyük enerji sərfiyyatlı proseslərlə əldə olunan minerallardan ibarət gübrələrdən istifadə edirlər. Bu gübrələr, adətən, azot (N), fosfor (P) və kalium (K) kimi mineral maddələri tükənmiş torpaqları ən çox çatışmayan maddələrlə zənginləşdirirlər. N-P-K nisbəti adlanan üç rəqəmli kodla etiketlənmiş

gübrələri görmüş ola bilərsiniz. Məsələn, "15–10–5" adlandırılan gübrə 15% N (ammonium və ya nitrat), 10% P (fosfat) və 5% K-dan (mineral kalium duzları) ibarət olur.

Peyin, balıq unu və kompost "üzvi" gübrələr adlanır, çünki bioloji mənşəlidirlər və parçalanan üzvi materialdan ibarətdirlər. Bitkilərin üzvi materialdan yararlanması üçün, əvvəlcə bu maddələr köklər tərəfindən udula bilən qeyri-üzvi maddələrə parçalanmalıdırlar. Bitkinin udduğu minerallar, üzvi gübrə və ya kimyəvi mənşəyindən asılı olmayaraq, eyni formada və təsirdə olur. Burada əsas fərqlərdən biri odur ki, üzvi gübrələr tərkibindəki mineralları torpağa tədricən buraxır, sənaye gübrələri isə torpağa dərhal qarışdığı halda, orada uzun müddət qalmır. Köklər tərəfindən udulmayan minerallar torpaqdan yağış suyu və ya suvarma yolu ilə yuyulurlar. Bu azmış kimi, minerallar axıb göllərə qarışanda yosun populyasiyalarında partlayışa gətirib çıxarır ki, bu da öz növbəsində, göldə oksigen səviyyəsinin düşməsinə və balıq populyasiyalarının məhvinə səbəb ola bilir.

Torpaq pH-nın Tənzimlənməsi

Torpaq pH-ı kation mübadiləsinə və mineralların kimyəvi formasına təsir göstərərək, mineralların əlçatanlığını müəyyən edir. Torpağın pH-ından asılı olaraq, müəyyən bir mineral torpağın gil hissəciklərinə çox sıx bağlandığından bitkinin uda bilmədiyi kimyəvi formada ola bilər. Bitkilərin əksəriyyəti bir qədər turş torpağa üstünlük verirlər, çünki yüksək H^+ qatılığı müsbət yüklü mineralları torpaq hissəciklərindən kənarlaşdıra və bitkinin onları udması üçün daha əlçatan edə bilər. Torpağın pH səviyyəsini tənzimləmək çətin məsələdir, çünki H^+ qatılığındakı dəyişiklik bir mineralı daha əlçatan edərkən, digərini daha az əlçatan edə bilər. Məsələn, pH 8-də bitkilər kalsiumu uda bilir, ancaq dəmirin udulması demək olar ki, mümkün deyil. Torpağın pH dəyəri əkilən bitkinin mineral ehtiyaclarına uyğun olmalıdır. Torpaq çox qələvidirsə, sulfat əlavə etmək pH səviyyəsini aşağı salacaq. Çox turş olan torpaq isə əhəng (kalsium karbonat və ya kalsium hidroksid) əlavə edilməklə tənzimlənə bilər.

Torpağın pH-ı 5-ə və daha aşağı düşdüyü zaman zəhərli alüminium ionları (Al^{3+}) torpaq məhlulunda daha çox həll olaraq, köklər tərəfindən udulur. Bu da kök sisteminin inkişafını dayandır və vacib bitki qidası olan kalsiumun udulmasının qarşısını alır. Bəzi bitkilər Al^{3+}-a bağlanaraq, onu zərərsiz hala gətirən üzvi anionlar ifraz etməklə yüksək Al^{3+} səviyyəsinin öhdəsindən gələ bilirlər. Buna baxmayaraq, aşağı torpaq pH-ı və Al^{3+} zəhərliliyi, xüsusilə də, böyüməkdə olan əhali üçün qida istehsalı tələbatının ən çox olduğu tropik bölgələrdə ciddi problemlər yaratmağa davam edir.

Eroziyanın Tənzimlənməsi

Toz Tufanında olduğu kimi, su və külək eroziyası da torpağın üst qatını böyük miqyasda süpürə bilər. Qida maddələri külək və axınlarla aparıldığı üçün, bu cür aşınmalar torpaqların yararsızlaşmasına səbəb olur. Eroziyanı məhdudlaşdırmaq məqsədi ilə əkinçilər, adətən, əkin ərazilərinin konturları boyu küləyin qarşısını alan ağac cərgələri, teraslarda yamac bitkiləri əkirlər **(Şəkil 37.6)**. Yonca və buğda kimi bitkilər torpaqda yaxşı örtük təşkil edir və onu, qarğıdalı kimi daha geniş aralıqlarla əkilən bitkilərdən, daha yaxşı qoruyurlar.

▼ Şəkil 37.6 Kontur becərməsi. Bu bitkilər təpə boyu yuxarıdan aşağıya yox, dairəvi cərgələr şəklində əkilmişdir. Kontur becərməsi sərt yağışlardan sonra su axınlarını və üst qatın eroziyasını yavaşlatmağa kömək edir.



Eroziyanı **laydırsız şumlama** kimi tanınan şumlama texnikası ilə də azaltmaq olur. Ənənəvi şumlama zamanı bütün sahə şumlanır və ya çevrilir. Bu təcrübə alaq otlarını idarə etməyə kömək etsə də, eyni zamanda, torpağı mexaniki aşınmadan qoruyan kök şəbəkəsini parçalayır və səth axınlarının artmasına, eroziyaya səbəb olur. Laydırsız şumlamada xüsusi kotan toxum və gübrə üçün dar şırımlar açır. Bu yolla, tarla daha az gübrə və torpağa minimal müdaxilə ilə əkilir.

Fitosağaltma

Zəhərli metallar və ya üzvi tullantılar torpağı və qrunt sularını çirkləndirdiyinə görə bəzi torpaq sahələri əkin üçün yararsız hala düşür. Ənənəvi olaraq, torpağın sağaldılması və ya çirklənmiş torpaqların detoksifikasiyası bir çox hallarda çirklənmiş torpağın poliqonda yığılıb saxlanması kimi qeyri-bioloji texnologiyalara əsaslansa da, bu üsullar baha başa gəlir və çox vaxt landşaftı zədələyir. Bəzi bitkilərin torpaq çirkləndiricilərini torpaqdan çıxartmaq və bədəninin müəyyən hissələrində cəmləşdirmək qabiliyyəti var. **Fitosağaltma** bu qabiliyyətdən istifadə etməklə, həmin bitki hissələrini daha təhlükəsiz şəkildə aradan qaldıran qeyri-dağıdıcı biotexnologiyadır. Məsələn, dağ qəpik-vəzərisi *(Thlaspi caerulescens)* tumurcuqlarında əksər bitkilərin dözə biləcəyindən 300 dəfə daha artıq sink toplaya bilir. Bitkilərin zoğlarını yığaraq sinki torpaqdan çıxarmaq mümkündür. Belə bitkilər polad əritmə zavodları tərəfindən, minalar və ya nüvə sınaqları ilə çirkləndirilmiş ərazilərin təmizlənməsi üçün çox faydalı ola bilərlər. Fitosağaltma prokariot və protistlərdən də istifadə edən, daha ümumi bir sahə olan biosağaltmanın bir növüdür (Başlıq 27.6 və 55.5).

Davamlı əkinçilik üçün torpaq mühafizəsinin

vacibliyini müzakirə etdik. Mineral qida maddələri torpağın münbitliyinə böyük töhfə verir, lakin ən vacib minerallar hansılardır və onlar bitkilərə niyə lazımdır? Bunlar növbəti hissənin mövzularıdır.

YOXLAMA 37.1

1. "Yaxşı şeyin artıqlığı" ifadəsini bitkilərin suvarılması və gübrələnməsinə necə şamil etmək olar? Cavabınızı izah edin.
2. Bəzi qazon biçənlər biçini toplayır. Bu texnologiya bitki qida lanmasına necə təsir edə bilər?
3. **ƏGƏR ➤** [Loam]lı torpaqlara gil əlavə etmək kation mübadiləsi və su saxlama qabiliyyətinə necə təsir edir? Cavabınızı izah edin.
4. **ƏLAQƏ QUR ➤** Torpağın əmələgəlməsində suyun xassələrinin verdiyi üç töhfəni təsvir edin. Başlıq 3.2-yə nəzər salın.

BAŞLIQ 37.2

Bitki kökləri torpaqdan zəruri elementləri udur

Su, hava və torpaqdakı minerallar bitkinin böyüməsinə töhfə verir. Bitkidəki su tərkibini ölçmək üçün qurudulmadan əvvəl və sonrakı kütləni müqayisə etmək olar. Adətən, bir bitkinin təzə kütləsinin 80-90%-i sudan ibarətdir. Qalan quru kütlənin 96%-i fotosintez nəticəsində əmələ gələn sellüloz və nişasta kimi karbohidratlardan ibarətdir. Buna görə də, karbohidrat komponentləri - karbon, oksigen və hidrogen - qurudulmuş bitki kütləsində ən çox rast gəlinən elementlərdir. Torpaqdan alınan qeyri-üzvi maddələr bitkinin yaşaması üçün vacib olsalar da, onun quru kütləsinin yalnız 4%-ni təşkil edirlər.

Zəruri Elementlər

Bitkilərdəki qeyri-üzvi maddələrin tərkibində 50-dən çox kimyəvi element var. Bitkilərin kimyəvi tərkibini öyrənərkən, zəruri olan elementləri digərlərindən fərqləndirməliyik. Hər hansı bir kimyəvi element bitkinin yalnız həyat dövrəsini tamamlaması və çoxalması üçün lazım olduqda, **zəruri element** hesab olunur.

Hansı kimyəvi elementlərin zəruri olduğunu müəyyən etmək üçün, tədqiqatçılar bitkilərin torpaq əvəzinə mineral məhlullarda əkildiyi **hidroponik kulturadan** istifadə edirlər **(Şəkil 37.7)**. Bu cür tədqiqatlar bütün bitkilər üçün lazım olan 17 zəruri elementi müəyyən etməyə kömək etmişdir. Hidroponik kulturadan kiçik miqyasda bəzi istixana bitkilərini yetişdirmək üçün də istifadə olunur.

Doqquz zəruri elementə **makroqidalar** deyilir ki, bitkilərin onlara nisbətən böyük miqdarda ehtiyacı var. Bunlardan altısı bitki strukturunu meydana gətirən üzvi birləşmələrin əsas komponentləridir: karbon, oksigen, hidrogen, azot, fosfor və kükürd. Digər üç makroqida isə kalium, kalsium və maqneziumdur. Bütün mineral qida maddələri arasında bitki böyüməsi və məhsuldarlığına ən çox töhfə verəni azotdur. Bitkilər zülalların, nuklein turşularının, xlorofilin və digər vacib üzvi molekulların tərkib hissəsi olaraq, azot tələb edir. **Cədvəl 37.1**-də makroqidaların funksiyalarının xülasəsi verilmişdir.

Digər zəruri elementlərə **mikroqidalar** deyilir, çünki bitkilərin bunlara daha az miqdarda ehtiyacı var. Bunlar xlor, dəmir, manqan, bor, sink, mis, nikel və molibdendir. Natrium, fotosintezin C_4 və ya CAM yollarını istifadə edən bitkilər üçün doqquzuncu vacib mikroqidadır ki, (Başlıq 10.4) o da iki növ karbon fiksasiyası üçün istifadə olunan CO_2 qəbuledicisinin (fosfoenolpirüvatın) bərpası üçün lazımdır.

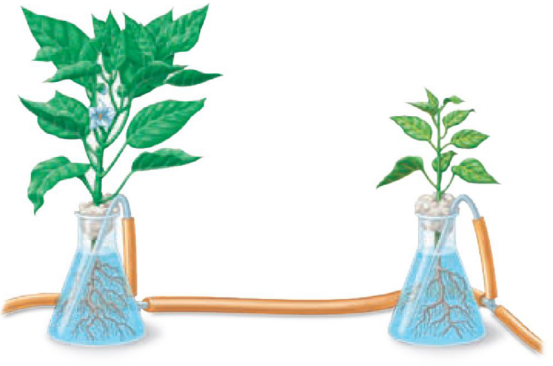
Bitkilərdə mikroqidalar, əsasən, kofaktorlar, yəni enzim reaksiyalarında köməkçi qeyri-protein rolunu oynayırlar (Başlıq 8.4). Məsələn, xloroplast və mitokondri elektron nəqliyyat zəncirlərindəki proteinlərdən olan sitoxromların tərkibində dəmir olur. Mikroqidalar, ümumiyyətlə, bitkilərin yalnız kiçik miqdarda ehiyac duyduğu katalitik rol oynayırlar. Məsələn, bitkilərin

▼ Şəkil 37.7

Tədqiqat Metodu Hidroponik Kultura

Tətbiq Hidroponik kulturada bitkilər torpaq əvəzinə mineral məhlulunda yetişdirilir. Hidroponik kulturanı, həm də bitkilər üçün zəruri elementləri təyin etmək məqsədi ilə də istifadə edirlər.

Texnika Bitki köklərini mineral tərkibi bilinən və havalandırılan məhlula batırırlar. Suyun havalandırılması kökləri hüceyrə tənəffüsü üçün oksigenlə təmin edir. (Qeyd: Yosunların böyüməsinin qarşısını almaq üçün kolbalar, adətən qeyri-şəffaf olur.) Dəmir kimi bir mineralı məhlulun tərkibindən çıxararaq, onun zəruri olub-olmadığını öyrənmək olar.



Kontrol: Bütün mineralları özündə ehtiva edən məhlul

Təcrübə: Dəmirsiz Məhlul

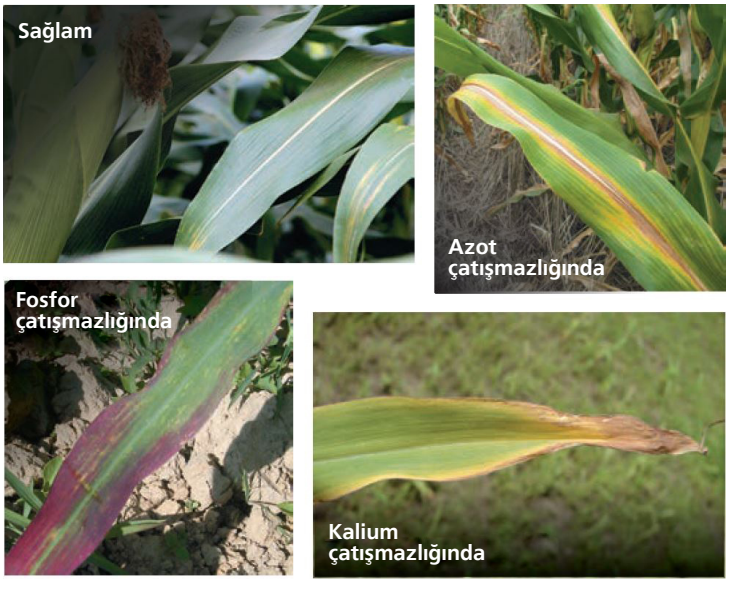
Nəticələr Çıxarılmış mineral zəruridirsə, mineral çatışmazlığı simptomları məsələn, böyümənin zəifləməsi və yarpaq rənginin qaçması əmələ gəlir. Bu halda bitki öz həyat dövrəsini başa vura bilmir. Fərqli elementlərin çatışmazlığı fərqli formalarda özünü biruzə verə bilər və bu müxtəliflik torpaqda hansı mineralın çatışmadığını təyin etməyə kömək edir.

Cədvəl 37.1 Bitkilərdə Makroqidalar

Element (Bitkilər Tərəfindən Udulan Forması)	Quru Toxumada Kütləsi (% ilə)	Əsas Funksiyaları	Çatışmazlığının Görünən Erkən Simptomları
Makroqidalar			
Karbon (CO_2)	45%	Bitkidəki üzvi birləşmələrin əsas komponenti	Zəif böyümə
Oksigen (CO_2)	45%	Bitkidəki üzvi birləşmələrin əsas komponenti	Zəif böyümə
Hidrogen (H_2O)	6%	Bitkidəki üzvi birləşmələrin əsas komponenti	Büzüşmə, zəif böyümə
Azot (NO_3^-, NH_4^+)	1.5%	Nuklein turşuları, protein və xlorofilin komponenti	Qoca yarpaqların uclarında xlorozis (ifrat dərəcədə əkilmiş və ya üzvi materialı kasad olan torpaqlarda tez-tez rast gəlinir)
Kalium (K^+)	1%	Bir çox enzimin kofaktoru; su taralığında iştirak edən əsas həllolan; stomaların işləyişi	Qoca yarpaqların ləkələnməsi, yarpaq kənarlarının quruması; zəif gövdələr; zəif inkişaf etmiş köklər (turş və ya qumlu torpaqlarda tez-tez rast gəlinir)
Kalsium (Ca^{2+})	0.5%	Orta lamel və hüceyrə divarlarının vacib komponenti; membran qoruma funksiyası; siqnalötürmə	Cavan yarpaqların qırışması; təpə tumurcuqlarının məhvi (turş və ya qumlu torpaqlarda tez-tez rast gəlinir)
Maqnezium (Mg^{2+})	0.2%	Xlorofilin tərkib hissəsi; bir çox enzimin kofaktoru	Qoca yarpaqlarda damarlar arasında xlorozis (turş və ya qumlu torpaqlarda tez-tez rast gəlinir)
Fosfor ($H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-})	0.2%	Nuklein turşuları, fosfolipidlər və ATP-nin tərkib hissəsi	Sağlam görünüş lakin çox yavaş böyümə; nazik gövdələr; damarların bənövşəyiləşməsi; zəif çiçəkləmə və meyvələmə (nəm, turş və ya soyuq torpaqlarda tez-tez rast gəlinir)
Kükürd (SO_4^{2-})	0.1%	Proteinlərin tərkib hissəsi	Cavan yarpaqlarda ümumi xlorozis (qumlu və ya qumsal nəm torpaqlarda tez-tez rast gəlinir)

ƏLAƏQ QUR ➤ *Bitkinin quru kütləsindəki oksigenin böyük hissəsinin mənbəyi nəyə görə O_2 yox, CO_2-dir? Başlıq 10.1-ə nəzər salın.*

▼ Şəkil 37.8 Qarğıdalı bitkisinin timsalında ən çox rast gəlinən mineral çatışmazlıqları. Mineral çatışmazlığı simptomları növdən növə dəyişə bilər. Qarğıdalıda azot çatışmazlığı yarpaq uclarından başlayaraq, mərkəz xətti boyunca aşağı doğru gedən saralma şəklində özünü biruzə verir. Fosfor çatışmazlığı olan qarğıdalı bitkisinin, əsasən, cavan yarpaqlarında kənarların bənövşəyi rəng alması müşahidə olunur. Kalium çatışmazlığı isə qoca yarpaqların uclarında və kənarlarında "yanma" və ya qurumaya gətirib çıxarır.



molibden tələbi o qədər cüzidir ki, qurudulmuş bitki kütləsindəki hər 60 milyon hidrogen atom qarşılığında bu nadir elementdən yalnız bir atom ola bilir. Buna baxmayaraq, molibden və ya başqa bir mikroqidanın çatışmazlığı bitkini zəiflədə və ya məhv edə bilər.

Mineral Çatışmazlığı Simptomları

Çatışmazlığın əlamətləri, müəyyən qədər, mineralın qida olaraq, həyata keçirdiyi funksiyasından asılıdır. Məsələn, xlorofilin tərkib hissəsi olan maqneziumun çatışmazlığı xloroza, yəni yarpaqların saralmasına səbəb olur. Bəzi hallarda çatışmazlıqla onun simptomları arasındakı əlaqə daha dolayı olur. Məsələn, xlorofilin tərkibində dəmir olmasa da, dəmir çatışmazlığı xloroza səbəb ola bilər, çünki xlorofil sintezinin fermentativ mərhələsində dəmir ionları kofaktor kimi istifadə olunur.

Mineral çatışmazlığı əlamətləri təkcə qidanın bitkinin inkişafındakı rolundan deyil, həm də onun bitki daxilindəki hərəkətliliyindən asılıdır. Bir qida sərbəst hərəkət edirsə, çatışmazlığın simptomları ilk növbədə yaşlı orqanlarda meydana çıxır, çünki kasad olan qidaların çoxu gənc, böyüyən toxumalarda istifadə olunur. Məsələn, maqnezium nisbətən hərəkətlidir və əsasən, gənc yarpaqlara ötürülür. Buna görə də maqnezium

çatışmazlığı olan bir bitkidə xloroz əlamətləri öncə köhnə yarpaqlarda özünü biruzə verir. Bunun əksinə, nisbətən hərəkətsiz bir mineralın çatışmazlığı isə əvvəlcə bitkinin gənc hissələrinə təsir edir, yaşlı toxumalarda isə, qısamüddətli dövrdə saxlana biləcək miqdarda ola bilir. Məsələn, dəmir bitkinin daxilində sərbəst hərəkət etmir və dəmir çatışmazlığı yaşlı yarpaqlara hər hansı bir təsir etməzdən əvvəl, gənc yarpaqların saralmasına səbəb olur. Bitkinin mineral tələbatı ilin vaxtı və bitkinin yaşı ilə də dəyişə bilir. Məsələn, gənc fidanlar nadir hallarda mineral çatışmazlığı əlamətləri göstərir, çünki mineral tələbatları, əsasən, toxumların özlərində saxlanılan ehtiyatlardan azad olunan minerallar tərəfindən qarşılanır.

Mineral çatışmazlığının əlamətləri növdən növə dəyişə bilər, lakin müəyyən bir bitkidə diaqnoza kömək edəcək qədər sabitdir. **Şəkil 37.8**-də qarğıdalı yarpaqlarının nümunəsində göründüyü kimi, fosfor, kalium və azot çatışmazlıqları ən çox rast gəlinən mineral çatışmazlığı növləridir. **Elmi Bacarıq Məşğələsində** portağal ağacı yarpaqlarında mineral çatışmazlığı diaqnozunu təcrübə edə bilərsiniz. Mikroqida çatışmazlığı makroqida çatışmazlığından daha nadirdir və daha çox torpaq tərkibindəki fərqlər üzündən müəyyən coğrafi bölgələrdə rast gəlinir. Diaqnozu təsdiqləməyin bir yolu bitki və ya torpağın mineral tərkibini analiz etməkdir. Mineral çatışmazlığını düzəltmək üçün lazım olan hər hansı bir mikroqida miqdarı çox vaxt cüzi olur. Məsələn, meyvə ağaclarındakı sink çatışmazlığı hər ağacın gövdəsinə bir neçə sink mıx vurmaqla müalicə edilə bilər. Lakin dozanın düzgün təyin edilməsi vacibdir, çünki mikroqida və ya makroqidanın normadan artıq dozası zərərli və ya zəhərli ola bilər. Məsələn, azotun çoxluğu pomidorda yaxşı meyvə istehsalı yerinə gövdənin böyüməsinə səbəb ola bilər.

Genetik Dəyişdirmə ilə Bitki Qidalanmasının Yaxşılaşdırılması

Bitki bəslənməsini müzakirə edərkən, bura qədər, torpaq şəraitini məhsula uyğunlaşdırmaq üçün əkinçilərin suvarma, gübrələmə və digər vasitələrdən necə istifadə etdiyindən bəhs etdik. Bu yanaşmanın əksi isə, bitkilərin özlərini torpağa daha yaxşı uyğunlaşdırmaq üçün genetik mühəndislikdən istifadə etməkdir. Burada bitki qidalanması və gübrə istifadəsini yaxşılaşdıran iki gen mühəndisliyi nümunəsinə nəzər salacağıq.

Alüminium toksikliyinə qarşı müqavimət

Turş mühitli torpaqlarda alüminium bitki köklərini zədələyir və məhsuldarlığı azaldır. Alüminium müqavimətinin əsas mexanizmi köklər tərəfindən üzvi turşuların (məsələn, alma və limon turşusu) ifrazıdır. Turşu molekulları sərbəst alüminium ionları ilə birləşərək, torpağın tərkibindəki alüminium səviyyəsini aşağı salır. Alimlər tütün və papaya bitkilərinin genomuna bir bakteriyadan alınan sitrat sintaz genini daxil edərək onları

ELMİ BACARIQ MƏŞĞƏLƏSİ

Müşahidələr aparmaq

Bu Bitki Hansı Mineralın Çatışmazlığını Nümayiş Etdirir?
Əkinçilər, adətən, məhsullarındakı mineral çatışmazlığını yarpaqlarda yaranan əlamətlərə məsələn, xlorozisə (saralma), bəzi yarpaqların məhv olmasına, rəngin qaçmasına, qırışmaya, yanmaya, ölçüdə və ya teksturadakı dəyişmələrə əsasən təyin edirlər. Bu məşğələdə mineral çatışmazlığı haqda mətndən və Cədvəl 37.1-dən öyrəndiklərinizə əsaslanaraq, bitkinin yarpaqlarını müşahidə etməklə bitkidə hansı mineral çatışmazlığı olduğunu təyin edəcəksiniz.

Data Mineral çatışmazlığı əlamətləri nümayiş etdirən portağal ağacının yarpaqlarının fotosu bu məşğələ üçün istifadə edəcəyiniz data olacaq.



DATANI ŞƏRH EDİN

1. Cavan yarpaqlar, görünüş baxımından, qoca yarpaqlardan nə ilə fərqlənir?
2. Şəkildə ən gözəçarpan mineral çatışmazlığı hansıdır? Çatışmazlıqları bu əlamətə gətirib çıxaran üç qida maddəsi deyin. Əlamətin ortaya çıxdığı bölgələri nəzərə alsaq, bu qidalardan hansını siyahıdan çıxarmaq olar və niyə? Bölgələr digər iki qida haqda nə söyləməyə əsas verir?
3. Torpağın humus baxımından kasad olduğunu bilmək, bu çatışmazlığın səbəbi ilə bağlı irəli sürdüyünüz hipotezinizə necə təsir edər?

dəyişdirmişlər. Nəticədə yaranan bitkilərdəki yüksək miqdarda limon turşusu istehsalı alüminium əleyhinə müqaviməti artırmışdır.

Ağıllı Bitkilər

Kənd təsərrüfatı tədqiqatçıları gübrə istifadəsini azaltmaqla məhsuldarlığın qorunması yollarını inkişaf etdirirlər. Bu istiqamətdəki yanaşmalardan biri, qida çatışmazlığı yaxınlaşdıqda, ola biləcək ziyan baş verməmişdən əvvəl siqnal verən "ağıllı" bitkilərin genetik olaraq hazırlanmasını özündə ehtiva edir. Ağıllı bir bitki növü, bitki toxumalarında fosfor azalmağa başlayanda RNA polimeraza (transkripsiya enzimi) daha asan

bağlanan bir promoterden (genin transkripsiyasının haradan başladığını təyin edən DNA ardıcıllığı) istifadə edir. Bu promoter yarpaq hüceyrələrində açıq mavi piqmentin yaranmasına səbəb olan "xəbərçi" genlə əlaqələnmiş olur **(Şəkil 37.9)**. Bu ağıllı bitkilərin yarpaqları mavi ton aldıqda, əkinçi fosfor tərkibli gübrə əlavə etməyin vaxtı gəldiyini bilir.

İndiyə qədər öyrəndiniz ki, güclü bitki inkişafını təmin etmək üçün torpaq mineral qida ilə kifayət qədər təchiz olunmalı, kifayət qədər havalanmalı, yaxşı su saxlama qabiliyyətinə, aşağı duzluluq və neytrala yaxın pH-a malik olmalıdır. Eyni zamanda, minerallar və digər kimyəvi maddələr zəhərli dozalarda olmamalıdır. Torpağın bu fiziki və kimyəvi xüsusiyyətləri mövzunun sadəcə bir hissəsidir: torpağın canlı hissəsini də nəzərə almalıyıq.

YOXLAMA 37.2

1. Bəzi zəruri elementlər digərlərindən daha vacibdirlərmi? Cavabınızı izah edin.
2. **ƏGƏR ➤** Bir element bitkinin böyümə sürətini artırırsa, ona zəruri element demək olarmı?
3. **ƏLAQƏ QUR ➤** Şəkil 9.17-ə əsaslanaraq, hidroponik yetişən bitkilərin kifayət qədər havalanmadıqları təqdirdə, nəyə görə daha yavaş böyüyəcəyini izah edin.

BAŞLIQ 37.3

Bitki qidalanması çox vaxt digər orqanizmlərlə münasibətləri əhatə edir

İndiyə qədər bitkiləri torpaq resurslarının istismarçısı kimi təqdim etsək də, bitkilərlə torpaq qarşılıqlı əlaqəyə sahibdirlər. Ölü bitkilər torpaqda yaşayan bakteriya və göbələklərə tələb olunan enerjinin böyük hissəsini təmin edirlər. Bu orqanizmlərin bir çoxu canlı köklərin əmələ gətirdiyi şəkər və digər zəngin ifrazatlardan da faydalanırlar. Eyni zamanda, bitkilər də torpaqda yaşayan bakteriya və göbələklərlə qarşılıqlı olaraq faydalanırlar. **Şəkil 37.10**-da göstərildiyi kimi, aləmlər və domenlər arasında qarşılıqlı faydalı münasibətlər təbiətdə nadir deyil. Lakin bunlar bitkilər üçün xüsusi əhəmiyyət daşıyır. Bitkilərlə torpaqdakı bakteriya və göbələklər arasındakı bəzi mutualizmləri, həmçinin, bitki qidalanmasının daha qeyri-adi, qeyri-mutualist formalarını araşdıracağıq.

Bakteriyalar və Bitkilərin Qidalanması

Bitki qidalanmasında müxtəlif növ torpaq bakteriyaları rol oynayır. Onların bəziləri bitki kökləri ilə qarşılıqlı faydalı kimyəvi mübadilə aparırlar. Digərləri üzvi materialların parçalanmasını və qida maddələrinin əlçatanlığını artırır.

Rizobakteriyalar

Rizobakteriyalar ya bilavasitə bitki kökləri ilə birlikdə, ya da torpağın köklərə yaxın yerlərində, **rizosfer** adlanan ərazilərdə yaşayan bakteriyalardır. Bir çox rizobakteriya bitki kökləri ilə qarşılıqlı faydalı əməkdaşlıqlar nümayış etdirir. Rizobakteriyalar bitki hüceyrələri tərəfindən ifraz olunan şəkər, amin turşuları və üzvi turşular kimi qidalardan asılıdırlar. Bitki mənşəli fotosintez istehsalının 20%-ə qədəri bu mürəkkəb bakteriya icmalarına yanacaq vermək üçün istifadə edilə bilər. Bunun müqabilində bitkilər bu qarşılıqlı əlaqələrdən çox faydalanırlar. Bəzi rizobakteriyalar kökləri xəstəliklərdən qoruyan antibiotiklər istehsal edirlər. Bəziləri də zəhərli metalları mənimsəyir və ya qida maddələrini köklərə daha əlçatan edirlər. Digərləri isə qaz halındakı azotu bitki tərəfindən istifadəyə yararlı hala gətirir və ya bitki böyüməsini stimullaşdıran kimyəvi maddələr ifraz edir. Toxumların bitki böyüməsini təşviq edən rizobakteriyalar ilə peyvənd edilməsi məhsuldarlığı artırmaqla, gübrə və pestisidlərə olan ehtiyacı azalda bilər.

Bəzi rizobakteriyalar rizosferdə sərbəst yaşasa da, digər rizobakteriyalar bitki daxilindəki hüceyrələrin arasında yaşayan **endofitlərdir**. Həm endofit bakteriyaların işğal etdiyi hüceyrələrarası boşluqlar, həm də rizosfer, özündə ətrafdakı torpaqdan fərqlənən, kök ifrazatları və bakterial məhsullardan ibarət özünəməxsus və mürəkkəb bir kokteyli ehtiva edir. Bu yaxınlarda aparılan metagenomik bir araşdırma göstərmişdir ki, endofitik və rizosferdə yaşayan bakteriya icmalarının tərkibləri eyni olmur **(Şəkil 37.11)**. Köklərin həm daxilində, həm də ətrafında yaşayan bakteriya növlərinin daha dərin tədqiqatı kənd təsərrüfatında böyük sıçrayışlara səbəb ola bilər.

Azot Dövranındakı Bakteriyalar

Proteinləri və nuklein turşularını sintez etmək üçün çox miqdarda azot tələb olunduğundan, heç bir mineral çatışmazlığı bitki böyüməsini azot çatışmazlığından daha çox məhdudlaşdırmır. Bitkilərin istifadə edə bildiyi azot NO_3^- və NH_4^+ formasında olur. Torpaqdakı azotun bir hissəsi süxurların aşınmasından yaranır, bir hissəsi isə şimşək zamanı havada hasil olan NO_3^--ün yağışla torpağa qarışmasından gəlir. Lakin bitkilər üçün əlçatan olan azotun böyük hissəsi bakteriyaların fəaliyyətindən qaynaqlanır **(Şəkil 37.12)**. Bu fəaliyyət **azot dövranının** bir hissəsidir; bu dövranda bəzi azotlu maddələr torpaq və havadan canlılar üçün əlverişli formaya keçir, onlar tərəfindən istifadə olunur və daha sonra torpağa və yaxud havaya geri qaytarılır (Şəkil 55.14).Bitkilər, adətən azotu NO_3^- (nitrat) şəklində əldə edirlər. Torpaqdakı NO_3^-, əsasən, ammonyakın (NH_3) nitritə (NO_2^-) oksidləşməsindən və NO_2^- -nin NO_3^--ə oksidləşməsindən ibarət *azotlama* adlı ikipilləli proses nəticəsində meydana gəlir. Şəkil 37.12-nin alt hissəsində göstərildiyi kimi, hər addımda müxtəlif növ *azotlayıcı bakteriyalar* iştirak edir. Köklər NO_3^--ü uddüqdan sonra bir bitki enzimi onu yenidən NH_4^+ formasına qaytarır, başqa enzimlər isə NH_4^+-ü aminturşu

Şəkil 37.10 ƏLAQƏ QUR

Aləmlər və Domenlər Arasında Mutualizm

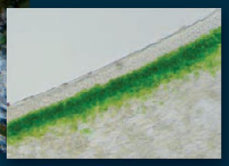
Zəhərli balıqların bəzi növləri zəhərlərini özləri istehsal etmir. Bu necə ola bilər? Bəzi qarışqa növləri yarpaqları çeynəsələr də, onları yemirlər. Niyə? Sualların cavabları heyrətamiz mutualizmlərdə, yəni iki növ arasında yaranan və hər birinin digərini onun üçün faydalı olan maddələrlə təmin etdiyi əlaqələrdədir (Başlıq 54.1) Mutualizm bəzən eyni aləmə mənsub iki növ məsələn, iki heyvan növü arasında baş verir. Buradakı örnəklərdə isə fərqli aləm və domenlərin növləri bir araya gəlir.

Göbələk–Bakteriya

Şibyə göbələk və fotosintetik ortağın yaratdığı mutualistik əməkdaşlıqdır. Peltigera şibyəsində fotosintetik ortaq birsiyanobakteriya növüdür. Siyanobakteriya karbohidrat istehsalına, göbələk isə bərkitmə, qoruma, mineral və su məsələlərinə məsuldur. (Şəkil 31.22.)



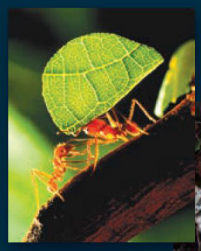
Peltigera şibyəsi



Peltigera şibyəsinin uzununa kəsiyində göbələk qatları arasında yerləşən fotosintetik bakteriyanın görüntüsü.

Heyvan–Göbələk

Yarpaqbiçən qarışqalar yarpaqları toplayaraq yuvalarına daşıyırlar, amma özləri yemirlər. Gətirilən yarpaqlarla bir göbələk növü qidalanır, qarışqalar isə yetişdirdikləri göbələyin bir hissəsini yeyirlər.



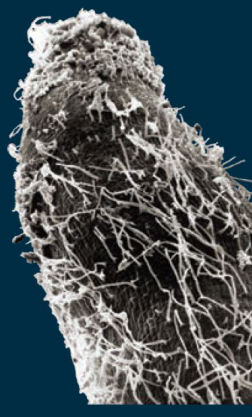
Yarpaqbiçən qarışqalar yuvaya yarpaq gətirirlər



Qarışqalar yuvadakı göbələk bağına qulluq edirlər

Bitki–Göbələk

Bir çox bitki növündə kök və göbələklər arasında mutualistik əlaqə olan mikorizalar olur. Göbələk köklərdən karbohidratlar əldə edir. Hif adlanan liflərin sıx şəbəkəsi olan göbələk mitselisi, bunun əvəzində, köklər tərəfindən su və mineralların qəbulu üçün səth sahəsini artırır. (Şəkil 31.4.)



Sorqo bitkisinin kökündə böyüyən göbələk (SEM)

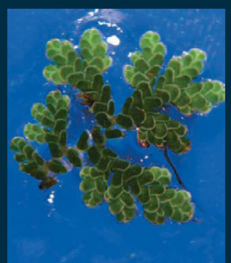
Heyvan–Bakteriya



Fuqu balığından hazırlanan yemək öldürücü ola bilər. Fuqunun bir çox növünün daxili orqanlarında, xüsusilə də, qaraciyər, yumurtalıq və bağırsaqlarında sinir zəhəri olan tetrodotoksinin öldürücü dozası olur. Buna görə də, xüsusi təlim görmüş aşbazlar bu zəhərli hissələri çıxartmalıdırlar. Tetrodotoksin balıqla mutualistik formada yaşayan bakteriya (müxtəlif *Vibrio* növləri) tərəfindən istehsal olunur. Bu əlaqə nəticəsində balıq güclü kimyəvi müdafiə qazanarkən, bakteriya qida baxımından bol, rəqabətin aşağı olduğu mühitdə yaşayır.

Bitki–Bakteriya

Üzən su qıjısı *Azolla* yarpaqlarındakı hava boşluqlarında yaşayan azot-tutucu siyanobakteriyanı karbohidratlarla təmin edir. Bunun əvəzində qıjı siyanobakteriyadan azot əldə edir. (Başlıq 27.5)



Üzən qıjı *Azolla*

Bitki–Heyvan

Acacia bitkisinin bəzi növlərində bitkinin içiboş tikanlarında yaşayan qarışqalar onu yırtıcılardan və rəqiblərdən qoruyur. Bitki isə əvəzində qarışqalara yarpaq uclarında proteinlə zəngin struktur və karbohidratla zəngin nektar təqdim edir. (Şəkil 54.8.)



Qoruyucu qarışqalar *Acacia* bitkisindəki proteinlə zəngin strukturları toplayır

ƏLAQƏ QUR ➤ *Mutualizmin daha üç örnəyini verin. (Şəkil 27.9, Şəkil 38.4 və Başlıq 41.4.)*

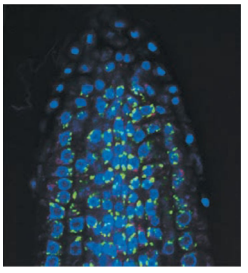
Şəkil 37.11

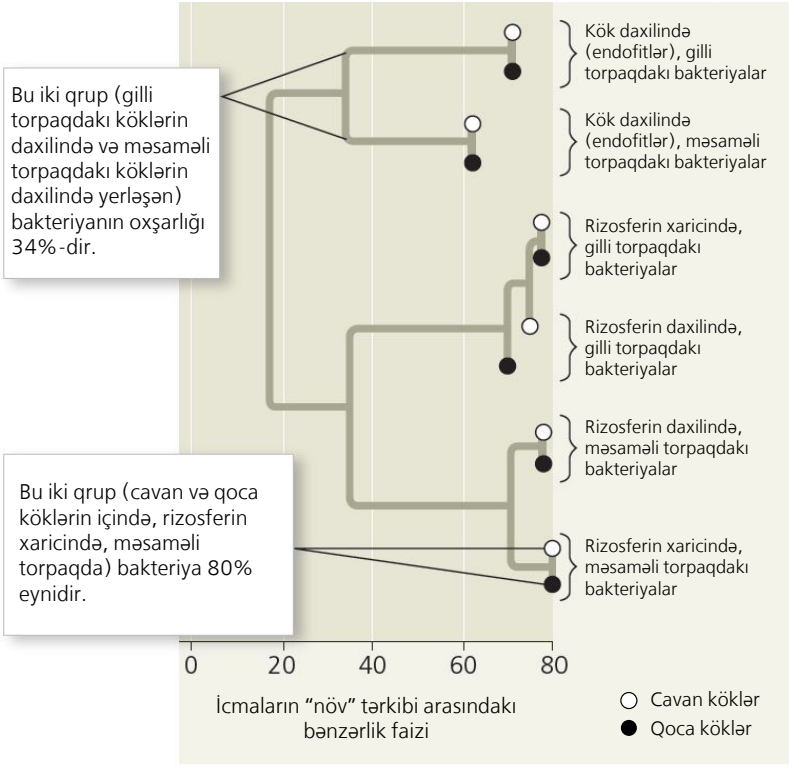
Tədqiqat Köklərin içində və çölündəki bakteriya icmalarının tərkibi nə qədər dəyişkəndir?

Təcrübə Köklərin daxilində və yaxın xaricindəki bakteriya icmalarının bitki böyüməsinə kömək etdiyi bilinir. Bu bakteriya icmalarının verdiyi faydanı artırmaq məqsədilə təsərrüfat strategiyaları hazırlayarkən, bu icmaların nə qədər kompleks olduğunu və hansı faktorların onların tərkibinə təsir etdiyini öyrənmək lazımdır. Bu bakteriya icmalarının öyrənilməsi ilə bağlı əsas problem ondan ibarətdir ki, təkcə bir ovuc torpaqda 10 000 növə qədər bakteriya mövcuddur və bu rəqəm indiyədək qeydə alınmış bakteriya növlərinin sayından çoxdur. Hər növü ayrıca kulturada böyüdüb, taksonomik açardan istifadə etməklə, onları müəyyən etmək mümkün deyil; burada molekulyar yanaşmaya ehtiyac var.

Jeffery Dangle və həmkarları müxtəlif nümunələrdəki bakteriya "növlərinin" sayını *metagenomika* adlı metod ilə təxmin etmişlər (Başlıq 21.1). Onların tədqiq etdikləri icma nümunələri məskunlaşma yerinə (endofitik, rizosferik və ya rizosfer xaricində), torpaq növünə (gilli və ya məsaməli) və əlaqədə olduqları kök sisteminin inkişaf mərhələsinə (qoca və ya cavan) görə dəyişir. Hər nümunədən alınan DNT saflaşdırılmış və daha sonra 16S ribozomal RNT subvahidini kodlayan DNT bölgəsi polimeraz zəncir reaksiyası (PZR) ilə çoxaldılmışdır. Hər nümunədə DNT ardıcıllığının minlərlə çeşidi müşahidə olunmuşdur. Bunun ardından tədqiqatçılar bir-birilə 97%-dən daha artıq bənzərlik göstərən ardıcıllıqları "taksonomik vahidlərə" və ya "növlərə" toplamışlar. (*Növ* sözünün dırnaq içində olmasının səbəbi odur ki, bir genin 97% bənzərlik göstərməsi növ anlayışının heç bir tərifində keçmir.) Tədqiqatçılar hər icmadakı "növləri" təyin etdikdən sonra, icmalarda rast gəlinən ortaq bakteriya "növlərinin" faizini göstərən ağac diaqramı quraşdırmışlar.

Kök səthində bakteriyalar (yaşıl) (fluoresent LM)





Data mənbəyi D.S. Lundberg et al., Defining the core Arabidopsis thaliana rootmicrobiome, *Nature* 488:86–94 (2012).

DATANI ŞƏRH ET ➤ (a) Üç icma yerlərindən hansı digər ikisindən ən çox fərqlənir? **(b)** Bakteriya icmalarının "növ" tərkibinə göstərdiyi təsirlərə uyğun olaraq, üç dəyişəni (icmanın yeri, köklərin inkişaf mərhələsi, torpaq növü) ardıcıllıqla sıralayın.

Nəticələr Bu ağac diaqramı bakteriya icmalarının oxşarlıqlarını daha detallı şəkildə təsbit edir. İki izahedici etiket diaqramı necə şərh etməli olduğunuzun örnəyini verir.

Yekun nəticə Bakteriya icmalarının "növ" tərkibi köklərin içində və ya çölündə olmaqdan və torpaq növündən çox asılıdır.

və digər üzvi birləşmələrin tərkibinə qatır. Bitki növlərinin əksəriyyəti azotu köklərdən zoğlara ksilema vasitəsilə NO_3^- şəklində və ya köklərdə sintez olunan üzvi birləşmələr formasında ötürür. Torpaqdakı, xüsusi ilə də anaerob torpaqlarda azotun bir hissəsi azotsuzlaşdırıcı bakteriyalar vasitəsilə NO_3^--dən N_2-yə çevrilərək atmosferə itirilir.

Şəkildə 37.12-də solda göstərildiyi kimi, NO_3^--ə əlavə olaraq, bitkilər azotu iki proses vasitəsilə NH_4^+ (ammonium) şəklində də əldə edə bilirlər. Bir prosesdə *azot-tutucu bakteriyalar* qaz formasındakı azotu (N_2) NH^3-ə çevirir və sonra torpaq məhlulundan əlavə bir H^+ da qəbul edərək NH_4^+ əmələ gətirir. Ammonifikasiya adlanan digər prosesdə isə çürüdücülər ölü materialdakı üzvi azotu NH_4^+-ə çevirirlər.

Azot-Tutucu Bakteriyalar: Yaxından Baxış

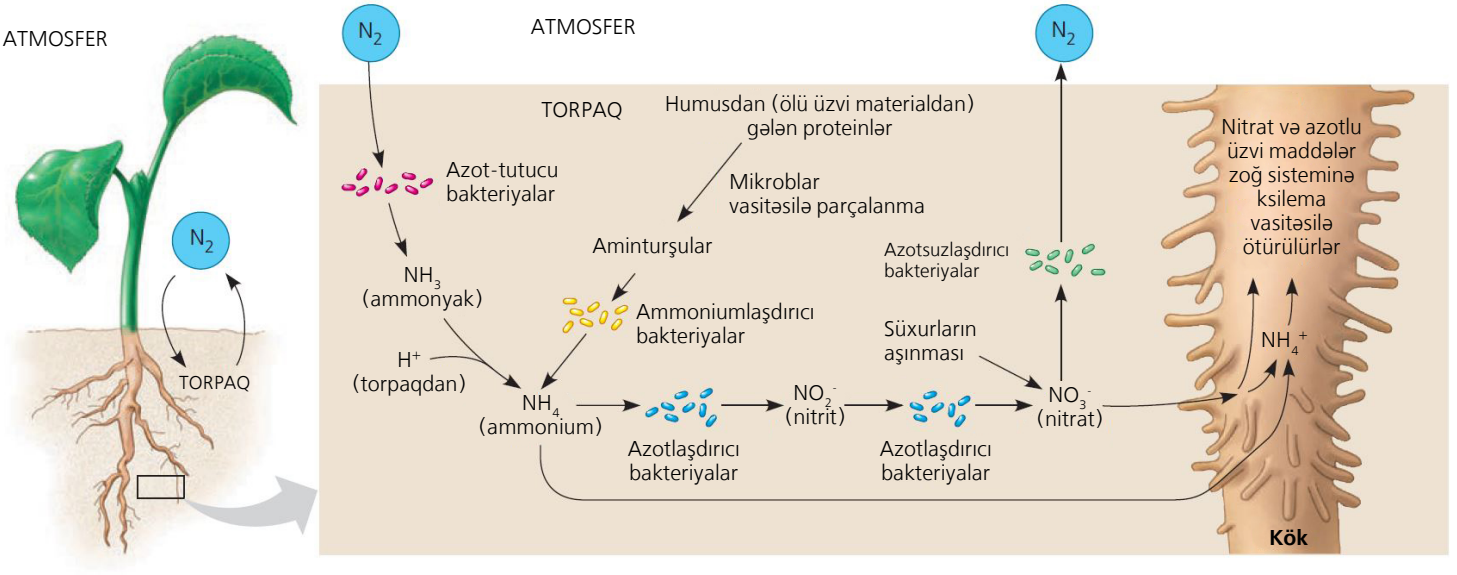
Yer atmosferinin 79%-i azotdan ibarət olsa da, bitkilər sərbəst qaz halındakı azotu (N_2) istifadə edə bilmirlər, çünki iki azot atomu arasındakı üçlü əlaqə bu molekulu demək olar ki, tamamilə qeyri-fəal hala gətirir. Atmosferdəki N_2-nin bitkilər üçün əlverişli hala keçməsi üçün o, **azot tutulması** olaraq bilinən bir proseslə NH_3-ə reduksiya olunmalıdır. Azot tutan orqanizmlərin hamısı bakteriyadır. Bəzi azot tutan bakteriyalar torpaqda sərbəst yaşasalar da (Şəkil 37.12), digərləri rizosferikdir. Sonrakı müzakirələrdə qeyd edəcəyimiz kimi, bu son qrup daxilindəki *Rhizobium* cinsinin üzvləri paxlalıların (məsələn, lobya, yonca və yerfındığı) kökləri ilə səmərəli və yaxın əlaqələr qururlar.

Azot tutulması yolu ilə N_2-nin çoxmərhələli şəkildə NH_3-ə çevrilməsini qısaca aşağıdakı kimi ifadə etmək olar:

$$N_2 + 8e^- + 8H^+ + 16ATP \rightarrow 2NH_3 + H_2 + 16ADP + 16\ Pi$$

Reaksiya nitrogenaz adlı enzim kompleksi tərəfindən yerinə yetirilir. Azot tutulması prosesi hər istehsal olunan 2 NH_3 molekulu üçün 16 ATP molekulu tələb etdiyinə görə, azot-tutucu bakteriyalar böyük karbohidrat ehtiyacını çürümüş materialdan, kök ifrazatından və ya (*Rhizobium* bakteriyasının misalında) köklərin ötürücü toxumasından əldə etməli olurlar.

Şəkil 37.12 Bitkilərin azotla qidalanmasında torpaq bakteriyalarının rolu. Ammonyakın bitki üçün əlçatan hala gətirilməsində iki cür torpaq bakteriyası rol oynayır: atmosferdəki N_2-ni tutan (azot-tutucu bakteriyalar) və üzvi materialı parçalayan (ammoniumlaşdırıcı bakteriyalar). Bitkilər torpaqdan müəyyən qədər ammonium uda bilsələr də, əsasən, azotlaşdırıcı bakteriyalar tərəfindən istehsal olunan nitratı udurlar. Bitkilər azotu üzvi birləşmələrin tərkibinə qatmazdan əvvəl nitratı geriyə ammoniuma çevirirlər.



VİZUAL BACARIQ ➤ *Kökün yaxınlığında bir heyvan tələf olarsa, bitkinin ammoniuma, nitrata yoxsa hər ikisinə daha çox çıxışı olarmı?*

Rhizobium ("kökdə yaşayan") bakteriyaları ilə paxlalı bitkilərin kökləri arasındakı qarşılıqlı əlaqə kontekstində kök quruluşunda kəskin dəyişikliklərə səbəb olur. Paxlalı kökləri boyunca *Rhizobium* bakteriyaları ilə "yoluxmuş" bitki hüceyrələrindən ibarət yumrular adlanan şişkinliklər əmələ gəlir **(Şəkil 37.13)**. *Rhizobium* bakteriyaları hər yumrunun içərisindəki kök hüceyrələrində meydana gələn qovuqcuqlar içərisində yerləşən, **bakteroid** adlanan bir forma alır. Paxlalı -*Rhizobium* əlaqələri, fermerlərə əlavə xərc yaratmadan, bitki üçün bu gün istifadə olunan hər hansı bir sənaye gübrəsindən daha çox istifadəyə yararlı azot əmələ gətirir.

Rhizobium tərəfindən azot tutulması anaerob bir mühit tələb edir və bakteroidlərin kök korteksindəki canlı hüceyrələr daxilində yerləşməsi məhz belə bir mühit yaratmağa imkan verir. Kök yumrularının liqninləşmiş xarici təbəqələri də qaz mübadiləsini məhdudlaşdırmağa kömək edir. Bəzi kök yumruları leqhemoqlobin (*leg-*, *"legume"*, paxlalılar sözündən) adlanan və oksigenə bağlanan dəmir tərkibli (insan qırmızı qan hüceyrələrindəki hemoqlobinə bənzər) bir protein səbəbindən qırmızı görünür. Sərbəst oksigen qatılığını azaldaraq, bufer rolunu oynayan bu protein, eyni zamanda, həm azot tutulmasına lazım olan ATP istehsalında tələb olunan intensiv hüceyrə tənəffüsü üçün oksigen tədarükünü tənzimləyir, həm də anaerob mühit yaratmağa kömək edir.

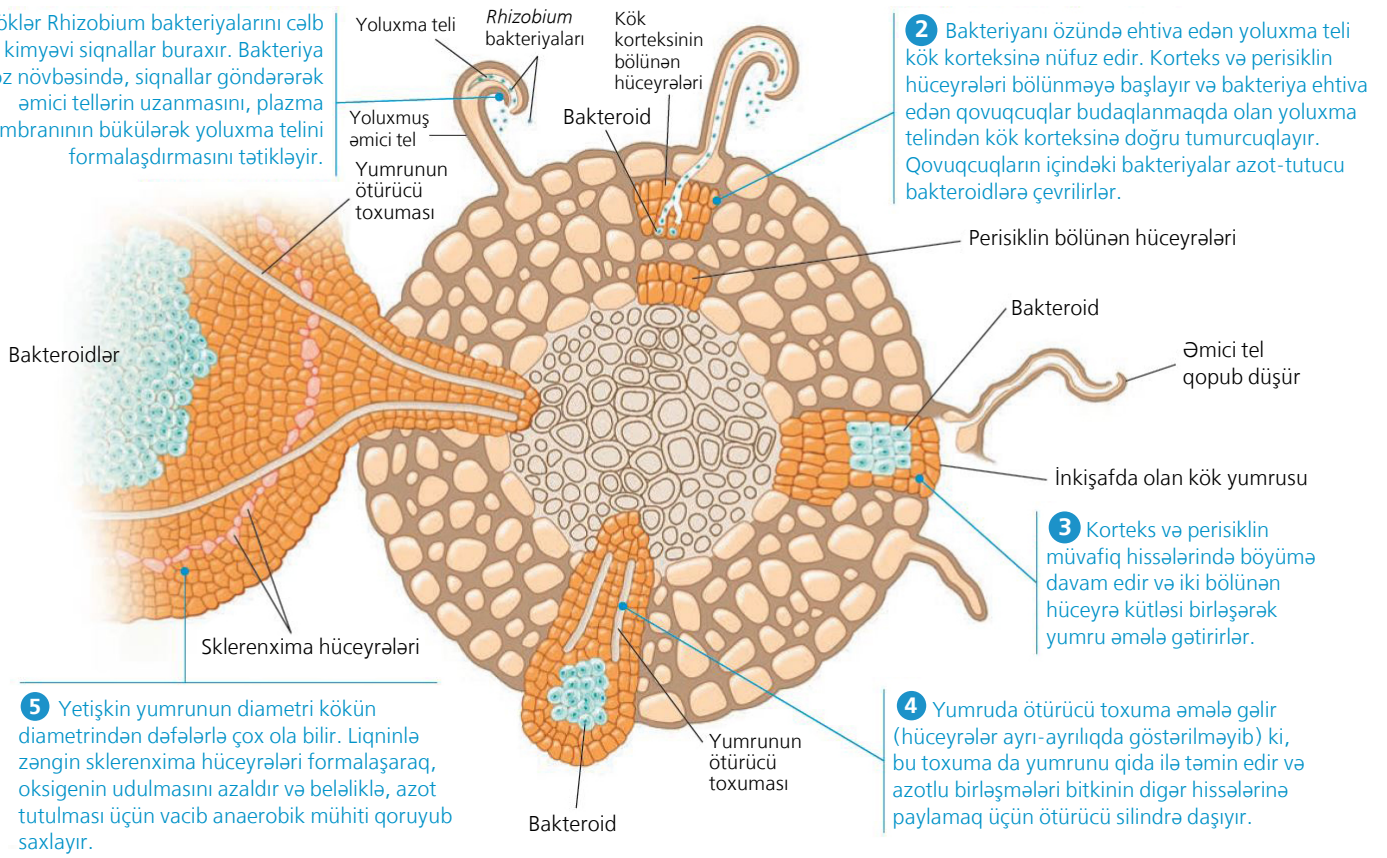
Hər paxlalı növü *Rhizobium* bakteriyasının müəyyən bir növü ilə əlaqələndirilir. **Şəkil 37.14** bakteriyaların əmici teldəki "infeksiya ipi" üzərindən daxil olmasından sonra, kök yumrusunun necə inkişaf etdiyini təsvir edir. Bir paxlalı ilə azot tutucu bakteriya arasındakı simbiotik əlaqə mutualistikdir, çünki bakteriyaların bitkini azotla təmin etdiyi halda, bitki də bakteriyanı karbohidratlar və digər üzvi birləşmələrlə təmin edir. Kök yumruları istehsal olunan ammoniumun böyük hissəsini aminturşu istehsalı üçün istifadə edir, aminturşular isə daha sonra ksilema vasitəsilə zoğa nəql olunur.
Hər hansı bir paxlalı növü, torpaqdakı bir çox bakteriya çeşidi arasında *Rhizobium*-un müəyyən bir çeşidini necə tanıyır? Xüsusi *Rhizobium* növü ilə qarşılaşma yumrunun inkişafına necə təsir edir? Hər bir şərik digərindən gələn kimyəvi siqnala cavab verərək, yumrunun formalaşması üçün lazımi proteinləri kodlayan genlərin ifadəsini artırır. Kök yumrularının meydana gəlməsinin əsasını təşkil edən molekulyar bioloji mexanizmləri araşdıran tədqiqatçılar ümid edirlər ki, adətən azot tutmaq üçün belə, qarşılıqlı münasibətlər



➤ Şəkil 37.12 Paxlalıda kök yumruları. Soyanın kök sistemi boyunca görünən kürəvi strukturlar *Rhizobium* bakteriyası ehtiva edən yumrulardır. Bakteriyalar azotu tutur və əvəzində bitkidən fotosintez məhsulları qəbul edir.

? Paxlalı və *Rhizobium* bakteriyaları arasındakı əlaqə hansı formada mutualistikdir?

Şəkil 37.14 Soyada kök yumrularının inkişafı.



VİZUAL BACARIQ ➤ *Kök yumrularının formalaşması bitkidə hansı toxuma sistemlərini dəyişdirir?*

yaratmayan təsərrüfat bitkilərində də Rhizobium qəbulu və yumru formalaşmasını tətikləməyi öyrənmək olar.

Azot Fiksasiyası və Kənd Təsərrüfatı

Məhsul dəyişdirilməsinin bir çox növünün əsasında azot tutulmasının faydaları durur. Bu təcrübədə qarğıdalı kimi qeyri-paxlalı bitki bir il əkilir, sonrakı il isə torpaqdakı tutulmuş azotun qatılığını bərpa etmək üçün yonca və ya başqa bir növ paxlalı əkilir. Paxlalı bitkinin özünəməxsus *Rhizobium* çeşidinə rast gəlməsini təmin etmək üçün, toxum əkilməzdən əvvəl bakteriyalara məruz buraxılır. Daha sonra məhsul yığılmaq əvəzinə torpağa qarışdırılır ki, bu da "yaşıl peyin" rolunu oynayaraq, sənaye gübrələrinə olan ehtiyacı azaldır.

Paxlalı bitkilərdən başqa, bir çox bitki ailəsində də mutualistik azot tutulmasında faydalanan növlər var. Məsələn, qırmızı qızılağac *(Alnus rubra)* ağaclarının köklərində azot tutan aktinomiset bakteriyaları (Şəkil 27.16-dakı qram-müsbət bakteriyalar) olur. Böyük ticari əhəmiyyəti olan düyü, dolayı yolla, mutualistik azot tutulmasından faydalanır. Düyü əkinçiləri öz sahələrində N_2 tutan mutualistik bir sianobakteriya ilə əlaqə quran üzən su qıjısı *Azolla* yetişdirirlər. Düyü böyüdükcə *Azolla*-nı kölgələyərək öldürür və bu, azotla zəngin üzvi materialın parçalanması, çəltiyin məhsuldarlığını artırır. Bundan əlavə, ördəklər də *Azolla*-nı yeyərək çəltiyi əlavə gübrə və fermerləri isə vacib ət mənbəyi ilə təmin edilər.

Göbələklər və Bitkilərin Qidalanması

Torpaq göbələklərinin müəyyən növləri də köklərlə qarşılıqlı əlaqə yaradaraq, bitki qidalanmasında vacib rol oynayırlar. Bu göbələklərdən bəziləri endofit olsalar da, **mikorizalar** ("göbələk köklər"), yəni kök və göbələklərin mutualistik birləşməsi daha böyük əhəmiyyət kəsb edir (Şəkil 31.14). Ev sahibi olan bitki göbələk üçün davamlı şəkər mənbəyi rolunu oynayır. Bunun qarşılığında göbələk suyun qəbulu üçün səth sahəsini artırır və bitkini torpaqdan udulmuş fosfor və digər minerallarla təmin edir. Mikoriza göbələkləri, budan əlavə, köklərin böyüməsi və budaqlanmasını stimullaşdıran böyümə faktorları, o cümlədən, bitkini torpaq patogenlərindən qorumağa kömək edən antibiotiklər də istehsal edir.

Mikorizalar və Bitki Təkamülü

TƏKAMÜL Mikorizalar istisnalar təşkil etmir, bitkilərin əksəriyyətində onlara rast gəlmək mümkündür. Əslində, bu bitki-göbələk mutualizmi bitkilərin quruya çıxmasına kömək edən təkamül adapta-

siyalarından biri olmuş ola bilər (Başlıq 29.1). Yaşıl yosunlardan yaranan ən erkən bitkilər, 400-500 milyon il əvvəl qurunu işğal etməyə başlayanda sərt bir mühitlə qarşılaşmışlar. Torpaqda mineral qida maddələri bol olsa da, üzvi maddələr az olduğundan, yağış suları həll olunan mineral qida maddələrinin çoxunu tez bir zamanda yuyub aparırdı. Buna baxmayaraq, boş torpaqlar, eyni zamanda, həm də yeni fürsətlər yeri idi, çünki işıq və karbon dioksid bol, rəqabət və ya yemlənmə az idi.

Nə erkən quru bitkiləri, nə də erkən göbələklər quru mühitindən tam istifadə etməyə hazır deyildilər. Erkən bitkilər torpaqdan zəruri qida maddələrini almaq qabiliyyətinə malik deyildilər, göbələklər isə karbohidrat istehsal edə bilmirdilər. Göbələklər inkişaf edən bitkilərin rizoidlərindən (köklər və ya əmici tellər hələ inkişaf etməmişdi) parazit kimi istifadə etmək əvəzinə, hər iki orqanizm mikoriza şəklində mutualistik simbioz əlaqələr qurmuş və bu onların hər ikisinə quru mühitindən istifadə etməyə imkan vermişdir. Fosil dəlilləri mikoriza əlaqələrinin ən erkən quru bitkilərində meydana gəlməsi fikrini dəstəkləyir. Hal-hazırda mövcud örtülütoxumluların mikorizasız olan kiçik bir bölümü ehtimal ki, gen itkisi nəticəsində bu qabiliyyətlərini itirmişdirlər.

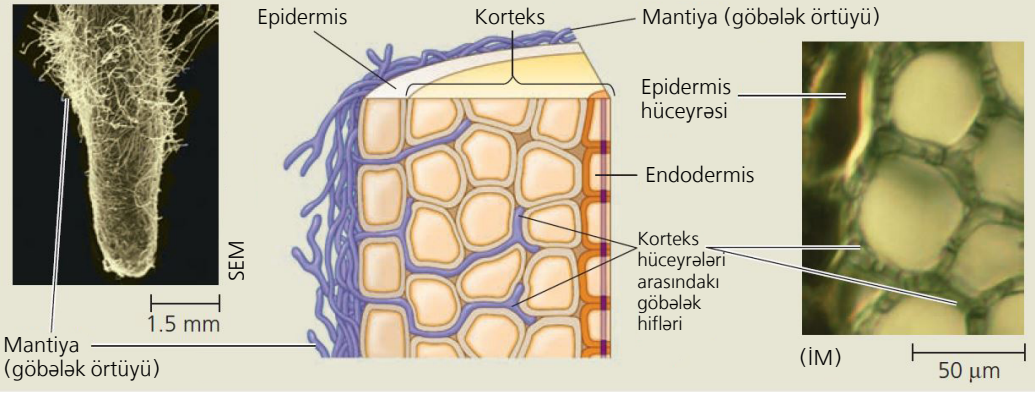
Mikroriza Növləri

Mikorizalar ektomikoriza və endomikoriza olaraq ikiyə ayrılırlar. **Ektomikoriza** kök *səthində* mitselidən (budaqlanan hiflərdən ibarət kütlə) ibarət sıx bir qabıq və ya mantiya əmələ gətirir (Şəkil 31.2). Göbələk hifləri mantiyadan torpağa uzanaraq su və mineral qidaların udulması üçün səth sahəsini böyük ölçüdə artırır. Hiflər, eyni zamanda, kök korteksinə doğru da böyüyür. Bu hiflər kök hüceyrələrinə nüfuz etmir, apoplastda bir şəbəkə meydana gətirir. Hüceyrəxarici boşluqda yaranan bu şəbəkə göbələk və bitki arasında qida mübadiləsini asanlaşdırır. "Yoluxmamış" köklərlə müqayisədə ektomikorizalar daha qalın, qısa və budaqlı olur. Onlar, adətən, əmici tellər əmələ gətirmir, çünki göbələk mitselinin yaratdığı geniş səth sahəsi buna olan ehtiyacı azaldır. Bitki ailələrinin yalnız 10%-də ektomikorizalar meydana gətirən növlər var. Bu növlərin böyük əksəriyyəti şam, palıd, ağcaqayın və evkalipt ailələrinin üzvləri kimi oduncaqlı bitkilərdir.

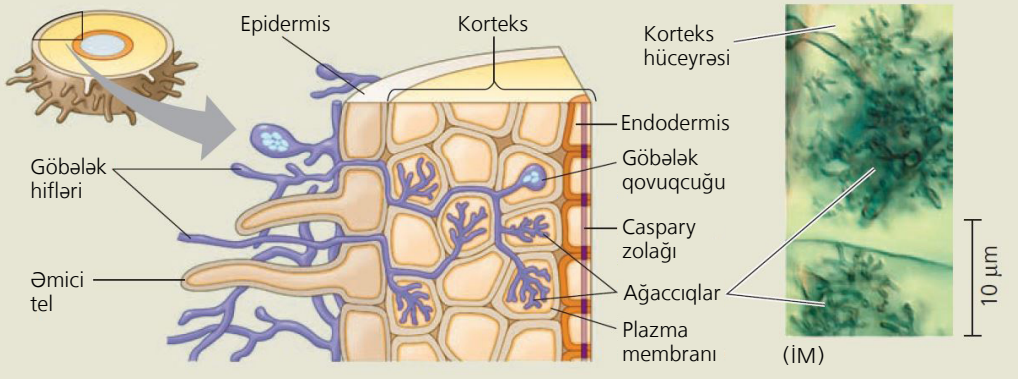
Ektomikorizadan fərqli olaraq, endomikoriza kökü örtmür, əksinə, onun içərisində yerləşir. Mikroskopik torpaq hifləri köklərin mövcudluğunda ona doğru böyüməyə başlayır, təmas edərək səthi boyunca yayılır. Hiflər epidermis hüceyrələrinin arasından keçərək kök korteksinə daxil olur və burada hüceyrə divarlarının kiçik bölgələrini həzm etsələr də, plazma membranını dəlmirlər. Yaranan girintilər barmağı şara, onu partlatmadan basarkən əmələ gələn girintilərə oxşayır; bu bənzətmədə barmaq göbələk hifi, şarın divarları isə kök hüceyrəsinin divarlarıdır. Hiflər bu şəkildə nüfuz etdikdən sonra, onlardan bəziləri göbələk ilə bitki arasında qida maddələrinin mübadiləsi üçün vacib olan, ağaccıqlar adlanan quruluşlar əmələ gətirərək, sıx şəkildə budaqlanırlar. Hiflərin içərisində oval qovuqcuqlar

Şəkil 37.15 Mikorizalar.

Ektomikorizalar. Göbələk mitselinin mantiyası kökü əhatələyir. Göbələk hifləri mantiyadan torpağa uzanaraq su və mineralları, xüsusilə də, fosforu udur. Hiflər, həmçinin kök korteksində hüceyrəxarici boşluğa doğru uzanaraq, göbələk və ev sahibi bitki arasında qida mübadiləsi üçün geniş səth sahəsi əmələ gətirir.



Endomikorizalar. Kökün ətrafında mantiya əmələ gəlmir, lakin göbələk hifləri kökün içinə uzanır. Hiflər kök korteksində uzanaraq ağaccıqlar əmələ gətirir və bu strukturlar göbələk ilə bitki arasında qida mübadiləsi üçün geniş təmas sahəsi yaradırlar. Hiflər korteksdəki hüceyrələrin divarlarından keçsələr də, plazma membranlarından keçmirlər.



meydana gələ bilər; bu quruluşlar da, öz növbəsində, göbələklər üçün qida ehtiyatı deposu kimi xidmət edə bilərlər. Endomikorizalara, əksər təsərrüfat bitkiləri də daxil olmaqla, bitki növlərinin 85%-də rast gəlinir. Bitki növlərinin təxminən 5%-i mikoriza əlaqələri yaratmır. **Şəkil 37.15** mikorizalar haqda ümumi məlumat verir.

Mikorizaların Əkinçilik və Ekologiyadakı Əhəmiyyəti

Yaxşı məhsulun əldə olunması çox vaxt mikorizaların formalaşmasından asılı olur. Köklər yalnız uyğun göbələk növlərinə məruz qaldıqda mikoriza əlaqələri əmələ gətirə bilirlər. Əksər ekosistemlərdə bu göbələklər torpaqda olur və fidanlar mikorizalar inkişaf etdirir. Lakin, əgər təsərrüfat bitkilərinin toxumları bir mühitdə toplanıb, tamamilə başqa bir torpağa səpilirsə, bitkilər göbələk əməkdaşlarının olmamasından dolayı, qida (xüsusilə də, fosfor) çatışmazlığı əlamətləri göstərə bilərlər. Toxumları mikoriza göbələklərinin sporları ilə müalicə etmək, fidanlara mikoriza yaratmağa imkan verərək zədələnmiş təbii ekosistemlərin bərpasını kömək edə (Başlıq 55.5) və təsərrüfat məhsuldarlığını yaxşılaşdıra bilər.

Mikoriza əlaqələri ekoloji əlaqələri anlamaq üçün də vacibdir. Endomikoriza göbələkləri ev sahiblərinə qarşı bir o qədər də seçici olmur; tək bir göbələk bir neçə bitki, hətta müxtəlif növ bitkilər ilə ortaq bir mikoriza şəbəkəsi yarada bilər. Bir bitki biosenozunda mikoriza şəbəkələri, bir bitki növü üçün digəriləri ilə müqayisədə daha faydalı ola bilər. Mikorizanın bitki icmalarının quruluşlarına necə təsir etdiyinin digər nümunələri işğalçı bitki növləri üzərində aparılan araşdırmalardan irəli gəlir. Məsələn, Amerika Birləşmiş Ştatlarının şərqində meşəlik əraziləri işğal edən ekzotik Avropa növlərindən biri olan sarımsaqotu (*Alliaria petiolata*) mikoriza əmələ gətirmir, əksinə, endomikoriza göbələklərinin böyüməsinin qarşısını alaraq, digər bitki növlərinin inkişafına mane olur.

Epifitlər, Parazit Bitkilər və Ətyeyən Bitkilər

Demək olar ki, bütün bitki növləri torpaq göbələkləri, bakteriyalar və ya hər ikisi ilə qarşılıqlı əlaqədədirlər. Epifitlər, parazitlər və ətyeyənlər də daxil olmaqla, bəzi bitki növləri digər orqanizmləri istismar etməyi asanlaşdıran qeyri-adi adaptasiyalara malikdirlər **(Şəkil 37.16)**.

Yeni bir araşdırmaya görə digər orqanizmləri istismar etmək norma olmuş ola bilər. Chanyarat Paungfoo-Lonhienne və Avstraliyanın Queensland Universitetindəki həmkarları, *Arabidopsis* və pomidorun bakteriya və mayanı köklərinə alaraq, onları həzm edə bildiyinə dair dəlillər təqdim etmişlər. Bakterial hüceyrələrin ölçüsünə (təxminən 1000 nm) nisbətən, hüceyrə divarı məsamələrinin kiçik olması (10 nm-dən az) səbəbindən, mikroorqanizmlərin qəbulu hüceyrə divarının həzmindən asılı ola bilər. Buğda ilə aparılan tədqiqat göstərmişdir ki, mikroorqanizmlər bitkinin azot ehtiyacının yalnız kiçik bir hissəsini təmin etsələr də, bu metod bütün bitkilər üçün bu kafi olmaya bilər. Bu tip araşdırmalar bir çox bitki növünün məhdud miqdarda ətyemə ilə məşğul ola biləcəyinə diqqət çəkir.

YOXLAMA 37.3

1. Rizosferin öyrənilməsi bitki qidalanmasını anlamaq üçün niyə vacibdir?
2. Torpaq bakteriyaları və mikorizalar bitki qidalanmasına necə töhfə verir?
3. **ƏLAQƏ QUR ➤** Eyni zamanda həm fotosintez, həm də heterotrofik qidalanma strategiyasını təsvir etmək üçün işlənən ümumi termin nədir (Başlıq 28.1)? Bu strategiyanı istifadə edən tanınmış ibtidai sinfi hansıdır?
4. **ƏGƏR ➤** Bir fıstıq fermeri uzun müddət nəm havadan sonra yaşlı yarpaqların sarı rəng aldığını görür. Bunu izah edən bir səbəb təklif edin.

▼ Şəkil 37.16 Bitkilərin Qeyri-Adi Qidalanma Adaptasiyalarına Baxış

Epifitlər

Başqa bir bitkinin üzərində bitən bitkilərə **epifitlər** (Yunanca *epi*, üstündə və *phyton*, bitki sözlərindən) deyilir. Epifitlər həyatda qalmaq üçün ev sahiblərini istismar etmir, öz qidalarını özləri istehsal edərək toplayırlar. Adətən, canlı ağacların budaqlarına və ya gövdələrinə pərçimlənmiş olan epifitlər su və mineralları yağışdan, bir çox hallarda köklərlə deyil, yarpaqlar vasitəsilə əldə edirlər. Epifitlərə misal olaraq maralbuynuz qıjıları, bromeliyakimiləri, bir çox səhləb növünü, o cümlədən, vanilya bitkisini göstərmək olar.



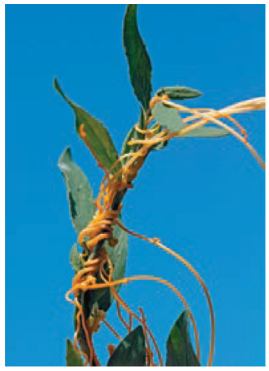
▶ **Maralbuynuz qıjı,** epifit

Parazit Bitkilər



Epifitlərdən fərqli olaraq, parazit bitkilər su, mineral və bəzən fotosintez məhsullarını canlı ev sahiblərindən əldə edirlər. Bir çox parazit növündə ev sahibi bitkinin bədəninə nüfuz edən haustorium (qida udan çıxıntı) kimi fəaliyyət göstərən köklər olur. Bəzi parazit növlərdə məsələn, narıncı rəngli spagettiyəbənzər qızılsarmaşıqda (*Cuscuta* fəsiləsi) xlorofil olmasa da, digərləri məsələn, öksəotu (*Phoradendron* fəsiləsi) fotosintetikdir. Başqa bir qrup isə, məsələn, cəsəd bitkisi (*Monotropa* uniflora) qidanı başqa bitkilərin mikoriza hiflərindən əldə edir.

◀ **Öksəotu,** fotosintetik parazit



▲ **Qızılsarmaşıq,** qeyri-fotosintetik parazit



▲ **Cəsəd bitkisi,** qeyri-fotosintetik mikoriza paraziti

Ətyeyən Bitkilər

Ətyeyən bitkilər fotosintetik olmalarına baxmayaraq, mineral tələbatlarını həşərat və digər kiçik heyvanlar ovlamaqla tamamlayırlar. Onlar turş mühitli bataqlıqlar kimi, azot və digər minerallar baxımından kasıb habitatlarda yaşayırlar. *Nepenthes* və *Sarracenia* kimi küpə otlarında ovun sürüşüb düşdüyü və boğulduğu su ilə dolu qıflar olur ki, burada şikar daha sonra enzimlər tərəfindən həzm olunur. Şehçiçəyi (*Drosera* fəsiləsi) çox yaxşı ixtisaslaşmış yarpaqlarında yerləşən ayaqcığa bənzər vəzilərdən yapışqan maye buraxır. Saplaqlı vəzilər şirin selik ifraz etməklə həşəratları cəlb edərək tutur, sonra həzm enzimləri istehsal edirlər. Digər vəzilər isə daha sonra qida "supunu" udurlar. Şikar bir-birinin ardınca sürətli şəkildə iki tətikləyici tükə toxunanda, milçəkqapanın (*Dionaea* muscipula) xeyli ixtisaslaşmış yarpaqları cəld, lakin yarımçıq bağlanır. Daha kiçik böcəklər buradan qaça bilsələr də, böyükləri payların kənarlarındakı dişlərdə ilişib qalırlar. Şikar tərəfindən hərəkətlənmə tələnin daha da bağlanmasına və həzm enzimlərinin ifrazına yol açır.



▲ **Şehçiçəyi**



◀ **Küpə otları**

▼ **Milçəkqapan**



37 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 37.1

Torpaq canlı, mürəkkəb ekosistemi ehtiva edir *(səh. 804-808)*

- Torpaqda süxurların aşınmasından yaranan müxtəlif ölçülü hissəciklər olur. Torpaq hissəciklərinin ölçüsü torpaqdakı su, oksigen və minerallarının əlçatanlığına təsir edir.
- Torpaq üzvi və qeyri-üzvi komponentlərə malikdir. **Üst qat** bakteriya, göbələk, protist, heyvan və bitki köklərindən ibarət kompleks ekosistemdir.
- Bəzi əkinçilik metodları torpağın mineral tərkibinə ziyan vura, su ehtiyatlarını tükədə və eroziyaya səbəb ola bilər. Torpaq mühafizəsinin məqsədi bu zərəri minimal həddə salmaqdır.

? *Torpaq nəyə görə kompleks ekosistemdir?*

BAŞLIQ 37.2

Bitki kökləri torpaqdan zəruri elementləri udur *(səh. 808-811)*

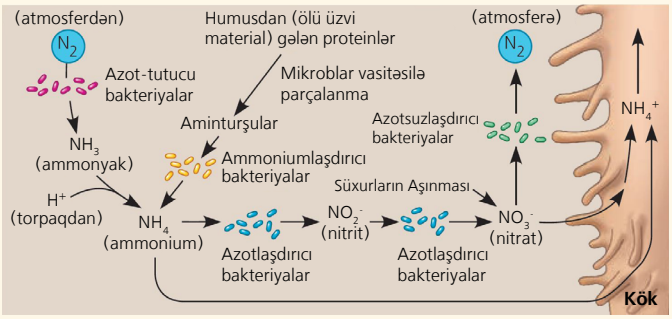
- Böyük miqdarlarda ehtiyac duyulan qida maddələrinə - **makroqidalara** - karbon, hidrogen, azot və üzvi birləşmələrin digər tərkib hissələri aiddir. Kiçik miqdarlarda ehtiyac duyulan qida maddələri - **mikroqidalar** - adətən, enzimlər üçün kofaktor rolunu oynayırlar.
- Hərəkətli qida maddəsinin çatışmazlığı, adətən, bitkinin cavan bölgələrindən daha çox qoca hissələrinə təsir edir; daha az hərəkətli olan qida maddələri üçün isə bunun əksi keçərlidir. Makroqida çatışmazlığına, xüsusilə də, azot, fosfor və kalium əskikliyinə daha çox rast gəlinir.
- Genetika mühəndisləri torpağı bitkilər üçün uyğun hala gətirmək yerinə, bitkini torpağa uyğunlaşdırmağa çalışırlar.

? *Bitkilərin inkişafı torpaqdan asılıdırmı? Cavabınızı izah edin.*

BAŞLIQ 37.3

Bitki qidalanması çox vaxt digər orqanizmlərlə münasibətləri əhatə edir *(səh. 811-818)*

- Rizobakteriyalar enerjilərini rizosferdən, köklərlə əlaqəli və mikroorqanizm baxımından zəngin bir ekosistemdən əldə edirlər. Bitki ifrazatları rizosferdəki enerji tələbatını qarşılayır. Bəzi rizobakteriyalar antibiotik, digərləri isə bitkilər üçün müəyyən qida maddələri istehsal edirlər. Onlardan çoxu sərbəst yaşasa da, bəziləri bitkinin daxilində yaşayır. Bakteriyaların humusu parçalaması və qaz halındakı azotu tutması bitkilərin azota olan böyük tələbatının əsas hissəsini qarşılayır. Azot-tutucu bakteriyalar atmosferdəki N_2-ni bitkilərin üzvi sintezdə istifadə etmək üçün uda bildikləri azotlu minerallara çevirirlər. Bitki və azot-tutucu bakteriyalar arasındakı ən səmərəli əlaqə paxlalıların köklərində böyüyən Rhizobium bakteriyaları tərəfindən formalaşdırılan yumrularda yaranır. Bu bakteriyalar bitkidən şəkər alaraq, əvəzində bitkiyə tutulmuş azot verir. Əkinçilikdə təsərrüfat bitkiləri dövri olaraq paxlalı bitkilərlə dəyişdirilərək, torpaqdakı azot miqdarı bərpa olunur.



- **Mikorizalar** göbələk və köklər arasındakı mutualistik əlaqələrdir. Mikorizadakı göbələk hifləri su və mineralları udaraq, onları ev sahibi bitkiyə ötürürlər.
- **Epifitlər** digər bitkilərin üzərində böyüyür, lakin su və mineralları yağışdan əldə edirlər. Parazit bitkilər qidalarını ev sahibi bitkidən əldə edirlər. Ətyeyən bitkilər mineral qida ehtiyaclarını heyvanlar üzərində ovlanaraq tamamlayırlar.

? *Bitkilərin hamısı enerjini, birbaşa olaraq, fotosintezdən alırmı? Cavabınızı izah edin.*

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Təsərrüfat bitkilərində aşağıdakı qeyri-üzvi qidalardan ən çox hansı çatışmır?
   A) karbon
   B) azot
   C) fosfor
   D) kalium
2. Mikroqidalara kiçik miqdarlarda ehtiyac duyulur, çünki
   A) onların çoxu bitki içərisində hərəkətlidir
   B) onların çoxu enzimlər üçün kofaktor rolunu oynayır
   C) onların çoxu toxumlarda kifayət qədər böyük miqdarlarda olur
   D) bitkinin böyüməsi və sağlamlığında böyük rol oynamırlar
3. Mikorizalar hansı yolla bitki qidalanmasına kömək edirlər?
   A) su və mineralları göbələk hifləri ilə udaraq.
   B) xloroplastı olmayan kök hüceyrələrinə şəkər verərək
   C) atmosferdəki azotu ammonyaka çevirərək
   D) köklərə qonşuluqdakı bitkilər üzərində parazitlik eləməyə imkan yaradaraq
4. Epifitlər
   A) bitkilərə hücum edən göbələklərdir
   B) köklərlə mutualistik əlaqələr quran göbələklərdir
   C) qeyri-fotosintetik parazit bitkilərdir
   D) digər bitkilər üzərində böyüyən bitkilərdir
5. Aşağıdakılardan hansı intensiv suvarma ilə əlaqəli problemlərdən biri deyil:
   A) torpağın şoranlaşması
   B) ifrat gübrələnmə
   C) torpaq çökməsi
   D) akvifer tükənməsi

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

6. Bir mineral çatışmazlığı cavan yarpaqlardan daha çox qoca yarpaqlara təsir edər, əgər
   A) mineral mikroqidadırsa.
   B) mineral bitki daxilində çox hərəkətlədirsə.
   C) mineral xlorofil sintezi üçün tələb olunursa.
   D) mineral makroqidadırsa.

7. Eyni növə aid, biri mikorizalı, digəri mikorizasız iki bitki qrupunun sağlamlığı arasındakı ən böyük fərq aşağıdakı mühitlərdən hansında ən böyük olar?
   A) azot-tutucu bakteriyaların bol olduğu mühitdə
   B) zəif drenajlı torpaqda
   C) isti yaylara və soyuq qışa sahib mühitdə
   D) mineral qida ehtiyyatı nisbətən zəif torpaqda

8. Laboratoriya şəraitində iki qrup pomidor nümunəsi, biri humus əlavə olunmuş torpaqda, digəri isə humussuz torpaqda əkilmişdir. Humussuz torpaqda əkilən pomidorun yarpaqları humuslu torpaqda böyüyənə nisbətən daha sarımtıl rəngdə olmuşdur. Bunun ən yaxşı açıqlaması hansıdır?
   A) sağlam bitkilər humusda parçalanmaqda olan yarpaqlardakı qidadan enerji əldə edərək xlorofil istehsal etmişlər;
   B) humus torpağın sıxlığını azaldaraq, suyun köklərə keçidini asanlaşdırmışdır;
   C) humusda xlorofil sintezi üçün lazım olan maqnezium və dəmir kimi minerallar olub;
   D) humusdakı yarpaqların parçalanmasından çıxan istilik daha sürətli böyüməyə və xlorofil sintezinə səbəb olmuşdur.

9. Paxlalı və onunla əlaqədə olan mutualistik *Rhizobium* çeşidi arasındakı əlaqənin xüsusiliyi aşağıdakıların hansından asılıdır?
   A) hər bir paxlalının göbələk ilə kimyəvi dialoqundan;
   B) hər *Rhizobium* çeşidində yalnız müəyyən paxlalı ev sahibində işləyən nitrogenazın olmasından;
   C) hər paxlalının yalnız ona məxsus *Rhizobium* çeşidinin olduğu torpaqda əkilməsindən;
   D) sözügedən paxlalı növü və Rhizobium çeşidində kimyəvi siqnalların və siqnal reseptorlarının bir-birini tanımasından.

10. **TƏSVİR ET** Əmici teli, anionlara birləşmiş torpaq hissəciyini və mineral kationu əvəzləyən hidrogenini göstərmək şərtilə, kation mübadiləsinin sadə diaqramını çəkin.

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

11. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Şəkil 37.12-dəki diaqramdan bitkini çıxartdığınızı düşünün. Bitkilər quruya çıxmazdan əvvəl azot dövranının torpaq bakteriyaları tərəfindən necə davam etdirildiyini bir paraqraflıq yazı ilə izah edin.

12. **ELMİ TƏDQİQAT** Turşu yağıntılarında hidrogen ionu (H^+) qatılığı həddindən artıq çox olur. Turşu yağıntısının fəsadlarından biri torpaqdakı kalsium (Ca^{2+}), kalium (K^+) və maqneziumun (Mg^{2+}) tükənməsidir. Turşu yağıntılarının torpaqdakı bu qidaları necə yuduğunu izah edən bir hipotez təklif edin. Bu hipotezi necə sınaqdan keçirərdiniz?

13. **ELM, TEXNOLOGİYA VƏ CƏMİYYƏT** Bir çox ölkələrdə suvarma akviferləri o qədər tükədir ki, torpaqlar çökməyə, məhsul azalmağa başlayır və quyuları daha dərindən qazmaq lazım gəlir. Bir çox hallarda yeraltı suların istismar olunması, akviferlərin təbii yenilənmə sürətini ötüb keçmişdir. Bu trendin mümkün nəticələrini müzakirə edin. Cəmiyyət və elm böyüməkdə olan bu problemin təsirlərini azaltmaq üçün nə edə bilər?

14. **ESSE** Bitkilərin inkişaf edib böyüdüyü torpaq bütün taksonomik aləmlərdən olan canlılarla dolub-daşır. Qısa (100-150 sözlük) bir esse ilə bitkilərin bakteriya, göbələk və heyvanlarla qurduğu mutualistik əlaqələrin bitki qidalanmasına necə kömək etdiyini müzakirə edin.

15. **SİNTEZ**



Torpaqda ayaq izi buraxmaq əhəmiyyətsiz bir hadisə kimi görünür. Qısa (100-150 sözlük) esse ilə bir ayaq izinin torpaq xassələrinə necə təsir göstərəcəyini, bu dəyişikliklərin torpaqda yaşayan orqanizmlərəvə fidanların çıxmasına necə təsir edəcəyini izah edin.

Örtülütoxumlularda Çoxalma və Biotexnologiya

38



Şəkil 38.1 Leş milçəkləri yumurtalarını niyə bu çiçəyin üzərinə qoyublar?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

38.1 Çiçəklər, ikiqat mayalanma və meyvələr – örtülütoxumlu həyat dövrəsinin əsas xassələridir

38.2 Çiçəkli bitkilər cinsi, qeyri-cinsi və ya hər iki yolla çoxalır

38.3 İnsanlar süni seçmə və genetik mühəndislik yolu ilə təsərrüfat bitkilərini dəyişdirirlər

Aldadıcı çiçəklər

Cənub-şərqi Asiyanın yağış meşələrinin sakini olan *Rhizanthes lowii*-nin yeganə görünən hissəsi iri rəngli çiçəyidir **(Şəkil 38.1)**. Bu bitki bütün enerjisini üzərində parazit kimi yaşadığı tropik sarmaşıq növündən əldə edir. Onun oğru həyat tərzi tozlanma metoduna qədər, hər şeyə təsir edib. *Rizanthes* çiçəyi açıldıqdan sonra ətrafa çürümüş cəsəd iyini xatırladan pis bir qoxu yayır. Dişi leş milçəkləri yumurtalarını, adətən, cəmdəyin üzərində qoysalar da, bu qoxuya müqavimət göstərə bilmir və yumurtalarını çiçəyin üstünə qoyurlar. Orada isə leş milçəklərinin bədənlərinə yapışqan tozcuq dənələri yapışır. Beləliklə, tozcuq ilə örtülmüş leş milçəkləri başqa bir *Rizanthes* çiçəyinə qonaraq, çiçəyi tozlandırırlar.

Rizanthes nümunəsində qeyri-adi olan odur ki, həşərat çiçəklə qarşılıqlı əlaqədən faydalanmır. Əksinə, *Rizanthes* çiçəklərində formalaşan sürfələr qidalanmağa cəsəd materialı tapa bilmədiyindən tezliklə məhv olurlar. Bir çox hallarda bitkilər tozlandırıcıları öz çiçəklərinə yalançı cəsəd qoxusu ilə deyil, enerji ilə zəngin olan nektar və ya tozcuq ilə cəlb edirlər. Bu halda həm bitki, həm də tozlandırıcı faydalanır. Təbiətdə bitkilərin digər orqanizmlərlə bu cür qarşılıqlı faydalı münasibətlərdə iştirakına çox rast gəlinir. Hətta, təkamül nöqteyi-nəzərindən yeni sayıla biləcək dövrdə bəzi çiçəkli bitkilər toxum yaymaqla yanaşı, bitkiləri su və mineral qida ilə təmin edən, onları rəqiblər, patogenlər və yırtıcılardan qoruyan heyvanlarla da əlaqələr qururlar. Bu xidmətlərin qarşılığında heyvan çox vaxt toxum və ya meyvələr kimi bitki hissələrini yeyə bilir. Belə bitkilərə təsərrüfat bitkiləri deyilir; haqqında danışdığımız heyvan-

lar isə insanlardır.

10 000 ildən çoxdur ki, bitkiçilər bir neçə yüz yabanı örtülütoxumlu növünün xassələrini süni seçmə yolu ilə genetik olaraq dəyişdirmiş və onları bu gün yetişdirdiyimiz təsərrüfat bitkilərinə çevirmişlər. Genetika mühəndisliyi bitkilərin dəyişdirilmə sürətini və yollarını, əkinçiliyin səmərəliliyini əhəmiyyətli dərəcədə artırmışdır.

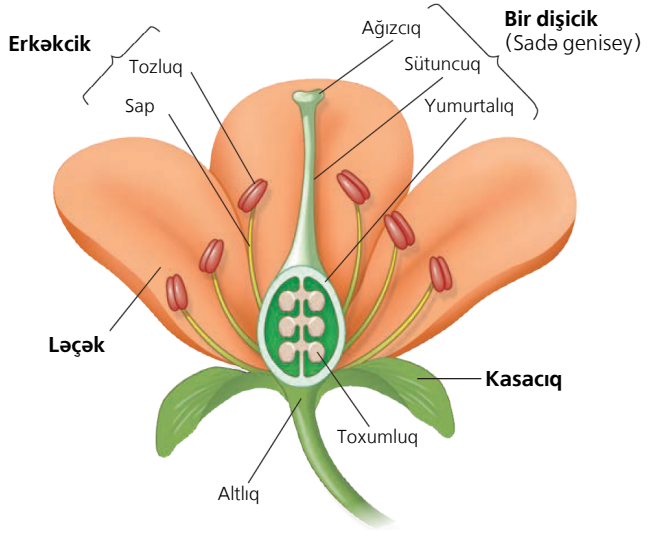
29 və 30-cu Fəsillərdə bitki çoxalmasına təkamül nöqteyi-nəzərindən yanaşdıq, quru bitkilərinin yosun əcdadlarından necə əmələ gəldiyini izlədik. Örtülütoxumlular əkinçilikdə və digər quru ekosistemlərdə ən vacib bitki qrupu olduğundan, bu fəsildə onların reproduktiv biologiyasını ətraflı araşdıracağıq. Örtülütoxumluların cinsi və qeyri-cinsi çoxalmalarını müzakirə etdikdən sonra, bitki növlərinin genetik olaraq dəyişdirilməsində insanların rolunu, həmçinin, müasir bitki biotexnologiyasına aid mübahisəli məsələləri araşdıracağıq.

BAŞLIQ 38.1

Çiçəklər, ikiqat mayalanma və meyvələr – örtülütoxumlu həyat dövrəsinin əsas xassələridir

Bütün bitkilərdə həyat dövrəsi nəsillərin bir-birini əvəz etməsi ilə səciyyələnir. Bu zaman çoxhüceyrəli haploid *(n)* və çoxhüceyrəli diploid *(2n)* nəsillər ardıcıl şəkildə digərini istehsal edir (Şəkil 13.6b). Diploid bitki və ya *sporofit* meyoz yolu ilə haploid sporlar əmələ gətirir. Sporlar mitozla bölünərək, çoxhüceyrəli *qametofitləri*, yəni qametlər (sperm və yumurta) istehsal edən erkək və dişi haploid bitkiləri əmələ gətirir. Qametlərin birləşməsi, yəni mayalanma diploid ziqotu əmələ gətirir ki, o da öz növbəsində mitozla bölünərək yeni sporofiti formalaşdırır. Örtülütoxumlularda sporofit əsas fazadır: o qametofitdən daha böyük, daha gözəçarpan və daha uzunömürlü olur.

Şəkil 38.2 Çiçəyin ümumiləşdirilmiş strukturu.

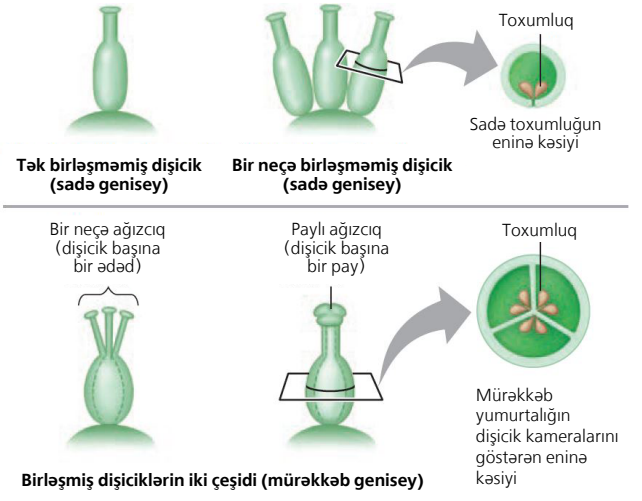


Çiçəyin Struktur və Funksiyası

Örtülütoxumlularda cinsi çoxalma üzrə ixtisaslaşmış sporofit strukturu olan **çiçək** çox vaxt dörd orqandan ibarət olur: **dişicik**, **erkəkcik**, **ləçək** və **kasacıq** **(Şəkil 38.2)**. Yuxarıdan baxdıqda bu orqanlar ortaqmərkəzli köbələr kimi görünür. Dişiciklər birinci (daxili) köbəni, erkəkciklər ikinci, ləçək üçüncü, kasacıq isə dördüncü (xarici) köbəni əmələ gətirir. Orqanların hamısı gövdənin **altlıq** adlanan hissəsinə birləşmiş halda olur. Çiçəklər müəyyən zoğlardır, yəni, çiçək və meyvə formalaşdıqdan sonra onun böyüməsi dayanır.

Dişicik və erkəkciklər sporofillərdir, yəni çoxalma üçün ixtisaslaşaraq şəkildəyişmiş yarpaqlardır (Başlıq 30.1); kasacıq və ləçəklər isə çoxala bilməyən yarpaq şəkildəyişməsidir. Dişiciyin (meqasporofil) aşağısında yerləşən **yumurtalıq** uzun və incə bir **sütuncuqdan** ibarətdir. Sütuncuğun başında tozcuğu tutmaq məqsədi daşıyan, **ağızcıq** deyilən bir yapışqan hissə var. Yumurtalığın içərisində bir və ya daha artıq **toxumluq** olur ki, bu toxumluqlar da mayalandıqda toxum əmələ gətirirlər; toxumluqların sayı növdən növə dəyişir. Şəkil 38.2-dəki çiçək bir dişiciyə malik olsa da, bir çox digər növdə birdən artıq dişiciyə rast gəlmək olur. Əksər növlərdə dişiciklər bir-birinə birləşmiş olur və hər biri, bir və ya daha artıq toxumluğa sahib, iki və daha artıq kameradan ibarət mürəkkəb yumurtalıq əmələ gətirir. **Genisey** termini bəzən tək, o cümlədən, iki və ya daha artıq birləşmiş dişiciyin əmələ gətirdiyi struktura istinad etmək üçün istifadə olunur **(Şəkil 38.3)**. Erkəkcik (mikrosporofil) sap və **tozluq** adlanan quruluşdan ibarətdir; tozluq içərisində tozcuq istehsal edən mikrosporangiya (toz kisələri) adlı kameralar var. Ləçək, adətən kasacıqlardan daha parlaq rəngdə olur və çiçəyi böcək və digər tozlandırıcılar üçün cəlbedici edir.

Şəkil 38.3 Dişicik və genisey terminləri arasındakı əlaqə.
Sadə genisey tək, birləşməmiş dişicikdən ibarətdir. Mürəkkəb genisey iki və ya daha artıq birləşmiş dişicikdən ibarətdir. Bəzi çiçək növlərində təkcə bir genisey olsa da, digərlərində çox sayda genisey ola bilir. Hər iki halda genisey sadə və ya mürəkkəb ola bilir.

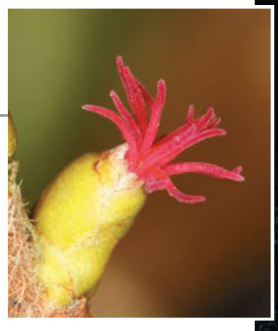


Hələ açılmamış çiçək qönçələrini əhatə edən və qoruyan kasacıqlar digər çiçək orqanları ilə müqayisədə yarpaqlara daha çox bənzəyir.

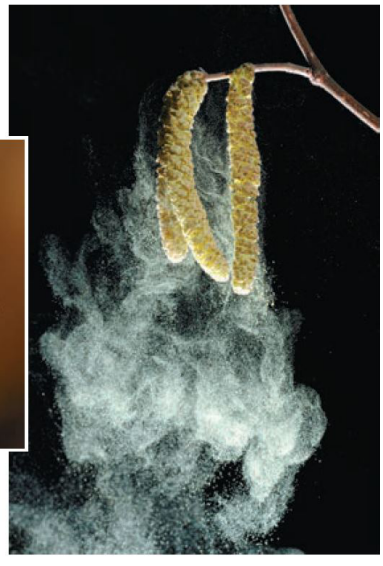
Tam çiçəklərdə bütün dörd əsas çiçək orqanı olur (Şəkil 38.2). Bəzi növlərdə ləçək, kasacıq, erkəkcik və ya dişiciyin olmadığı **qeyri-tam çiçəklər** də olur. Məsələn, çəmən çiçəklərinin çoxunda ləçək yoxdur. Bəzi qeyri-tam çiçəklər işlək erkəkcik və ya dişiciyə sahib olmayıb steril olurlar; digərlərində erkəkcik və ya dişicik əskik olur və belələrinə *hircinsli* çiçək deyilir. Çiçəklər ölçü, forma, rəng, qoxu, orqan quruluşu və açılış vaxtlarına görə bir-birindən fərqlənirlər. Bəziləri tək başına, digərləri **topa** adlanan gözəgəlimli qruplar şəklində formalaşırlar. Məsələn, günəbaxanda mərkəzi disk yüzlərlə

▼ Şəkil 38.4 Çiçək Tozlanmasına Baxış

Örtülütoxumluların çoxu canlı (biotik) və cansız (abiotik) tozlandırıcı faktorlardan asılıdır. Bu faktorlar tozcuqları bir çiçəyin tozluğundan başqa bir bitki çiçəyinin ağızcığına daşıyır. Örtülütoxumluların 80%-ində tozlanma biotik olub, heyvan tozlandırıcıları vasitəsilə baş verir. Abiotik tozlanaı növlərin 98%-i külək, 2%-i su ilə tozlanır. (Bəzi örtülütoxumlu növləri öz-özlərini tozlaya bilir.)



▲ Fındığın dişicil çiçəyi (yalnız dişiciyə malik)



▲ Fındığın tozcuq buludları buraxan erkəkcil çiçəyi (yalnız erkəkciyə malik)

Külək Yolu İlə Abiotik Tozlanma

Örtülütoxumlu növlərinin təxminən 20%-i küləklə tozlanır. Bu bitkilərin çoxalma qabiliyyəti canlı tozlandırıcılardan asılı olmadığına görə, onlarda rəngli və ya qoxulu çiçəklərin yaranması üçün seçici təzyiq olmur. Buna görə də küləklə tozlanan bitkilərin çiçəkləri, adətən, kiçik, yaşıl olmaqla bir o qədər nəzərə çarpmır, heç bir qoxu və ya nektar kimi şəkərli məhlul istehsal etmir. Mülayim iqlimdə yaşayan ağac və otların çoxu küləklə tozlanır. Fındıq (*Corylus avellana*) və küləklə tozlanan digər mülayim iqlim ağacları erkən payızda çiçək açır, çünki bu vaxt tozcuqların hərəkətini əngəlləyən yarpaqlar olmur. Küləklə tozlanmanın qeyri-səmərəliliyini kompensasiya etmək üçün böyük miqdarda tozcuq dənələri istehsal olunur. Külək tuneli araşdırmaları göstərir ki, küləklə tozlanma çox vaxt düşünüləndən daha səmərəli olur, çünki çiçək strukturları tozcuğun qəbuluna kömək edən burulğan axınları yarada bilirlər.

Arılarla tozlanma



▲ Adi zəncirotu normal işıq şəraitində



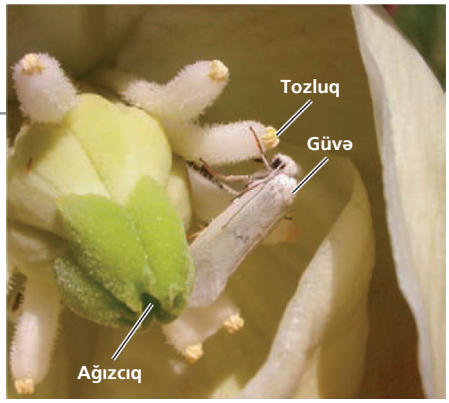
▲ Adi zəncirotu ultrabənövşəyi işıq altında

Çiçəkli bitkilərin 65%-i tozlanma üçün həşəratlardan asılıdırlar; əsas təsərrüfat bitkiləri üçün bu faiz daha da yuxarıdır. Arılar ən əsas tozlandırıcı həşəratlardır; Avropa və Şimali Amerikada bal arısı populyasiyasının azalması böyük narahatlıq yaratmışdır. Tozlandırıcı arılar qida üçün nektar və tozcuqlardan istifadə edirlər. Adətən, arılarla tozlanan çiçəklərin zərif, şirin qoxusu olur. Arıları əsasən, sarı və göy kimi parlaq rənglər cəlb edir. Qırmızı rəng onlara tutqun görünsə də, ultrabənövşəyi şüaları görə bilirlər. Arılarla tozlanan çiçəklərə malik bir çox bitkidə məsələn, zəncirotunda *(Taraxacum vulgare)* "nektar bələdçiləri" adlanan ultrabənövşəyi cizgilər olur ki, bu cizgilər həşəratların nektariyaları (nektar istehsal ədən vəzilər) tapmasına kömək edir, insan gözünə isə yalnız ultrabənövşəyi işıq altında görünür.

Güvə və Kəpənəklərlə Tozlanma

Güvə və kəpənəklər qoxunu duya bilirlər və buna görə də onların tozlandırdıqları çiçəklər, adətən, şirin qoxuya malik olurlar. Kəpənəklər bir sıra parlaq rəngləri qavraya bilsələr də, güvələrlə tozlanan çiçəklər, adətən, ağ və ya sarı rənglərdə olur, çünki bu rənglər gecə vaxtı, güvələr fəal olanda, onların diqqətini daha yaxşı cəlb edir. Burada göstərilmiş yukka bitkisi, əsasən, tozcuqları ağızcığa dolduran ətraflara sahib bir güvə növü tərəfindən tozlanır. Tozcuqları yerləşdirən güvə bunun ardından yumurtalarını, birbaşa olaraq, yumurtalığa qoyur. Sürfə inkişaf etməkdə olan toxumların bəzilərini yesə də, verilmiş bu zərər səmərəli tozlandırıcının gətirdiyi faydanı üstələmir. Güvə həddindən artıq yumurta qoyarsa, çiçək quruyub düşür və beləliklə də, bitkini istismar edən fərdləri seçmə prosesində arxada qoyur.

? *Bir bitkinin həddindən artıq ixtisaslaşmış heyvan tozlandırıcıya sahib olmasının üstünlüyü və təhlükələri nələrdir?*



kiçik qeyri-tam çiçəklərdən və onları əhatə edən, sarı ləçək kimi görünən dölsüz, qeyri-tam çiçəklərdən ibarətdir (Şəkil 40.23). Çiçək müxtəlifliyinin böyük hissəsi xüsusi tozlandırıcılar üçün həyata keçmiş adaptasiyanın nəticəsidir.

Külək Yolu İlə Abiotik Tozlanma

Güvələrlə tozlanan bitkilər kimi yarasalarla tozlanan bitkilər də gecə vaxtı fəal olan bu heyvanları cəlb etmək üçün açıq rənglərdə və ətirli olurlar. ABŞ-ın cənub-qərbində və Meksikada yaşayan kiçik uzunburun yarasa (*Leptonycteris curasoae yerbabuenae*) aqava və kaktus güllərinin nektar və tozcuğu ilə qidalanır. Qidalanarkən bu yarasalar tozcuqları bir bitkidən digərinə ötürürlər. Uzunburun yarasalar nəsli kəsilmək təhlükəsi ilə üz-üzə olan növlərdəndir.



▲ Gecə vaxtı aqava çiçəyində qidalanan uzunburun yarasa

Külək Yolu İlə Abiotik Tozlanma



▲ Cəmdək çiçəyinin üzərində leş milçəyi

Milçəklərlə tozlanan çiçəklərin çoxu qırmızı və ətəbənzər rəngdə olub, çürüməkdə olan ət iyi qoxuyurlar. Cəmdək çiçəyini (*Stapelia* növü) ziyarət edən leş milçəkləri çiçəkləri çürüməkdə olan cəsəd bilib, yumurtalarını onun üzərinə qoyurlar. Bu zaman tozcuqlar milçəyin bədəninə yapışmaqla başqa çiçəklərə daşınırlar. Sürfələr isə yumurtadan çıxanda qidasız qalıb ölürlər.

Quşlarla tozlanma

Akvilegiya kimi quşlarla tozlanan çiçəklər, adətən, iri, parlaq qırmızı və ya sarı rəngdə olsalar da, ətirli olmurlar. Quşlarda iybilmə hissi o qədər də inkişaf etmədiyindən, bu çiçəklərdə qoxu istehsalını təşviq edən seçici təzyiq yaranmamışdır. Buna baxmayaraq, bu çiçəklər tozlandırıcı quşların yüksək enerji tələbatını qarşılamaq üçün şəkərli nektar istehsal edirlər. Çiçəyin aşağı hissəsində yerləşən nektariyalar tərəfindən istehsal olunan nektarın əsas funksiyası tozlandırıcını "mükafatlandırmaq"dır. Belə güllərin ləçəkləri, adətən, birləşərək, quşun dimdiyinə uyğun şəkildə formalaşmış çiçək borusu əmələ gətirir.

▼ Akvilegiya çiçəyindən nektar içən kolibri.



TozlanmanınYolları

Tozlanma tozcuqların toxumlu bitkinin toxumluq olan hissəsinə ötürülməsidir. Açıqtoxumlularda bu ötürmə və ya köçürmə tozluqdan ağızcığa olur. Tozlanma külək, su və ya heyvanlar vasitəsilə baş verə bilər **(Şəkil 38.4)**. Otlar və bir çox ağac da daxil olmaqla, küləklə tozlanan növlərdə böyük miqdarda kiçik ölçülü tozcuğun sərbəst buraxılması tozcuqların küləklə yayılmasından yaranan qeyri-müəyyənliyi balanslayır. Tozcuqlara qarşı alergiyası olan hər kəsin də bildiyi kimi, ilin müəyyən vaxtlarında hava tozcuq dənələri ilə dolu olur. Su bitkilərinin bəzi növləri tozcuqlarının yayılması üçün sudan asılıdırlar. Açıqtoxumlu növlərinin əksəriyyətində isə tozlanma, tozcuqları birbaşa bir çiçəkdən digərinə ötürən böcək, quş və ya digər heyvan tozlandırıcılardan asılıdır.

TƏKAMÜL Çiçəklər tozcuq və nektar formasında təqdim etdikləri qida ilə heyvan tozlandırıcıları cəlb edirlər. Müəyyən bir bitki növünə sadiq olan tozlandırıcı cəlb etmək, tozcuğun eyni növün başqa bir çiçəyinə köçürülməsini təmin etməyin effektiv yoludur. Buna görə təbii seçmə müəyyən bir çiçəyin effektiv bir heyvan növü tərəfindən mütəmadi olaraq tozlanmasına imkan yaradan sapmalara üstünlük verir. Bir bitki növü çiçəklərinin tozlandırıcılar tərəfindən daha yüksək qiymətləndirilməsinə gətirib çıxaran xüsusiyyətlər inkişaf etdirməsi, tozlandırıcıların üzərində, bu çiçəklərdən qida əldə edə bilmək qabiliyyəti qazanmaq istiqamətində, seçici bir təzyiq əmələ gətirir. Canlıların belə bir qarşılıqlı əlaqədə, digərinin yaratdığı seçmə təzyiqlərə cavab olaraq, keçirdiyi dəyişikliyə **birgə təkamül** deyilir. Məsələn, bəzi növlərdə ləçəklər birləşərək dibində nektarın olan

▼ **Şəkil 38.5 Çiçək və həşərat tozlandırıcının birgə təkamülü.** *Angraecum sesquipedale*-nin uzun çiçək borusu, tozlandırıcısı olan qırğı güvəsi *Xanthopan morganii praedicta*-nın 28 cm uzunluqdakı xortumu ilə birgə təkamül edib. Güvənin adı Darwin-in onun mövcudluğunu təxmin etməsindən irəli gəlir.



uzun, boruyabənzər quruluşlar meydana gətirirlər. Charles Darwin-ə görə, çiçəklə böcək arasında gedən bu yarışın nəticəsində çiçək borusunun uzunluğu ilə böcəyin ağız aparatının uzunluğu arasında uzlaşmalar meydana gələ bilər. Darwin Madaqaskarda böyüyən uzun, boruyabənzər bir çiçəyin uzunluğuna əsaslanaraq, 28 cm uzunluğunda ağız aparatına malik tozlandırıcı güvənin olduğunu proqnozlaşdırmışdı. Belə bir güvə Darwin-in ölümündən iyirmi il sonra kəşf edilmişdir **(Şəkil 38.5)**.

İqlim dəyişikliyi bitki və tozlandırıcı heyvanlar arasında uzun müddət davam edən münasibətlərə təsir göstərə bilər. Məsələn, Qayalı Dağlara (*Rocky Mountain*) xas olan iki zolaqlı arı növündə dilin uzunluğu 40 il əvvəlki eyni növ arılarla müqayisədə 25% daha qısadır. Uzun dilli tozlandırıcılar tələb edən çiçəklərin populyasiyası Qayalı Dağlarda hökm sürən isti hava şəraitinə görə azalmışdır. Nəticədə, qısa dilləri olan zolaqlı arılara üstünlük verən seçici təzyiq formalaşmışdır.

Örtülütoxumluların Həyat Dövrəsi: Ümumi Baxış

Tozlanma örtülütoxumluların həyat dövrəsindəki mərhələlərdən, sadəcə, biridir. **Şəkil 38.6** qametofit inkişafı, tozcuq boruları ilə sperm ötürülməsini, ikiqat mayalanma və toxum inkişafına fokuslanmış formada bütöv həyat dövrəsinin icmalını əks etdirir.

Toxumlu bitkilərin təkamülü boyunca qametofitlər ölçü baxımından kiçilmiş və qidalanma üçün, tamamilə sporofitdən asılı vəziyyətə düşmüşlər (Şəkil 30.2). Örtülütoxumluların qametofitləri bir çox bitkidə kiçilmiş olub, sadəcə, bir neçə hüceyrədən ibarət olur ki, bu heceyrələr də mikroskopikdirlər və inkişafları qoruyucu toxumalarla ətrafdan təcrid olunub.

Dişi Qametofitlərin (Rüşeym Kisələrinin) İnkişafı

Dişicik inkişaf etdikcə yumurtalığın şişkin dərinliklərində bir və ya bir-neçə toxumluq formalaşmağa başlayır. Hər bir toxumluğun içərisində **rüşeym kisəsi** olaraq bilinən dişi qametofit inkişaf edir. Rüşeym kisəsinin formalaşması toxumluq daxilindəki meqasporangium 1 adlı toxuma içərisində baş verir. Hər bir meqasporangium *mikropil* adlanan boşluq olmaq şərtilə, iki *divar* qatı ilə əhatələnir (sporofit toxuma təbəqələri olan divarlar daha sonra toxum örtüyünə çevrilirlər). Toxumluq daxilindəki meqasporangiumda yerləşən bir hüceyrənin (*meqasporosit* və ya meqaspor ana hüceyrəsi) böyüyüb meyoz keçirərək dörd haploid **meqasporu** əmələ gətirməsilə dişi qametofitin inkişafı başlayır. Dörd meqaspordan yalnız biri salamat qalır, digərləri isə məhv olur.

Canlı qalmış meqasporun nüvəsi sitokinezsiz mitozla üç dəfə bölünərək səkkiz haploid nüvəyə malik bir ədəd iri hüceyrə əmələ gətirir. Bu çoxnüvəli kütlə membranlarla ayrılaraq rüşeym kisəsini əmələ gətirir. Rüşeym kisəsinin mikropilinin yaxınlığında olan və sinergid adlanan iki hüceyrəsi yumurtanın yanında yer alaraq, tozcuq borusunu rüşeym kisəsinə cəlb etməyə kömək edir. Yerdə qalan, **qütbi nüvə** adlanan iki nüvə ayrı-ayrı hüceyrələrə ayrılmır və rüşeym kisəsinin iri mərkəzi hüceyrəsinin sitoplazmasını paylaşmağa davam edirlər. Beləliklə, yetişmiş rüşeym kisəsi yeddi hüceyrəyə paylanmış səkkiz nüvə ehtiva edir və mayalandığı təqdirdə toxuma çevriləcək olan toxumluğa, bununla da, meqasporangium tərəfindən əhatə olunmuş rüşeym kisəsi ilə ikiqat divara sahib olur.

Tozcuq Dənələrində Erkək Qametofitin İnkişafı

Erkəkciklər istehsal olunduqca, hər bir tozluqda 2 tozcuq kisələri adlanan dörd mikrosporangium inkişaf edir. Mikrosporangiumların içində çox sayda mikrosporosit və ya mikrospor ana hüceyrəsi adlanan diploid hüceyrələr yerləşir. Hər mikrosporosit meyoz keçirərək dörd haploid **mikrospor** 3 əmələ gətirir və bunların hər biri, öz növbəsində, bir haploid qametofitə çevrilir. Hər mikrospor bundan sonra mitoz keçirərək, yalnız iki hüceyrədən (*generativ hüceyrə və boru hüceyrəsi*) ibarət erkək qametofitə çevrilir. Bu iki hüceyrə ilə spor divarı birlikdə, **tozcuq dənəsini** əmələ gətirir. Həm mikrospor, həm də tozluq tərəfindən istehsal olunan materialdan ibarət spor divarı, adətən, hər növə xas naxışa sahib olur. Erkək qametofit inkişaf etdikcə, generativ hüceyrə boru hüceyrəsinin içinə keçir və beləliklə də, boru hüceyrəsinin daxilində müstəqil bir hüceyrə formlaşır.

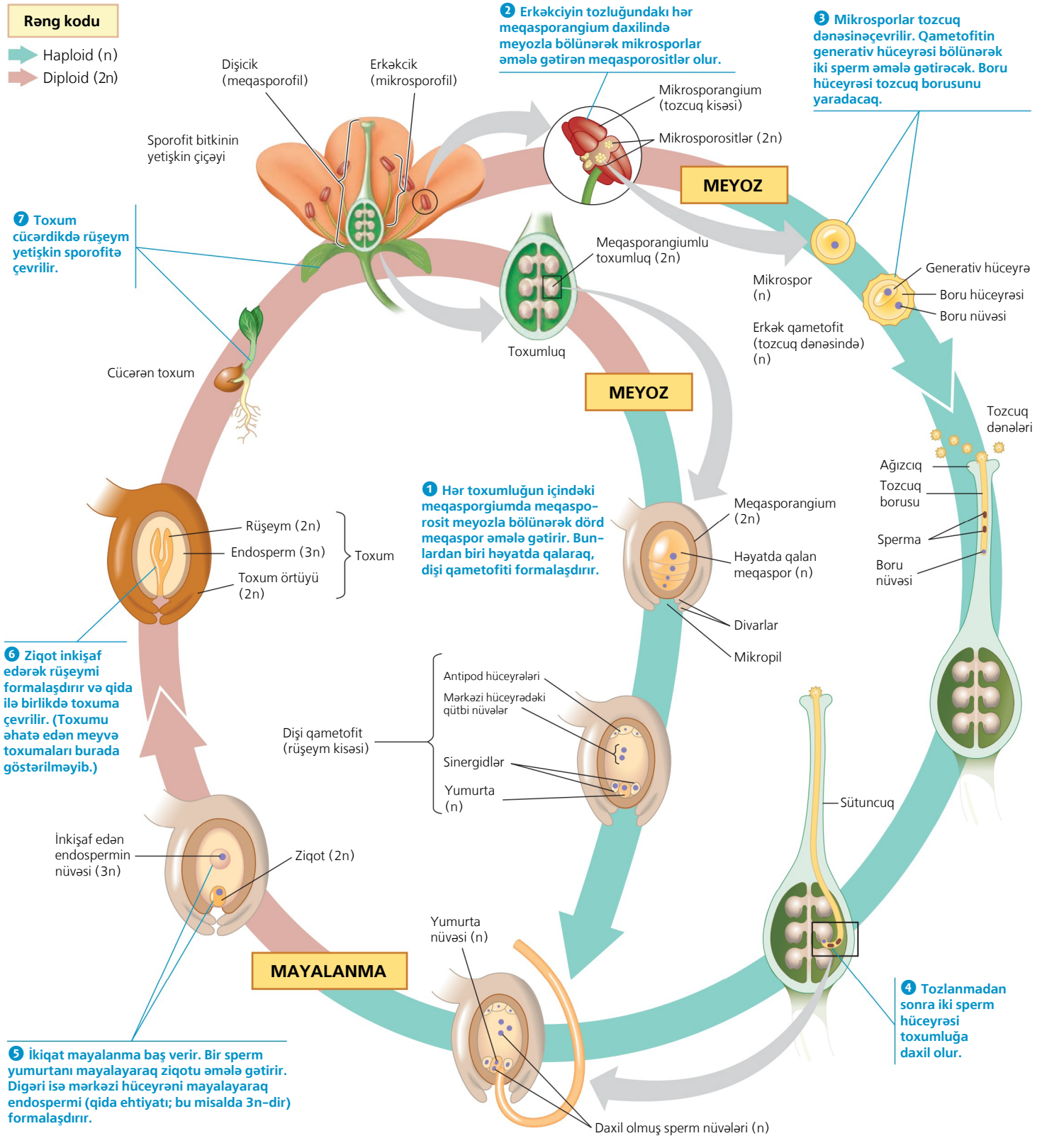
Tozcuq Borularında Spermin Ötürülməsi

Mikrosporangium açılaraq tozcuqları buraxdıqdan sonra, tozcuqlar ağızcığın səthinə ötürülüb tozlanma aktını həyata keçirə bilər. Tozlanma anındakı tozcuq dənəsi, adətən, ancaq boru hüceyrəsi ilə generativ hüceyrədən ibarət olur. Bunun ardından tozcuq su qəbul edir və spermi dişi qametofitə çatdıran, **tozcuq borusu** adlanan hüceyrəvi çıxıntı istehsal edərək cücərir. Tozcuq borusu sütuncuq boyu irəlilədikcə generativ hüceyrənin nüvəsi mitozla bölünərək iki sperm istehsal edir və bu hüceyrələr boru hüceyrəsinin içində qalır. Tozcuq borusunun ucu sinergidlər tərəfindən buraxılan kimyəvi cəlbedicilərə cavab olaraq, mikropilə doğru böyüdükcə boru hüceyrəsinin nüvəsi iki spermdən qabaqda gedir. Tozcuq borusunun gəlişi iki sinergiddən birinin məhvini başladaraq rüşeym kisəsinə yolu açır. Bunun ardından boru nüvəsi və iki sperm tozcuq borusundan dişi qametofitin yaxınlığına düşür 4.

İkiqat Mayalanma

İki qametin birləşməsi **- mayalanma -** iki sperm dişi qametofitə çatdıqdan sonra baş verir. Bir sperm yumurtanı mayalayaraq, ziqotu formalaşdırır. Digər sperm isə iki qütbi nüvə ilə birləşərək, dişi qametofitin iri mərkəzi hüceyrəsinin mərkəzində triploid (3n) nüvə əmələ gətirir. Bu hüceyrə toxumun qida

Şəkil 38.6 Örtülütoxumluların həyat dövrəsi. Sadəlik üçün bir dişiciyə (sadə genisey) malik olan çiçək göstərilmişdir. Növlərin çoxunda çoxlu sayda bitişmiş və ya ayrı dişiciklər olur.



VİZUAL BACARIQ ➤ *Mitoz bölünmənin ən çoxu bu həyat dövrəsinin hansı mərhələsində baş verir?*

ehtiyatı rolunu oynayaraq, **endosperm** adlı toxumanı formalaşdıracaq ❺. İki sperm hüceyrəsinin dişi qametofitin fərqli nüvələri ilə birləşməsinə **ikiqat mayanalanma** deyilir. İkiqat mayalanma endospermin ancaq yumurtanın mayalandığı toxumluqlarda formalaşmasını təmin edərək, qidanın məhsuldar olmayan toxumluqlara israf edilməsinin qarşısını alır. İkiqat mayalanma zamanı boru nüvəsi, yerdə qalan sinergid və antipod hüceyrələr məhv olur.

Toxumun İnkişafı

❻ İkiqat mayalanmanın ardından hər toxumluq bir toxuma çevrilir. Bununla paralel olaraq, yumurtalıq, toxumları əhatə edən və onların külək və ya heyvanlar tərəfindən yayılmasına kömək edən, meyvəyə çevrilir. Ziqot inkişaf edib sporofit rüşeymi formalaşdırdıqca, toxum növdən-növə dəyişilən nisbətlərdə protein, yağ və nişasta toplayır. Bu isə toxumları əsas qida itkisi yerlərindən biri edir. Əvvəldə karbohidrat və digər qidalar toxumun endospermində toplansa da, daha sonra, növdən asılı olaraq, rüşeymin şişməkdə olan ləpə yarpaqları (toxum yarpaqları) bu funksiyanı öz üzərinə götürür. Toxum cücərdikdə ❼ rüşeym yeni sporofitə çevrilir. Yetişkin sporofit öz çiçək və meyvəsini istehsal etməyə başlayır: həyat dövrəsi bu şəkildə tamamlansa da, toxumluğun yetişkin toxuma çevrilməsinə daha ətraflı nəzər salmağa ehtiyac var.

Toxumun İnkişafı və Strukturu: *Daha Yaxından Baxış*

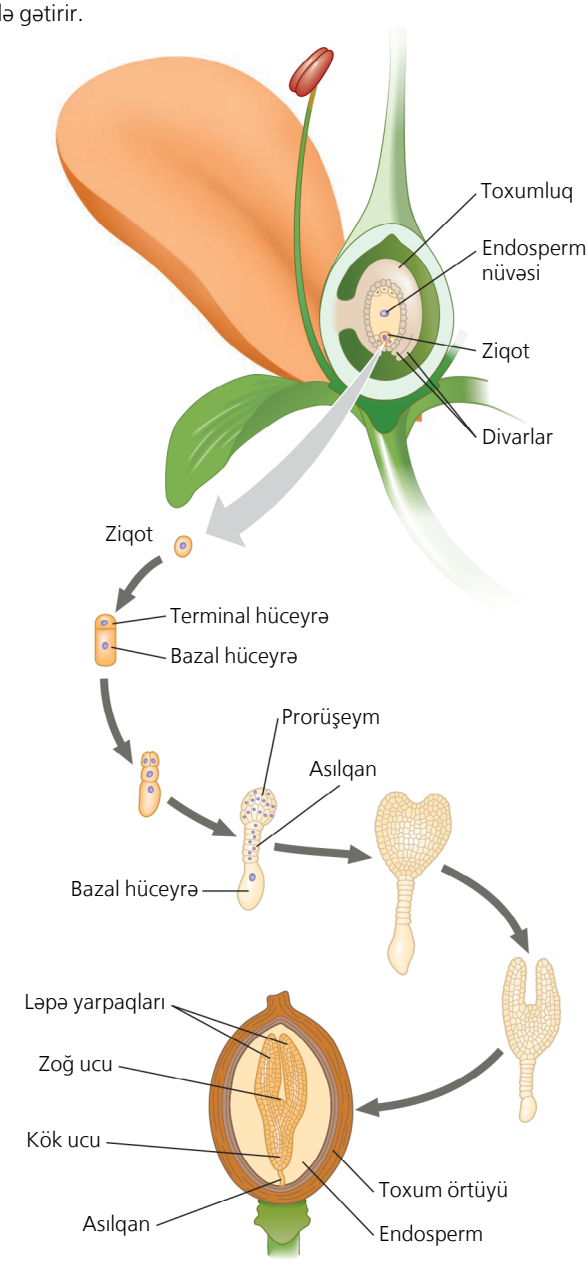
Uğurlu tozlanma və ikiqat mayalanmadan sonra toxum formalaşmağa başlayır. Bu proses zamanı həm endosperm, həm də rüşeym inkişaf edir. Yetişkin halda olan **toxum** fəaliyyətsiz rüşeym, onu əhatələyən qida ehtiyatı və qoruyucu təbəqələrdən ibarət olur.

Endospermin İnkişafı

Endosperm, adətən, rüşeymdən əvvəl inkişaf edir. İkiqat mayalanmadan sonra toxumluqdakı mərkəzi hüceyrənin tripoid nüvəsi bölünərək, südə bənzər konsistensiyası olan, çoxnüvəli "superhüceyrə" əmələ gətirir. Sitokinez sitoplazmanı bölmələrə ayıraraq nüvələr arasında membranlar əmələ gətirəndə bu maye kütləsi (endosperm) çoxhüceyrəli formaya keçir. Bu "lüt" hüceyrələrin müəyyən bir nöqtədə hüceyrə divarı istehsal etməsi ilə endosperm qatı hal alır. Hind qozunun "südü" və "əti" maye və qatı endosperm örnəkləridir. Partlamış qarğıdalının ağ, havalı hissəsi də endospermin bir örnəyidir. Cəmi üç dənli bitkinin – buğda, qarğıdalı və düyü endospermi insanların həyatda qalması üçün lazım olan qida enerjisinin böyük hissəsini təmin edir.

Dənli bitkilərdə və birləpəlilərin çoxunda, o cümlədən, bir çox ikiləpəlilərdə endosperm cücərmədən sonra cücərtinin istifadə edə biləcəyi qida maddələrini özündə ehtiva edir. Digər ikiləpəli toxumlarda toxumun inkişafı tamamlanmadan öncə endospermdəki qida ehtiyatı ləpə yarpaqlarına keçir və ona görə də, yetişkin toxumda endosperm olmur.

Şəkil 38.7 İkiləpəli bitkidə rüşeymin inkişafı. Toxumluq yetişkin toxum yaradana qədər, divarlar isə bərkiyərək qalınlaşıb toxum örtüyünə çevrilənədək, ziqot elementar orqanlara malik olan rüşeymi əmələ gətirir.



Rüşeymin İnkişafı

Ziqotun ilk mitoz bölünməsi asimmetrik olub, mayalanmış yumurtanı bazal və terminal hüceyrəyə ayırır **(Şəkil 38.7)**. Növbəti mərhələlərdə rüşeymin böyük hissəsi terminal hüceyrədən əmələ gəlir. Bazal hüceyrə bölünməyə davam edərək, rüşeymi ana bitkiyə bağlayan asılqan adlanan hüceyrələrdən ibarət sapı əmələ gətirir. Asılqan ana bitkidən, bəzi növlərdə isə endospermdən rüşeymə qida köçürülməsinə kömək edir. Asılqan uzandıqca rüşeymi qidalı və qoruyucu təbəqələrin içinə doğru basır. Buna paralel olaraq, terminal hüceyrə bir neçə dəfə bölünərək asılqana bağlı olan kürəvi prorüşeymi (erkən rüşeym) əmələ gətirir. Ləpə yarpaqları prorüşeym üzərində qabarıqlar

şəklində inkişaf etməyə başlayır. İki ləpə yarpağına malik ikiləpəli rüşeym bu mərhələdə ürəkşəkilli olur.

İbtidai ləpə yarpaqları əmələ gəldikdən sonra rüşeym uzanmağa başlayır. Rüşeym zoğunun təpəsi iki ləpə yarpağının arasında yerləşir. Rüşeymin əks tərəfində, asılqanın bağlandığı yerdə kök təpəsi formalaşır. Toxum cücərəndən sonra, bitkinin həyat periodu ərzində zoğ və kökün ucundakı apikal (təpə) meristemlər birincili böyüməni davam etdirirlər (Şəkil 35.11).

Yetişkin Toxumun Strukturu

İnkişafının son mərhələlərində toxum su itirərək, suyun ümumi çəkidəki nisbətini 5-15%-ə qədər azaldır. Qida ehtiyatı (ləpə yarpaqları, endosperm və ya hər ikisi) ilə əhatələnmiş rüşeym **fəaliyyətsizlik** fazasına keçir, yəni böyüməni kəsir və metabolizmi demək olar ki, dayandırır. Rüşeym və onun qida ehtiyatını əhatə edən sərt qoruyucu **toxum örtüyü** toxumluğun divarından əmələ gəlir. Bəzi növlərdə fəaliyyətsizlik halı rüşeymin özündən deyil, zədələnməmiş toxum örtüyündən qaynaqlanır.

İkiləpəli bitki olan lobyanın toxumunu ikiyə ayırsaq, rüşeymin iki qalın, lətli ləpə yarpaqlarına bağlanmış uzun struktur olan rüşeym oxundan ibarət olduğunu görə bilərik **(Şəkil 38.8a)**. Rüşeym oxunun aşağı hissəsində ləpə yarpaqlarının birləşdiyi yer **hipokotil** (Yunanca, *hypo*, aşağı; *-kotil*, kotiledon yəni ləpə yarpaqları) adlanır. Hipokotil rüşeym kökü və ya **radikl** adlanan strukturda sonlanır. Rüşeym oxunun ləpə yarpaqlarının birləşdiyi yerin yuxarısında və ilk cüt xırda yarpağın aşağısındakı bölgəsinə **epikotil** (Yunanca, *epi*, yuxarı) deyil. Epikotil, cavan yarpaqlar və zoğ apikal meristeminə birlikdə *lələk cik* deyilir.

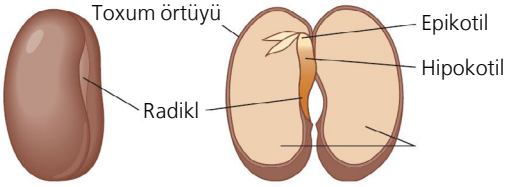
Toxum cücərməzdən əvvəl lobyanın ləpə yarpaqları toxumun inkişafı zamanı endospermdən aldıqları karbohidratlar sayəsində nişasta ilə dolu olur. Lakin bəzi ikiləpəli növlərində, məsələn, gənəgərçəkdə (*Ricinus communis*) qida ehtiyatı endospermdə saxlanılır və ləpə yarpaqları kiçik olur. Toxum cücərəndə ləpə yarpaqları qidanı endospermdən udub rüşeymin yerdə qalan hissəsinə ötürür.

Birləpəli rüşeymində, sadəcə bir ədəd ləpə yarpağı olur **(Şəkil 38.8b)**. Otlarda, o cümlədən, qarğıdalı və buğdada *skutellum* (Latınca, *scutella*, kiçik qalxan sözündən, quruluşuna istinadən) adlanan ixtisaslaşmış ləpə yarpağı olur. Geniş səth sahəsinə malik skutellum endospermin səthinə yapışır və cücərmə zamanı oradan qida maddələrini udur. Ot toxumunun rüşeymi iki qoruyucu təbəqə ilə əhatələnir: cavan zoğu əhatələyən **koleoptil** və cavan kökü əhatələyən **koleoriza**. Hər iki struktur cücərmənin ardından torpağı dəlməyə kömək edir.

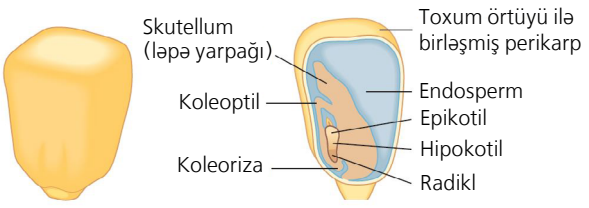
Toxum Fəaliyyətsizliyi: Sərt Dövrlər Üçün Adaptasiya

Toxum fəaliyyətsizliyini qırmaq üçün tələb olunan

Şəkil 38.8 Toxumun strukturu.



(a) Adi lobya, iki ləpə yarpağına malik ikiləpəli. Toxum cücərməzdən əvvəl lətli ləpə yarpaqlarında endospermdən udulan qida maddələri toplanır.



(b) Qarğıdalı, birləpəli. Digər biləpəlilər kimi qarğıdalının da yalnız bir ləpə yarpağı olur. Qarğıdalı və digər otlarda skutellum adlanan iri ləpə yarpağı var. Cavan zoğ koleoptil, cavan kök isə koleoriza adlı strukturla əhatələnmiş olur.

ƏLAƏQ QUR ➤ *Ləpə yarpağı sayındakı fərqdən əlavə, birləpəli və ikiləpəlilər bir-birindən necə fərqlənir? (Şəkil 30.16)*

VİZUAL BACARIQ ➤ *Hansı yetişkin toxumda endosperm yoxdur? Endospermdə nə baş verib?*

mühit şəraiti növdən-növə dəyişir. Bəzi toxum növləri uyğun mühitə düşən kimi cücərməyə başlayır. Digərləri uyğun yerdə olsalar belə, mühitdən xüsusi bir siqnal almadan, fəaliyyətsizlik fazasından çıxmırlar.

Fəaliyyətsizliyi qırmaq üçün xüsusi bir siqnal tələbatı cücərmənin ən uyğun zaman və məkanda baş vermə ehtimalını artırır. Məsələn, bir çox səhra bitkisi yalnız böyük miqdarda yağıntı düşdükdən sonar cücərir. Yüngül bir çiskin onları fəaliyyətsizlikdən oyada bilsəydi, cücərtilər qısa zamanda, böyümə üçün yararsız dərəcədə qurumuş torpaqla qarşı-qarşıya qalardılar. Təbii yanğınların tez-tez baş verdiyi yerlərdə bir çox toxum fəaliyyətsizliyi qırmaq üçün yüksək istilik və ya tüstüyə ehtiyac duyur. Qışların sərt keçdiyi yerlərdə toxumlar cücərməzdən əvvəl uzun müddət soyuğa məruz qalmağa ehtiyac duya bilir; ona görə də, yayda və ya payızda səpilmiş toxumlar növbəti ilin yazına qədər cücərmir və bu şəkildə, növbəti qış mövsümü başlamazdan əvvəl özü üçün uzun böyümə dövrü yaradır. Məsələn, bəzi kahı növlərindəki kimi kiçik toxumlar cücərmə üçün işıq tələb edir və yalnız, cücərtilər torpağın səthindən çıxa biləcəyi qədər dayaz basdırılanda fəaliyyətsizlik fazasından çıxırlar. Bəzi toxumlar cücərmək üçün hansısa heyvanın həzm sistemindən keçərək, örtüyünün kimyəvi yolla zəiflədilməsini tələb edir və buna görə də heyvan artıqlarından cücərməzdən əvvəl uzaqlara daşına bilirlər.

Fəaliyyətsiz toxumun nə qədər müddət məhsuldar qalıb, cücərmək qabiliyyətini itirməməsi bitkinin növü və mühit şərtlərindən asılı olaraq, bir neçə gündən onilliklərə və daha uzun zaman kəsiyinə qədər dəyişir. Məhsuldar bir bitkini əmələ gətirə bilmiş, karbon-14-lə mühafizə olunmuş ən yaşlı toxum İsraildəki 2000

illik xurma toxumu olmuşdur. Toxumların çoxu bir və ya iki il, cücərmək üçün uyğun şərtlər yarananadək həyatda qalmağı bacaracaq qədər dözümlüdürlər. Buna görə də, torpaqda illərlə toplanmış cücərməmiş toxum ehtiyatı var. Ətraf mühitdə baş verən yanğın kimi fəsadlardan sonra bitkilərin sürətlə ortaya çıxmasının da səbəbi məhz budur.

Toxumdan Yetişkin Bitkiyə Qədər Sporofit İnkişafı

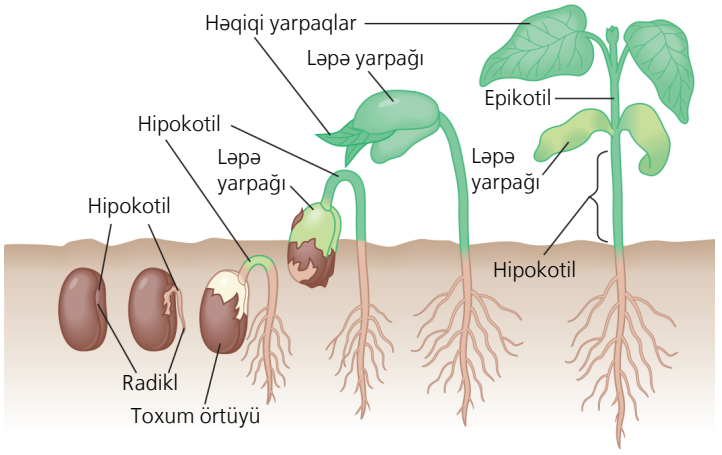
Ətraf mühit böyüməsi üçün əlverişli olduqda, toxum fəaliyyətsizlik fazasından çıxır və cücərməyə başlayır. Cücərmənin ardından gövdə, yarpaq və köklər böyüyür və bir nöqtədə çiçəkləmə baş verir.

Toxumun Cücərməsi

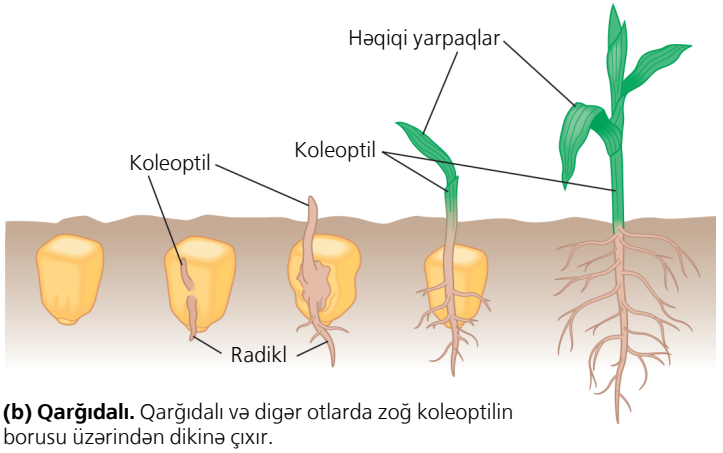
Toxumun cücərməsi **imbibisiya**, yəni aşağı su potensialına malik quru toxumun su qəbul etməsi ilə başlayır. İmbibisiya nəticəsində toxum genişlənərək örtüyünü partladır və rüşeymdə böyümənin yenidən başlamasını tətikləyən dəyişmələr baş verir. Suyun qəbulundan sonra enzimlər endosperm və ya ləpə yarpaqlarında toplanmış ehtiyat qidanı həzm etməyə başlayır və ortaya çıxan qidalı maddələr rüşeymin böyüyən bölgələrinə köçürülür. Cücərən toxumdan çıxan ilk orqan radikl, yəni rüşeym köküdür. Kök sisteminin inkişafı toxumu torpağa pərçimləyir və onu hüceyrələrin genişlənməsi üçün lazım olan su ilə təmin edir. Davamlı su qaynağının olması növbəti mərhələ olan zoğ ucunun torpaq səthinin üzərindəki quru şəraitə çıxa bilməsi üçün ilkin zəruri şərtdir. Məsələn, lobyada hipokotildə qarmaq əmələ gəlir və böyümə bu qarmağı torpağın üstünə doğru itələyir **(Şəkil 38.9a)**. Hipokotil işığa çıxandan sonra düzləşir, ləpə yarpaqları bir-birindən ayrılır və artıq açığa çıxmış zərif epikotil ilk həqiqi yarpaqlarını (yəni, toxum və ya ləpə yarpaqlarını deyil) açır. Bu yarpaqlar genişlənib yaşıllaşır və fotosintez yolu ilə qida istehsal etməyə başlayır. Qida ehtiyatı böyüyən rüşeym tərəfindən tükədilən ləpə yarpaqları isə büzüşərək düşür.

Qarğıdalı və digər otlar kimi bəzi birləpəlilər torpaqdan çıxmaq üçün fərqli metoddan istifadə edirlər **(Şəkil 38.9b)**. Koleoptil torpağı dələrək açığa çıxır. Zoğun ucu koleoptil tərəfindən yaradılan tunelin içində böyüyür və torpaqdan çıxanda koleoptilin ucunu parçalayıb çıxır.

▼ Şəkil 38.9 Toxum cücərməsinin iki yolu.



(a) Lobya. Lobyada hipokotil qarmağının düzləşməsi ləpə yarpaqlarını torpaqdan dartıb çıxarır.



(b) Qarğıdalı. Qarğıdalı və digər otlarda zoğ koleoptilin borusu üzərindən dikinə çıxır.

VİZUAL BACARIQ ➤ *Lobya və qarğıdalıda torpaqdan çıxmaqda olan zoğ sistemi hansı yolla qorunur?*

Böyümə və Çiçəklənmə

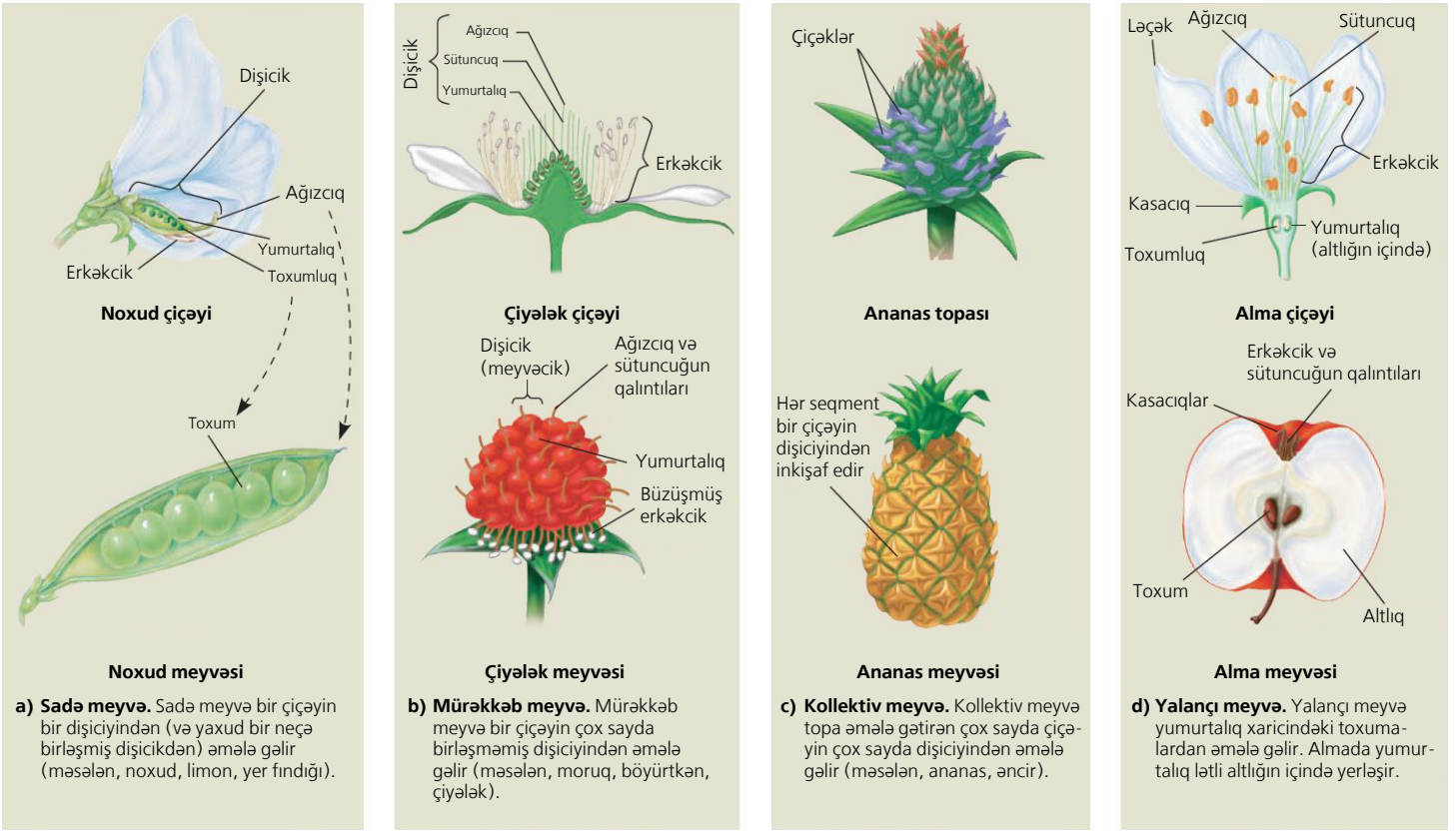
Toxum cücərib fotosintezə başladıqdan sonra bitkinin resurslarının böyük hissəsi gövdə, yarpaq və köklərin böyüməsinə cəlb olunur (buna *vegetativ böyümə* deyilir). Birincili və ikincili böyüməni ehtiva edən bu böyümə prosesi meristem hüceyrələrinin fəaliyyətindən qaynaqlanır (Başlıq 35.2). Bu mərhələdə, adətən, ən yaxşı strategiya çiçəklənmə (reproduktiv) fazasına girməzdən əvvəl mümkün qədər çox fotosintez edib böyüməkdir.

Müəyyən bitki növünün çiçəkləri ilin müəyyən vaxtı qəfildən və eyni vaxtda çıxır. Belə zamanlama, cinsi çoxalmanın əsas üstünlüyü olan, nəsil-xarici çoxalmanı təşviq edir. Çiçəyin formalaşması zoğ apikal meristemində vegetativ böyümə tərzindən reproduktiv böyümə tərzinə keçiddən asılıdır. Çiçək meristeminə keçid mühit (məsələn, günün uzunluğu)

▼ Şəkil 38.10 Çiçəkdən meyvəyə keçid. Burada göstərilmiş Amerika çiçəbaharında olduğu kimi, çiçəklər mayalandıqdan sonra erkəkciklər və ləçəklər qopur, ağızcıq və sütuncuq büzüşür, inkişaf etməkdə olan toxumları ehtiva edən yumurtalıq divarları isə şişərək meyvələri formalaşdırır. İnkişaf edən toxum və meyvələr ən əsas şəkər mənsəblərinə çevrilirlər.



Şəkil 38.11 Fərqli meyvə siniflərinin inkişafı.



və daxili siqnalların (Başlıq 39.3) kombinasiyasından asılıdır. Çiçəklənməyə keçid başladıqdan sonra hər orqanın çiçək meristemindən çıxma sırası onun kasacıq, ləçək, erkəkcik və ya dişiciyə çevriləcəyini müəyyən edir (Şəkil 35.36).

Meyvə Strukturu və Funksiyası

Toxum cücərib yetişkin bir bitkiyə çevrilməzdən əvvəl, ilkin olaraq, uyğun torpağa düşməlidir. Bu prosesdə meyvələr vacib rol oynayır. **Meyvə** çiçəyin yetişkin yumurtalığıdır. Toxumlar toxumluqdan əmələ gəldiyi kimi, çiçək də meyvəyə çevrilir **(Şəkil 38.10)**. Meyvə əhatə etdiyi toxumları qoruyur və yetişdikdən sonra onların külək və ya heyvanlar tərəfindən yayılmasına kömək edir. Mayalanma yumurtalığın meyvəyə çevrilməsinə səbəb olan hormonal dəyişiklikləri tətikləyir. Tozlanmayan çiçək, adətən meyvəyə çevrilmir, zamanla solub məhv olur.

Meyvənin inkişafı zamanı yumurtalıq divarı meyvənin qalınlaşmış xarici divarı olan *perikarpa* çevrilir. Bəzi meyvələrdə, məsələn, soyada yumurtalıq divarı yetişkin halda tamamilə quruyur, digər meyvələrdə is, məsələn, üzümdə lətli qalır. Şaftalı kimi başqa bir bitkidə isə yumurtalığın daxili hissəsi daşlaşır (çəyirdək), xarici hissəsi isə lətli qalır. Yumurtalıq böyüdükcə çiçəyin qalan hissələri, adətən, solub düşür.

Meyvələr inkişaf mənşəyindən asılı olaraq bir neçə növə ayrılır. Meyvələrin çoxu tək və ya birləşmiş dişicikdən əmələ gəlir və **sadə meyvələr** adlanır **(Şəkil 38.11a)**. **Mürəkkəb meyvə** hər biri kiçik bir meyvəyə çevrilən bir neçə ayrı dişiciyə sahib bir çiçəkdən yaranır **(Şəkil 38.11b)**. Moruqda olduğu kimi, bu "meyvəciklər" bir çiçək yatağında toplaşmış halda olurlar. **Kollektiv meyvə** topa çiçəkdən (bir-birinə yaxın şəkildən toplanmış çiçək qrupundan) əmələ gəlir. Çox sayda yumurtalıq divarı qalınlaşdıqca birləşərək bir meyvə əmələ gətirə bilər; buna misal olaraq ananası göstərmək olar **(Şəkil 38.11c)**.

Bəzi örtülütoxumlularda çiçəyin digər hissələri də bizim meyvə olaraq tanıdığımız struktura töhfə verir. Belə meyvələrə **yalançı meyvələr** deyilir. Alma çiçəklərində yumurtalıq çiçək yatağının içində yerləşir və bu sadə meyvənin lətli hissəsi, əsasən, genişlənmiş çiçək yatağından əmələ gəlir; yalnız almanın özəyi yumurtalıqdan əmələ gəlir **(Şəkil 38.11d)**. Başqa bir misal çiyələkdir: burada mürəkkəb meyvə genişlənmiş çiçək yatağı və çox sayda kiçik, hər biri bir toxum daşıyan meyvəciklərdən ibarət olur.

Meyvələr, adətən, toxumlar inkişafını başa vuranda yetişir. Məsələn, soya kimi quru meyvənin yetişməsi zamanı meyvə toxuması yaşlanıb qurusa da, lətli meyvələrdə proses daha mürəkkəb şəkildə baş verir. Hormonlar arasındakı kompleks qarşılıqlı əlaqələr nəticəsində toxumları ətrafa yayan heyvanları cəlb edən meyvələr istehsal olunur. Enzimlər hüceyrə divarının tərkib hissələrini parçaladıqca, meyvənin "əti" yumşal-

▼ Şəkil 38.12 Meyvə və Toxumun Yayılması.

Bitkinin həyatı münbit şərait tapmasından asılıdır. Ana bitkinin yanına düşüb cücərən toxumun qida uğrundan uğurla rəqabət aparma şansları aşağıdır. Yaxşı inkişaf etmək üçün toxumlar geniş əraziyə yayılmalıdırlar. Bitkilər toxumlarını yaymaq üçün biotik və abiotik (su, külək) amillərdən istifadə edirlər.



Su ilə yayılma

▶ Su üzündə qalan bəzi toxum və meyvələr dənizdə aylarla, illərlə həyatda qala bilirlər. Hind qozunda toxum rüşeymi ilə lətli ağ "ət" (endosperm), su üzündə qala bilən, lifli qabıqla əhatələnmiş möhkəm və qalın bir qatın (endokarp) daxilində yerləşirlər.

Küləklə yayılma



▶ 12 cm-lik qanad genişliyinə malik *Alsomitra macrocarpa* toxumları yağışlı meşələrdə havada böyük dövrələr vura-vura süzürlər.

▼ Ağcaqayının qanadlı meyvəsi vertolyot pərləri kimi fırlanaraq meyvənin yerə düşmə sürətiniazaldır və bununla da, üfüqi küləklər tərəfindən uzağa aparılma şansını artırır.





▶ Süprümotu torpaqdan qoparaq, ərazi boyu süpürülür və bu zaman toxumlarını ətrafa saçır.



▲ Bəzi toxum və meyvələr mürəkkəb şəkildə budaqlanan tükcüklərdən əmələ gəlmiş çətirəbənzər "paraşüt"lərə bağlanırlar. Zəif meh belə zəncirotu "toxum"larını (əslində, birtərəfli meyvələrini) havaya qaldıra bilir.

Heyvanlarla yayılma



◀ Yatağan dəmirtikanının iti, mismarabənzər tikanları velosiped təkərlərini deşə, insan və digər heyvanları zədələyə bilir. Bu ağrılı "mismar"lar çıxarılıb atıldıqda toxumlar yayılır.

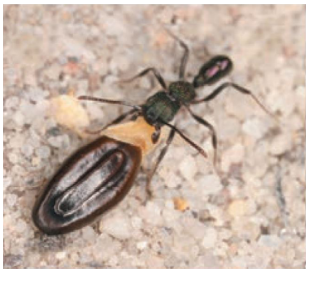


◀ Sincab kimi bəzi heyvanlar toxum və meyvələri yerin altında gizlədirlər. Heyvan ölərsə və ya toxumun yerini unudarsa, toxumların cücərməsi üçün yaxşı imkan yaranır.

▶ Yeyilə bilən meyvələrin içindəki toxumlar, adətən, nəcislə yayılır. Burada qara ayı nəcisi göstərilib. Bu yolla yayılma toxumları ana bitkidən çox uzağa aparmağa qadirdir.



▶ Yağ turşuları, aminturşular və şəkərlərlə zəngin "qidalı cisim"lərə malik toxumlar qarışqaları kimyəvi formada cəlb edirlər. Qarışqalar toxumları yeraltı yuvalarına apararaq, onlardakı qidalı cismi (şəkildə açıq rəngli görünən hissə) sürfələrə yedirirlər. Toxumun ölçüsü, forması və ya möhkəm qabığından dolayı, geri qalan hissəsi çox vaxt olduğu kimi yuvanın içində qalır və buradaca cücərir.



mağa başlayır. Bu zaman meyvənin rəngi, bir çox halda, yaşıldan başqa bir rəngə çevrilir və onun yarpaqlar arasından daha aydın görünməsinə imkan yaradır. Yetişmiş meyvədə üzvi turşu və ya nişasta molekulları qatılığı 20%-ə çatan şəkərə çevrildikcə, meyvə şirinləşməyə başlayır. **Şəkil 38.12** toxum və meyvələrin yayılmasında rol oynayan bəzi mexanizmləri təsvir edir. Bu hissədə örtülütoxumlularda cinsi çoxalmanın əsas xassələri – çiçəklər, ikiqat mayalanma və meyvələr haqda öyrəndiniz. Növbəti hissədə qeyri-cinsi çoxalmaya nəzər salacağıq.

YOXLAMA 38.1

1. Tozlanma ilə mayalanma arasındakı fərqi izah edin.
2. **ƏGƏR ➤** Çiçəklərdəki sütuncuqlar daha qısa olsaydı, tozcuq boruları rüşeym kisəsinə daha asanlıqla çata bilərdi. Bir çox çiçəkli bitkidə çox uzun sütuncuqların yaranmasını izah edən açıqlama təklif edin.
3. **ƏLAQƏ QUR ➤** İnsanın həyat dövrəsində bitki qametofitlərinə bənzər hansısa strukturlar varmı? Cavabınızı izah edin. (Şəkil 13.5 və 13.6-ya nəzər salın)

BAŞLIQ 38.2

Çiçəkli bitkilər cinsi, qeyri-cinsi və ya hər iki yolla çoxalır

Qeyri-cinsi çoxalma zamanı balalar təkcə bir valideyndən, yumurta və spermin birləşməsi olmadan əmələ gəlir. Nəticədə valideynlə genetik olaraq, eyni olan klon əmələ gəlir. Qeyri-cinsi çoxalma örtülütoxumlu və digər bitkilər arasında geniş yayılmasa da, bəzi növlər üçün çoxalmanın əsas formasıdır.

Qeyri-cinsi Çoxalma Mexanizmləri

Bitkilərdəki qeyri-cinsi çoxalma qeyri-müəyyən böyümə bacarığının bir hissəsidir. Bitki böyüməsi ixtisaslaşmamış, bölünən hüceyrələrdən ibarət meristem toxuması sayəsində qeyri-müəyyən müddətdə gedə bilir (Başlıq 35.2). Bundan əlavə, parenxima hüceyrələri bölünərək, daha ixtisaslaşmamış hüceyrə növlərinə başqalaşa və bununla da, itirilmiş bədən hissələrini yenidən yarada bilir. Bəzi bitkilərin qopmuş kök və ya gövdə parçaları bütöv bir bala canlıya çevrilə bilir; məsələn, kartofda "gözcük" (tumurcuq) olan bir hissə bütöv bir bitkiyə çevrilə bilər. Belə fraqmentləşmə, yəni ana bitkinin bütöv bir bala bitkiyə çevrilə bilən hissələrə ayrılması qeyri-cinsi çoxalmanın əsas növlərindən biridir. *Kalanchoe* yarpaqlarındakı əlavə bitkiciklər də fraqmentləşmənin qeyri-adi bir növü sayılır (Şəkil 35.7). Digər hallarda məsələn, ağcaqovaq ağacında ana bitkinin kök sistemi çox sayda əlavə zoğlar əmələ gətirir ki, bu zoğlar da sonradan ayrıca zoğ sisteminə çevrilirlər (Şəkil 38.13). Yuta ştatında bir ağcaqovaq klonunun genetik olaraq, eyni olan 47 000 ağac gövdəsindən ibarət olduğu təsbit olunmuşdur. Əlbəttə, kök sistemləri arasındakı bəzi əlaqələr zədələndiyindən, müəyyən ağaclar klondan ayrılsa da, buradakı hər bir ağac hələ də eyni genomu paylaşır.

Zəncirotu və bəzi başqa bitkilərdə qeyri-cinsi çoxalmanın fərqli bir mexanizmi inkişaf etmişdir. Bu bitkilər bəzən tozlanma və mayalanma olmadan toxum istehsal edə bilirlər. Toxumların qeyri-cinsi istehsalına apomiksis (Yunanca "qarışdırılmadan uzaq" mənasına gəlir) deyilir, çünki burada sperm və yumurtanın nəinki birləşməsi, hətta istehsalı belə baş vermir. Bunun əvəzində, toxumluqdakı bir diploid hüceyrə rüşeymi əmələ gətirir və toxumluq yetişkin toxuma çevrilir; zəncirotunda yaranan toxumlar küləklə yayılan meyvələr tərəfindən ətrafa yayılır. Beləliklə, bu bitkilər özlərini qeyri-cinsi proses vasitəsilə klonlasalar da, bir çox hallarda, cinsi çoxalmaya aid olan, toxum vasitəsilə çoxalmanın üstünlüklərindən də yararlanırlar. Hibrid təsərrüfat bitkilərində apomiksisə nail olmaq ona görə maraqlıdır ki, bu yolla hibrid bitkilər arzuolunan genlərə sahib olan genomlarını bütöv şəkildə növbəti nəsillərə ötürə bilərlər.

▼ Şəkil 38.13 Ağcaqovaq ağaclarında qeyri-cinsi çoxalma. Bəzi ağcaqovaqlıqlar qeyri-cinsi çoxalma ilə yaranmış minlərlə ağacdan ibarət olur. Hər ağaclıq bir ana bitkinin kök sistemindən yaranır. Buna görə də hər ağaclıq bir klondur. Fikir verin ki, fərqli ana bitkilərdən əmələ gəlmiş ağaclıqlar arasındakı genetik fərqliliklər, yarpaq rənginin dəyişməsində, zamanlama fərqlərinə gətirib çıxarır.



Cinsi və Qeyri-cinsi Çoxalmanın Mənfi və Müsbət Tərəfləri

TƏKAMÜL Qeyri-cinsi çoxalmanın üstünlüyü ondadır ki, tozlandırıcı tələb olunmur. Eyni növə aid bitkilərin seyrək yerləşdiyi yerlərdə bu üstünlük ola bilər, çünki belə hallarda bir tozlandırıcının eyni növə aid bitkiləri ziyarət etməsi ehtimalı aşağı olur. Qeyri-cinsi çoxalma, eyni zamanda, bitkiyə bütöv genetik tərkibini balalara ötürməyə imkan verir. Müqayisə olaraq, yada salaq ki, cinsi çoxalan bitki allellərinin yalnız yarısını növbəti nəsilə ötürə bilir. Əgər bir bitki mühitinə mükəmməl şəkildə uyğunlaşıbsa, qeyri-cinsi çoxalma bitki üçün üstünlük ola bilər. Güclü olan bitki çox sayda nüsxəsini yarada bilər və əgər mühit şərtləri dəyişməzsə, onun yaratdığı balalar da eyni mühit şərtlərinə yaxşı uyğunlaşmış olacaq.

ELMİ BACARIQ MƏŞĞƏLƏSİ

Müsbət və Mənfi Korrelyasiyalardan İstifadə Etməklə Datanın Şərhi

Meymun Çiçəyi Növləri Cinsi və Qeyri-Cinsi Çoxalma Üçün Ayırdıqları Enerji Miqdarına Görə Bir-Birindən Fərlənirmi? Bitki həyatı boyunca müəyyən məhdud miqdarda enerji və resurs əldə edir ki, bunları da böyümə, müdafiə və çoxalma prosesləri zamanı fərdi tələbatlarını ödəmək məqsədilə ən uyğun şəkildə istifadə etməlidir. Tədqiqatçılar beş meymun çiçəyi (*Mimilus* fəsiləsi) növündə resursların cinsi və qeyri-cinsi çoxalma üçün necə istifadə edildiyini araşdırıblar.

Təcrübə necə aparılmışdır? Nümunələri açıq havada, fərqli dibçəklərdə əkdikdən sonra, tədqiqatçılar orta nektar həcmini, nektar qatılığını, hər çiçəyə düşən toxum sayını və bitkilərin enliquyruq kolibrilər (*Selasphorus platycercus*) tərəfindən neçə dəfə ziyarət edildiyini qeydə alıblar. İstixanada yetişdirilən nümunələrdən istifadə edilərək, hər növ üçün təzə zoğun bir qramına düşən orta köklü budaq sayı hesablanmışdır. *Köklü budaq* termini kök çıxaran üfüqi zoğlar yolu ilə qeyri-cinsi çoxalmaya işarə edir.



DATANI ŞƏRH EDİN

1. Korrelyasiya iki dəyişən arasındakı əlaqəni göstərməyin bir yoludur. Müsbət korrelyasiya zamanı bir dəyişənin qiyməti artdıqda digəri də artır. Mənfi korrelyasiyada isə, dəyişənlərdən birinin qiyməti artıqda, digərinin qiyməti azalır. Bundan əlavə, dəyişənlər arasında heç bir korrelyasiya olmaya da bilər. Tədqiqatçılar iki dəyişənin korrelyasiya əlaqəsini bilsələr, birindən yola çıxaraq, o biri haqda təxminlər edə bilərlər. (a) Bu fəsilədə nektar həcmi ilə müsbət korrelyasiyası olan dəyişənlər hansılardır? (b) Hansılarda mənfi korrelyasiya müşahidə olunur? (c) Hansılarının arasında heç bir əlaqə yoxdur?
2. (a) Hansı *Mimulus* növünü, əsasən, qeyri-cinsi çoxalan olaraq sinifləndirmək olar? Nəyə görə? (b) Hansı növü, əsasən, cinsi çoxalan olaraq sinifləndirmək olar? Niyə?
3. (a) Bütün *Mimulus* növlərinə yoluxan patogenə qarşı hansı növün həyatda qalma ehtimalı daha yuxarı olar? (b) Patogen kolibri populyasiyasını kiçildərsə, hansı növün həyatda qalma şansları daha çox olar?

Təcrübə datası

Növ	Nektar Həcmi (µL)	Nektar Qatılığı (ümumi çəkiyə düşən saxarozun çəkisi, % ilə)	Çiçək başına düşən Toxum Sayı	Çiçək başına düşən Ziyarət Sayı	Zoğun Hər Qramına düşən Köklü Budaq Sayı
M. rupestris	4.93	16.6	2.2	0.22	0.673
M. eastwoodiae	4.94	19.8	25	0.74	0.488
M. nelson	20.25	17.1	102.5	1.08	0.139
M. verbenaceus	38.96	16.9	155.1	1.26	0.091
M. cardinalis	50.00	19.9	283.7	1.75	0.069

Mənbə S. Sutherland and R. K. Vickery, Jr. Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Mimulus*. *Oecologia* 76:330–335 (1998).

Gövdə, yarpaq və ya köklərin vegetativ böyüməsinə əsaslanan qeyri-cinsi çoxalmaya **vegetativ çoxalma** deyilir. Adətən, vegetativ çoxalma ilə yaranan balalar cinsi çoxalma ilə ortaya çıxan cücərtilərdən daha güclü olur. Toxumun cücərməsi bitkinin həyatındakı ən təhlükəli mərhələlərdən biridir. Möhkəm toxum yırtıcılar, parazitlər, külək və digər təhlükə mənbələri ilə qarşı-qarşıya qalan kövrək cücərtini formalaşdırır. Təbii şəraitdə çox az sayda cücərti böyüyərək, bala istehsal edəcək qədər uzun müddət həyatda qala bilir. Çox sayda toxumun istehsalı toxumların fərdi şəkildə həyatda qalma şanslarının az olmasını kompensasiya edir və təbii seçmənin "dəyərləndirməsi" üçün geniş genetik çeşidlilik yaradır. Lakin meyvə və çiçəkləri əmələ gətirmək üçün istifadə olunan resursları nəzərə alanda, bunun çoxalmanın çox bahalı bir yolu olduğunu görürük.

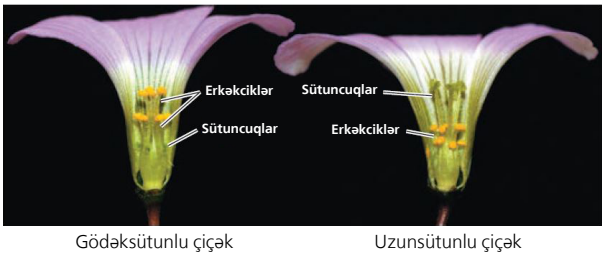
Cinsi çoxalma balalarda və populyasiyada genetik çeşidlilik yaratdığına görə, həyatda qalma və çoxalma şanslarını müəyyən edən patogen və digər dəyişkən amillərin olduğu qeyri-stabil mühitdə canlılar üçün üstünlük təşkil edə bilər. Bununla müqayisədə, qeyri-cinsi çoxalmanın yaratdığı genetik yeknəsəklik bitkini mühitdəki fəsadlarla məsələn, yeni növ xəstəliyin əmələ gəlməsi qarşısında böyük təhlükə ilə üz-üzə qoyur. Bundan əlavə, çox vaxt cinsi yolla istehsal olunan toxumlar balaların daha uzaq yerlərə yayılmasına imkan yaradır. Son olaraq, toxum fəaliyyətsizliyi mühit şərtləri yaxşılaşanadək böyüməni dayandırmağa imkan verir. **Elmi Bacarıq Məşğələsində** datadan istifadə edərək, meymun çiçəyinin hansı növünün daha çox qeyri-cinsi, hansının isə daha çox cinsi çoxaldığını təyin edəcəksiniz.

Genetik cəhətdən fərqli iki bitkinin iştirak etdiyi cinsi çoxalmada genetik olaraq bir-birindən daha çox fərqlənən nəsil istehsal olunsa da, lobya kimi bəzi bitkilər öz-özünü mayalandırır. "Özləşmə" adlanan bu proses bəzi təsərrüfat bitkilərində arzuolunan bir haldır, çünki hər bir toxumluğun toxuma çevriləcəyini

Şəkil 38.14 Öz-özünə mayalanmanın qarşısını alan çiçək adaptasiyaları.



(a) Bəzi bitkilər məsələn, burada göstərilən *Sagittaria latifolia*, ikievli bitkilərdir; yəni, bəzi fərdlərin bir hissəsində ancaq erkəkcikli (sol), digər hissəsində isə ancaq dişicikli (sağ) çiçəklər yetişir.



Gödəksütunlu çiçək Uzunsütunlu çiçək

(b) *Oxalis alpina* kimi bəzi növlərin fərqli fərdlərində iki növ çiçək istehsal olunur: gödəksütunlu çiçəkdə sütuncuqlar qısa, erkəkciklər uzun, uzunsütunlu çiçəkdə isə əksinə olur. Nektar topalayan həşərat tozcuqları çiçəyin fərqli hissələrinə qondurur; gödəksütunlu tozcuğu uzunsütunlu ağızcığına, uzunsütunlu tozcuğu isə gödəksütunlu ağızcığına qonur.

yəqin edir. Növbəti bölmədə də görəcəyiniz kimi, bir çox örtülütoxumlu növündə isə, çiçəyin öz-özünü mayalandırmasının (avtoqamiya) qarşısını alan mexanizmlər inkişaf etmişdir.

Avtoqamiyanın Qarşısını Alan Mexanizmlər

Avtoqamiyanın qarşısını alan bir sıra mexanizm sperm və yumurtanın fərqli bitkilərdən gəlməsini təmin edərək, genetik çeşidliliyə töhfə verir. İkievli bitkilərdə bitkilər öz-özünü mayalaya bilmir, çünki fərqli fərdlərdə ya ancaq erkəkcikli (dişiciksiz) ya da ancaq dişicikli (erkəkciksiz) çiçəklər olur **(Şəkil 38.14a)**. Bəzi bitkilərdə erkəkcik və dişiciklər fərqli vaxtlarda inkişaf edir və ya bitkilər elə bir quruluşa sahib olurlar ki, eyni tozlandırıcının tozcuğu eyni çiçəyin tozluğundan ağızcığına daşıma ehtimalı az olur **(Şəkil 38.14b)**. Buna baxmayaraq, anti-özləşmənin ən geniş yayılmış səbəbi **özünə-uyğunsuzluq** mexanizmi, yəni bitkinin öz və ya özünə yaxın fərdlərdən gələn tozcuğu rədd etmək qabiliyyətidir. Tozcuq dənəsi eyni və ya qohum bitkinin ağızcığına düşərsə, biokimyəvi maneə tozcuğun inkişaf etməsinə və yumurtanı mayalandırmasına imkan vermir. Bitkinin bu reaksiyası heyvanlarda olan immun reaksiyasına çox oxşayır, hər iki alda canlı "öz" hüceyrəsini "başqa" hüceyrədən ayıra bilir. Əsas fərq ondadır ki, heyvanlardakı immun sistemi transplantasiya olunmuş orqan və ya patogenə qarşı müdafiə reaksiyası göstərərək, "başqa" hüceyrəni rədd edir (Başlıq 43.3). Bitkilər isə bunun əksinə, "öz" hüceyrələrini rədd edirlər.

Tədqiqatçılar özünə-uyğunsuzluğun molekulyar mexanizmlərini araşdırmağa başlayıblar. "Öz"ünə aid tozcuğu tanıma qabiliyyəti S-genləri adlanan genlərə əsaslanır. Bir populyasiyanın gen hovuzunda S-geninin onlarla alleli ola bilər. Əgər ağızcığa düşmüş tozcuğun alleli ağızcığın allelərinə uyğun gəlirsə, tozcuq borusu ya cücərə bilmir ya da sütuncuq boyu uzanıb yumurtalığa çata bilmir. Özünə-uyğunsuzluğun iki növü olur: qametofitik və sporofitik.

Qametofitik özünə-uyğunsuzluqda tozcuq genomundakı S-alleli mayalanmanın qarşısını alır. Məsələn, S_1S_2 ana sporofitdən gələn S_1 tozcuğu S_1S_2 çiçəyinin yumurtalarını mayalandıra bilməsə də, S_2S_3 çiçəyini mayalandıra bilər. S_2 tozcuğu bunlardan heç birini mayalandıra bilməz. Bəzi bitkilərdə özünütanıma tozcuq borusunda RNA-nın enzimlər vasitəsilə parçalanmasından asılı olur. RNA-nı hidrolizləyən enzimlər sütuncuq tərəfindən istehsal olunaraq, tozcuq borusuna daxil olurlar. Tozcuq borusu bitkinin "öz"ünə aiddirsə, RNA məhv edilir.

Sporofitik özünə-uyğunsuzluqda valideyn sporofitin toxumalarında S-allelinin genetik məhsulları mayalanmanın qarşısını alır. Məsələn, S_1S_2 valideyn sporofitdən gələn S_1 və ya S_2 tozcuqlardan heç biri tozcuq divarına yapışmış S_1S_2 valideyn toxumasına görə S_1S_2 və ya S_2S_3 çiçəklərindəki yumurtaları mayalaya bilmir. Sporofitik özünə-uyğunsuzluq ağızcığın epidermis hüceyrələrində olan və tozcuğun cücərməsinin qarşısını alan siqnalötürmə yollarından asılı olur.

Özünə-uyğunsuzluq üzərində aparılan tədqiqatların nəticələri təsərrüfatda tətbiq oluna bilər. Bitkiçilər çox vaxt bir təsərrüfat bitkisinin fərqli genetik çeşidlərini hibridləşdirərək, hər iki çeşidin ən yaxşı xassələrini bir araya gətirir və ifrat nəsiliçi çoxalmadan yaranan zəifləmənin təsirini azaldırlar. Çeşiddaxili avtoqamiyanın qarşısını almaq üçün bitkiçilər ya ana bitkilərdən tozluqları kəsib atmalı (məsələn, Mendel-in etdiyi kimi), ya da əgər mövcuddursa, erkəyi steril olan çeşiddən istifadə etməlidirlər. Özünə-uyğunsuzluğu genetik mühəndislik vasitəsilə təsərrüfat bitkilərinə tətbiq edə bilsək, təsərrüfat toxumlarının ticari hibridləşməsinin məhdudiyyətlərini aşmaq mümkün olacaq.

Totipotentlik, Vegetativ Çoxalma və Toxuma Kulturası

Çoxhüceyrəli orqanizmdə bölünə bilən və qeyri-cinsi formada başlanğıc orqanizmin bütöv klonunu yaratmağa qabil olan hər bir hüceyrə **totipotent** sayılır (Latınca, totus - "bütöv", potent - "qabil"). Totipotentliyə bir çox bitkilərdə, xüsusilə də meristem toxumalarında rast gəlinir. İnsanların bitkiləri klonlamaq üçün istifadə etdiyi metodların çoxunun əsasında bitkilərin totipotentliyi durur.

Vegetativ Törəmə və Calaq

Vegetativ çoxalma bir çox bitkidə təbii şəkildə baş versə də, insanlar tərəfindən asanlaşdırıla və ya tətiklənə bilər ki, belə olan hallarda da buna **vegetativ törəmə** deyilir. Bir çox ev bitkisi, landşaft kolları və bağ ağacları çilik adlanan bitki fraqmentləri ilə qeyri-cinsi olaraq çoxaldılır. Bir çox hallarda zoğ çiliklərindən istifadə olunur. Zoğun kəsilmiş ucunda **kallus** adlanan, bölünən və ixtisaslaşmamış hüceyrələrdən ibarət kütlənin formalaşır və bu strukturdan əlavə köklər əmələ gəlir. Zoğ fraqmentində buğum olarsa, əlavə köklər kallus mərhələsindən keçmədən əmələ gəlir.

Calaq zamanı bir bitkinin zoğundan alınmış fraqment başqa bir bitkinin kəsilmiş gövdəsinə həmişəlik birləşdirilir. Bu proses çox vaxt yaxın əlaqəli (qohum) fərdlər arasında aparılsa da, bəzən fərqli növ və çeşidlərin ən yaxşı xassələrini birləşdirmək üçün də istifadə oluna bilir. Calaq zamanı kökləri təmin bitkiyə **calaqaltı**, ona birləşdirilən hissəyə isə **calaqüstü** deyilir. Məsələn, bir calaq örnəyində yüksək keyfiyyətli şərab üzümü istehsal edən tənəklərdən alınan calaqüstləri daha aşağı keyfiyyətli üzüm verən, lakin bəzi torpaq patogenlərinə qarşı daha davamlı olan tənəklərə birləşdirilir. Calaqüstünün genləri meyvənin keyfiyyətini təyin edir. Calaq zamanı calaqüstü və calaqaltının bir-birinə birləşdiyi yerlərdə kallus əmələ gəlir; hüceyrələrin başqalaşması isə daha sonra calaq olunmuş fərdləri funksional olaraq birləşdirir.

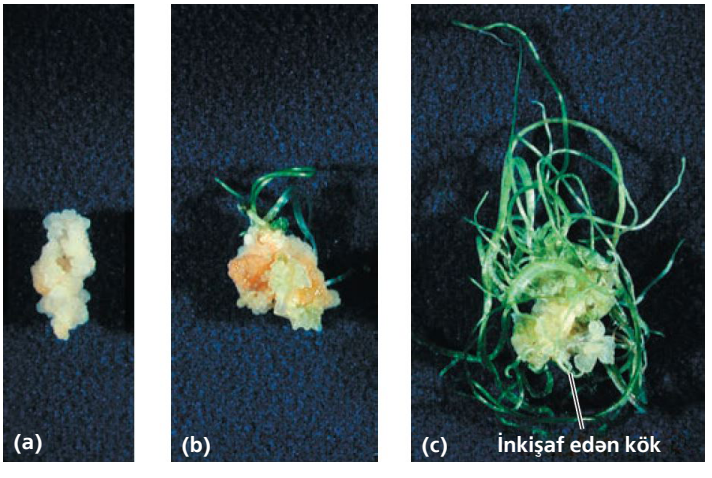
Sınaq Şüşəsində Klonlama və Digər Metodlar

Bitki bioloqları tədqiqat və ya təsərrüfat məqsədilə bitkilərin klonlanması üçün *in vitro* metodlar inkişaf etdiriblər. Ana bitkidən kiçik toxuma parçaları alıb, bu parçaları qida və hormonların olduğu süni mühitdə yetişdirərək bütöv bitkilər əldə etmək mümkündür. Hüceyrə və ya toxumanı bitkinin istənilən yerindən almaq mümkün olsa da, böyümə bitkinin hissəsindən, növündən və süni mühitdən asılı olaraq dəyişir. Bəzi mühitlərdə kulturadakı hüceyrələr bölünüb ixtisaslaşmamış totipotent hüceyrələrdən ibarət kallus əmələ gətirir (Şəkil 38.15a). Hormon və qida maddələrinin qatılığını düzgün şəkildə dəyişdirdikdə, kallus cücərərək ixtisaslaşmış hüceyrələrdən ibarət zoğ və köklər çıxara bilir **(Şəkil 38.15b və c)**. Arzu olunarsa, klonlaşdırılmış bitkiciklər torpağa keçirilə və orada böyüməyə davam edə bilər.

Bitki toxuma kulturası vegetativ olaraq törəyən çeşidlərdə zəif patogen virusların aradan qaldırılması üçün vacibdir. Zəif virusların olub-olmaması çox açıq-aşkar olmasa belə, onlar məhsuldarlıq və ya keyfiyyətə böyük təsir edə bilirlər. Məsələn, çiyələk 60-dan artıq virusa qarşı həssasdır və virusa yoluxduqlarına görə bitkilər çox vaxt illik olaraq yenilənməlidirlər. Lakin apikal meristemdə bir çox hallarda virus olmadığından, onları kəsərək toxuma kulturasında virussuz material istehsal etmək üçün istifadə edilər.

Bitki toxuma kulturası genetik mühəndislikdə əhəmiyyətli rol oynayır. Xarici genlərin bitkiyə daxil edilməsi üçün istifadə olunan metodların çoxunda başlanğıc material kimi kiçik bitki toxuması və ya tək bir bitki hüceyrəsi tələb olunur. Sınaq şüşəsi kulturası sayəsində içinə xarici DNA əlavə olunmuş tək bir bitki hüceyrəsindən genetik dəyişdirilmiş (GD) bitkilər almaq mümkündür. Genetik mühəndislikdə istifadə olunan metodlarla bağlı Fəsil 20-də daha ətraflı bəhs edilib. Növbəti hissədə GD bitkilərin təsərrüfatda istifadəsi ilə bağlı imkan və problemlərə daha yaxından nəzər salırıq.

▼ Şəkil 38.15 Sarımsaq bitkisinin klonlanması. (a) Sarımsaq dişindən əmələ gələn kök kallus kulturasını (ixtisaslaşmamış totipotent hüceyrə kütləsini) formalaşdırmışdır. **(b və c)** Fərqli zaman kəsiklərində böyüdülmüş kulturalardan da göründüyü kimi, kallusun bitkiciyə çevrilməsi süni mühitdəki qida maddəsi səviyyəsindən və hormon qatılığından asılıdır.



YOXLAMA 38.2

1. Çiçəkli bitkilərdə avtoqamiyanın qarşısını almağın üç yolu hansılardır?
2. Dünyanın ən populyar meyvəsi olan toxumsuz banan iki göbələk-mənşəli epidemiya ilə mübarizəni uduzmaqdadır. Belə epidemiyalar nəyə görə qeyri-cinsi olaraq çoxalan bitkilər üçün daha böyük təhlükə daşıyır?
3. Avtoqamiya və ya özləşmənin bir çoxalma strategiyası olaraq, bəzi açıq-aşkar mənfi tərəfləri var və ona görə də bu yolla çoxalmaya bəzən "təkamül tupiki" deyirlər. Bununla belə, örtülütoxumluların 20%-nin çoxalma üçün avtoqamiyadan istifadə etməsi çox təəccüblü bir haldır. Avtoqamiyanın canlıya üstünlük verməklə, eyni zamanda, necə təkamül tupiki ola biləcəyini izah edin.

BAŞLIQ 38.3

İnsanlar süni seçmə və genetik mühəndislik yolu ilə təsərrüfat bitkilərini dəyişdirirlər

İnsanlar tarix boyu bitkilərin çoxalmasına və genetik tərkibinə müdaxilələr ediblər. Məsələn, qarğıdalının mövcud olması, tamamilə insanlarla əlaqəlidir.

▼ Şəkil 38.16 Qarğıdalı: süni seçmənin məhsulu. Müasir qarğıdalı (aşağıda) teosintdən (yuxarıda) gəlir. Teosint dənələri kiçik olur və hər bir cərgəni açmaq üçün qabığı çıxarmaq lazım gəlir. Yetişkin halda toxumlar boş yerləşərək, yayılmanı asanlaşdırsa da, qədim əkinçilərə məhsulu toplamaqda manea yaradırdı. Neolit dövrünün fermerləri daha böyük qıça və dənələrə malik, o cümlədən, dənələri qıçalara daha məhkəm bağlanmış, qıçaları qalın örtüklə əhatələnmiş bitkilərdən gələn toxumları seçmişdirlər.



Qarğıdalının həyatda qalması özündən asılı olsa, çox qısa zamanda nəsli tükənər, çünki toxumlarını səpə bilmir. Qarğıdalı dənələri mərkəzi oxu təşkil edən qıçaya həmişəlik yapışmış olmaqdan əlavə, möhkəm, üst-üstə oturan yarpaq örtüyü ilə qorunur **(Şəkil 38.16)**. Bitkilərdə süni seçmənin əsasını təşkil edən elmi anlayışlar barədə heç bir fikrə malik olmadıqlarına baxmayaraq, erkən bitkiçilər təxminən 10 000 il əvvəl, nisbətən qısa bir zaman kəsiyində, təsərrüfat bitkilərinin əksəriyyətini mədəniləşdirmişdirlər.

Bitkilərin genetik baxımdan təbii olaraq dəyişməsi insanların onları süni seçməyə başlamasından çox-çox əvvəl başlayıb. Məsələn, tədqiqatçılar müəyyən ediblər ki, batatın (*İpomoea batatas*) erkən əcdadı *Agrobacterium* adlı torpaq bakteriyası (bitkiləri genetik olaraq dəyişmək üçün tez-tez istifadə olunan vektor) ilə təmas etmiş və bu zaman üfüqi gen transferi hadisəsi (Başlıq 26.6) baş vermişdir. Bu kəşf genetik dəyişmiş orqanizmlərlə, xüsusilə də, *Agrobacterium* vasitəsilə dəyişdirilən və sərt şəkildə idarə olunan bitkilərlə bağlı gedən müzakirələrə əlavə işıq salmışdır. İkinci misal, hal-hazırda qida tələbatımızın əhəmiyyətli bir hissəsini ödəyən buğda növləriləridir ki, bu bitkilər fərqli ot növləri arasında təbii şəkildə baş vermiş hibridləşmə nəticəsində əmələ gəlib. Bitkilər arasında belə hibridləşmə nadir hal olmamaqla yanaşı, qeyd etmək lazımdır ki, bitkiçilər bu xassədən istifadə edərək süni seçmə üçün genetik çeşidliliyi artırır və məhsulu inkişaf etdirirlər.

Bitkilərin Süni Seçilməsi

Bitkilərin süni seçilməsi arzuolunan xassələri yaratmaq üçün bitkilərin özəlliklərini dəyişdirmə sənətidir. Bitkiçilər sahələrini diqqətlə nəzərdən keçirir, uzaq yerlərə gedib arzuolunan xassələrə malik mədəni və ya yabanı çeşidlər axtarırlar. Belə xassələr arasıra mutasiyalar nəticəsində ortaya çıxa bilir, lakin təbii mutasiya sürəti bitkiçilərin öyrənmək istədikləri mutasiyaları yaratmaq üçün çox aşağıdır. Mutasiya sürətini artırmaq üçün onlar bəzən böyük miqdarda toxum və ya fidanı radiasiya və ya kimyəvi maddələrə məruz qoyurlar.

Ənənəvi bitkiçilikdə yabanı bir növdə arzuolunan xassə tapıldıqda, yabanı növü mədəni növlə çarpazlaşdırırlar. Bu formada alınan bitkilər arzuolunan xassə ilə birlikdə yabanı növün arzu olunmayan xassələrini, məsələn, daha kiçik ölçüsünü, aşağı məhsuldarlığı da götürmüş olur. Buna görə də, alınan yeni bitkilər təzədən mədəni növlə çarpazlaşdırılır və əmələ gələn yeni nəsildə arzuolunan xassənin nə qədər qaldığı araşdırılır. Geri çarpazlama prosesi, yaradılan yeni nəsil mədəni növə digər bütün cəhətlər baxımından bənzər olana qədər davam etdirilir.

Bir çox bitkiçi eyni növə aid bitkiləri çarpazlaşdırsalar da, bəzi metodlarda eyni cinsə aid iki uzaq növün hibridləşməsindən də istifadə olunur. Belə çarpazlaşmalarda hibrid toxumun inkişafı dayana bilir. Bu cür hallarda çox vaxt rüşeym inkişaf etsə də, endosperm inkişaf edə bilmir. Bəzən hibrid rüşeymlər cərrahi yollarla toxumluqdan alınaraq in vitro şəraitdə böyüdülür.

Bitki Biotexnologiyası və Genetika Mühəndisliyi

Bitki biotexnologiyası termininin iki mənası var. Ümumişlək dildə bu termin bitkilərdən (və ya onlardan alınan maddələrdən) insan üçün yararlı məhsullar istehsal etməyi ehtiva edir ki, bu da yazılı tarixdən öncəyə gedib çıxan bir prosesdir. Daha spesifik mənada isə, biotexnologiya GD orqanizmlərin təsərrüfat və sənayədə istifadəsini əhatə edir. Son iyirmi ildə genetika mühəndisliyi o qədər güclü bir qüvvəyə çevrilmişdir ki, kütləvi informasiya vasitələrində genetika mühəndisliyi ilə biotexnologiya terminləri çox vaxt eyni mənada işlənir.

Ənənəvi bitkiçilərdən fərqli olaraq, genetika mühəndisliyi metodlarından istifadə edən müasir bitki biotexnoloqları yaxın növ və ya cinsə aid olan bitkilər arasında genetik alış-verişlə məhdudlaşmırlar. Məsələn, ənənəvi seçmə yolları ilə arzuolunan geni nərgizdən alıb çəltiyə keçirmək olmur, çünki bu bitkilərin ortaq əcdadlarının və aralıq növlərinin çoxunun nəsli tükənib. Nəzəri olaraq, əgər bitkiçilərdə bu aralıq növlər olsaydı, bir neçə əsrə hibridləşdirmə və seçmə metodları ilə nərgizdəki geni çəltiyə köçürə bilərdilər. Lakin genetika mühəndisliyi ilə genlərin ötürülməsi daha sürətlə, dəqiqliklə və aralıq növlərə ehtiyac olmadan həyata keçirilə bilir. **Transgenik** termini müxtəlif və ya eyni növə aid canlıdan alınan DNT-ni daşımaq məqsədi ilə dizayn olunan canlını təsvir etmək üçün istifadə olunur (Genetika mühəndisliyinin təməlində duran metodların müzakirəsi üçün Başlıq 20.1-ə baxın).

Bu fəslin geri qalan hissəsində GD bitkilərin istifadəsi ilə bağlı mübahisəli məsələlərə və gələcək

perspektivlərə nəzər salacağıq. Bitki biotexnologiyasının tərəfdarlarına görə təsərrüfat bitkilərinin genetika mühəndisliyi yolu ilə dəyişdirilməsi, qlobal aclıq və fosil yanacaqdan asılılıq kimi, XXI əsrin ən vacib problemlərinin həllində kritik rol oynayacaq.

Qlobal Aclıq və Yanlış Qidalanmanın Azaldılması

Dünyada orta hesabla bir milyard adam ac qalsa da, bunun səbəbləri ilə bağlı fikir ayrılıqları mövcuddur. Bəzilərinə görə qida çatışmazlığının səbəbi paylamadakı bərabərsizlikdən yaranır və ən kasıb olanların yemək almağa sadəcə pulu olmur. Digərlərinə görə qida çatışmazlığı dünya əhalisinin həddən artıq artmasının və planetin tutumunu keçdiyinin göstəricisidir (Başlıq 53.3). Pis qidalanmanın səbəbi nə olursa olsun, qida istehsalının artırılması insani bir məqsəddir. Torpaq və su ehtiyatı məhdud olduğundan, bunun ən yaxşı yolu mövcud əkin sahələrinin məhsuldarlığını artırmaqdır. Planetdə geridə qalmış az sayda toxunulmamış təbii əraziləri qorusaq, əkin üçün o qədər də çox "əlavə" torpaq qalmayıb. Mühafizəkar təxminlərə əsasən, 2030-cu ildə dünya əhalisini qidalandırmaq üçün fermerlər bir hektar ərazidə indikindən 40% daha çox dənli bitki yetişdirməli olacaqlar. Yalnız bitki biotexnologiyası sayəsində bu məhsuldarlıq dərəcəsinə çatmaq mümkündür.

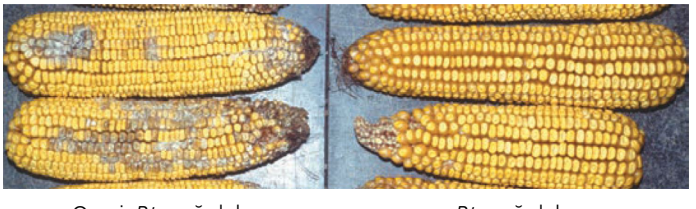
Bacillus thuringiensis adlı torpaq bakteriyasından alınan transgenlərə sahib təsərrüfat bitkilərinin pestisidə tələbatı daha az olur. Sözügedən "transgenlər" Bt zəhəri olaraq tanınan və bir sıra ziyanverici həşərat üçün zəhərli olan protein istehsal edir **(Şəkil 38.17)**. Təsərrüfat bitkilərində istifadə olunan *Bt* zəhəri bitkilərdə protoksin olaraq istehsal olunur və yalnız bir çox həşəratın həzm sistemindəki kimi qələvi bir mühitə düşdükdə zəhərli hala keçir. Onurğalıların mədəsi həddən artıq turş olduğuna görə protoksin insan və malqara tərəfindən qəbul edildikdə zərərsiz hala keçir.

Bitkilərin qida dəyəri də artırılmaqdadır. Məsələn, hər il 250 000- dən 500 000-ə qədər uşaq vitamin A çatışmazlığından görmə qabiliyyətini itirir. Bu uşaqların yarısından çoxu görmə qabiliyyətini itirdikdən bir il sonra vəfat edir. Böhrana cavab olaraq, genetika mühəndisləri vitamin A prekursoru olan beta-karoteni daha yüksək miqdarda istehsal etməyə imkan verən transgenlərə sahib "Qızıl Düyü" çeşidini inkişaf etdiriblər. Qızıl Düyünün satışa çıxmasına icazə verməzdən əvvəl sağlamlıq və ətraf mühit baxımından təhlükəsiz olub-olmadığını yoxlamaq üçün sınaqlar keçirilir. Genetika mühəndisliyi tərəfindən inkişaf etdirilməsi hədəflənən başqa bir bitki dünyanın ən kasıb 800 milyon insanı üçün əhəmiyyətli qida mənbəyi olan maniok bitkisidir **(Şəkil 38.18)**.

Tədqiqatçılar, eyni zamanda, xəstəliklərə qarşı daha dözümlü olan bitkilər inkişaf etdirirlər. Bunun bir misalında, papayya bitkisinin həlqəvi nöqtə virusuna qarşı dayanıqlı olan transgenik çeşidi Havay adalarında əkilərək buradakı papayya sənayesini xilas etmişdir.

Herbisid olan qlifosata qarşı davamlı olan transgenik təsərrüfat bitkiləri böyük mübahisə yaratmışdırlar. Bir çox bitki növü üçün ölümcül olan qlifosat heyvanlarda yox, bitkilərdə (və bakteriyaların çoxunda) olan biokimyəvi proseslərdə iştirak edən əsas enzimlərdən birinin fəaliyyətini dayandırır. Tədqiqatçılar mutasiya keçirərək, bakteriyanı qlifosata qarşı davamlı edən enzimi kodlayan geni təyin edə biliblər. Mutasiya keçirmiş bu bakteriya geni fərqli təsərrüfat bitkilərinin genomlarına əlavə edildikdə, həmin bitkilər də qlifosata qarşı davamlı olmuşdurlar. Fermerlər qlifosata davamlı bitkilər yetişdirdikləri sahələrə qlifosat verərək, alaq otlarının böyüməsini demək olar ki, tamamilə nəzarət altına ala bilmişdilər. Lakin təəssüf ki, qlifosatdan ifrat istifadə alaq otu növləri üzərində həddən artıq böyük seçmə təzyiqi yaratmış, nəticədə alaq növlərinin bir çoxunda qlifosata qarşı dözümlülük yaranmışdır. Bundan əlavə, bağırsaq bakteriyalarının insan və heyvan sağlamlığında oynadığı rol getdikcə daha yaxşı anlaşılmağa başlamış, nəticədə qlifosatın bağırsaq bakteriyalarına mənfi təsiri və buna bağlı olaraq da, insan və heyvan sağlamlığına qarşı təhlükəli ola biləcəyi ilə bağlı fikirlər səsləndirilmişdir. Son olaraq, Ümumdünya Səhiyyə Təşkilatı 2015-ci ildə qlifosatın xərçəng xəstəliyinə yol açа biləcəyini elan etmişdir.

▼ Şəkil 38.17 Qeyri-*Bt* ilə *Bt* qarğıdalının müqayisəsi.
Sahə sınaqları göstərir ki, qeyri-*Bt* qarğıdalı həşəratlar tərəfindən ağır zədələnərək, *Fusarium* göbələyinə daha çox yoluxur. *Bt* qarğıdalı isə hər iki ziyanvericiyə qarşı daha dözümlü olur.



Qeyri-*Bt* qarğıdalı | *Bt* qarğıdalı

➤ Şəkil 38.18 Qlobal aclığa qarşı transgenik maniokla (*Manihot esculenta*) mücadilə.
Bu, nişasta ilə zəngin bitki dünyada ən kasıb 800 milyon insanı qida ilə təmin etsə də, balanslı pəhriz təşkil etmir. Bundan əlavə, yeyilməzdən əvvəl zəhərli maddə olan sianidi açığa çıxaran kimyəvi maddələrdən azad olunmaq üçün emal edilməlidir. Bu səbəbdən, yüksək dəmir və beta-karoten (vitamin A prekursoru) tərkibli transgenik maniok bitkiləri inkişaf etdirilmişdir. Bundan əlavə, tədqiqatçılar həm normadan iki dəfə artıq çəkiyə malik, həm də sianid istehsal edən kimyəvi maddələr ehtiva etməyən maniok sortları da hazırlayıblar.



Fosil Yanacaqdan Asılılığın Azaldılması

Dünya üzrə ucuz fosil yanacaqların, xüsusilə də, neftin mənbələri getdikcə tükənməkdədir. Bundan əlavə, iqlimşünasların böyük əksəriyyəti qlobal istiləşməni fosil yanacaqların idarəsiz şəkildə yandırılması və bunun nəticəsində istixana qazı olan CO_2-nin atmosferə buraxılması ilə əlaqələndirirlər. XXI əsrdə dünya enerji ehtiyaclarını ucuz və təmiz yollarla necə qarşılaya bilər? Bəzi yerlərdə külək və ya günəş enerjisi iqtisadi olaraq əlverişli olsa da, bu alternativ enerji mənbələrinin qlobal ehtiyacı tamamilə qarşılaması o qədər də real deyil. Bir çox alimlərin təxminlərinə görə, heç də uzaq olmayan gələcəkdə canlı biokütlədən əldə olunmuş **bioyanacaq** dünyanın enerji ehtiyacının əhəmiyyətli hissəsini qarşılaya bilər. **Biokütlə** müəyyən habitatda yaşayan orqanizmlərin üzvi maddələrinin ümumi kütləsidir. Bitki biokütləsindən istehsal olunan bioyanacaqların istifadəsi xalis CO_2 tullantısını azalda bilər. Fosil yanacaqları atmosferdəki CO_2-nin qatılığını artırdığı halda, bioyanacağın yandırılması zamanı ortaya çıxan CO_2-nin bioyanacaq bitkiləri tərəfindən geri udularaq, fotosintezdə istifadə olunması ilə atmosferdə karbonun miqdarı azalır və nəticədə neytral dövrə meydana gəlir.

Yabanı prekursorlardan bioyanacaq bitkiləri inkişaf etdirməyə çalışan alimlər, əsasən, keçid otu (*Panicum virgatum*) və qovaq (*Populus trichocarpa*) kimi sürətlə və qida istehsalı üçün çox əlverişsiz torpaqlarda böyüyən növlər üzərində çalışırlar. Alimlər bitki biokütləsinin birbaşa yandırılacağını düşünmürlər. Bunun əvəzində, Yer kürəsində ən bol üzvi maddə olan, hüceyrə divarını təşkil edən sellüloz və hemisellüloz polimerləri enzimatik reaksiyalarla şəkərlərə parçalana bilər. Bu şəkərlər isə, öz növbəsində, alkoqola fermentasiya oluna və distillə edilərək bioyanacaq əmələ gətirmək üçün istifadə oluna bilərlər. Bitkilərin polisaxarid tərkibini və ümumi biokütləsini artırmaqla yanaşı, tədqiqatçılar, eyni zamanda, enzimatik çevrilmə prosesinin səmərəliliyini artırmaq üçün bitkilərin hüceyrə divarlarını genetik mühəndislik yolu ilə dəyişdirməyə çalışırlar.

Bitki Biotexnologiyası Debatı

Təsərrüfatda GD orqanizmlərin istifadəsi ilə bağlı müzakirələrin çoxu təbiətən siyasi, sosial, iqtisadi və ya etik olduğundan, bu kitabın əhatə dairəsinə daxil deyil. Lakin GM bitkilərlə bağlı bioloji sualları nəzərdən keçirməliyik. Bəzi bioloqlar, xüsusilə də ekoloqlar GDO-ların mühitə buraxılması ilə bağlı bilinməyən risklərlə bağlı narahatdırlar. Müzakirələr, əsasən, GDO-ların mühitə və insan sağlamlığına verə biləcəyi ziyanla bağlıdır. Bu mövzuda yavaş-yavaş irəliləməyin tərəfdarı olanlar, bu "təcrübənin" dayandırılmasının imkansız olmasından narahatdırlar. Məsələn, hansısa dərmanın sınaqları gözlənilməyən ziyanlı nəticələr verərsə, sınaqları dayandırmaq mümkündür. Lakin yeni orqanizmlərin biosferə əlavə olunması "sınaq"larını dayandırmaq qeyri-mümkün ola bilər. Burada GDO tənqidçilərinin insan sağlamlığı, digər orqazimlər üzərində təsirlər və transgen qaçışı ilə əlaqəli tənqidlərini nəzərdən keçirəcəyik.

İnsan Sağlamlığı İlə Bağlı Problemlər

Bir çox GDO tənqidçiləri narahatdırlar ki, insanların allergik olaraq, həsas olduğu maddələrin bəziləri genetika mühəndisliyi ilə allergen istehsal edən növdən qida üçün istifadə olunan bitkiyə keçə bilər. Lakin biotexnoloqlar arıtq soya və digər təsərrüfat bitkilərində allergen proteinləri kodlaşdıran genləri çıxarmağa başlayıblar. Bu günədək insanlar tərəfindən qida kimi istifadə olunan GD bitkilərin insan sağlamlığında allergik effekt yaratdığı ilə bağlı inandırıcı bir dəlil göstərilməmişdir. Əksinə, bəzi GD bitkilər qeyri-GD bitkilərdən daha sağlam olmuş ola bilər. Məsələn, *Bt* qarğıdalının tərkibində (*Bt* zəhərinə malik transgenik çeşid) xərçəng və doğuş qüsurlarına səbəb olan göbələk zəhərinin miqdarı qeyri-*Bt* qarğıdalı ilə müqayisədə 90% daha azdır. Fumonisin adlanan bu zəhər parçalanmağa qarşı həddən artıq davamlıdır və bəzi emal olunmuş qarğıdalı məhsullarında bu maddənin təhlükəli miqdarda olduğu aşkar olunmuşdur. Fumonisin həşəratlar tərəfindən zədələnmiş qarğıdalı bitkisinə yoluxan bir göbələk (*Fusarium*) tərəfindən istehsal olunur. *Bt* qarğıdalı həşəratlar tərəfindən daha az zədələndiyinə görə, ondakı fumonisinin miqdarı qeyri-GD qarğıdalı ilə müqayisədə daha aşağı olur. GDO-ların insan sağlamlığına təsirini dəyərləndirəndə ferma işçilərinin sağlamlığı da nəzərə alınmalıdır. *Bt* bitkiləri əkilməzdən əvvəl bu işçilərin çoxu, adətən, yüksək miqdarda kimyəvi pestisidlərin təsirinə məruz qalırdılar. Məsələn, Hindistanda *Bt* kətanın yayılması nəticəsində pestisid istifadəsi 41% azalmış, fermerlərin zəhərlənmə halları 80% aşağı düşmüşdür.

Digər Orqanizmlərə Mümkün Təsirləri

Bir çox ekoloqlar GD bitkilərinin digər orqanizmlər üzərində, təxmin edə bilmədiyimiz, mənfi təsirlərə malik ola biləcəyindən narahatdırlar. Bir laboratoriya tədqiqatı göstərmişdir ki, monarx kəpənəyinin sürfələri, üzərində böyük miqdarda transgenik *Bt* qarğıdalıdan alınan tozcuqlar olan, ipəkotu yarpaqları ilə (əsas qida mənbələri) bəsləndikdən sonra mənfi reaksiya verir və ya ölürlər. Bu tədqiqat daha sonra yalanlanmışdır. Məlum olmuşdur ki, tədqiqatçılar ilk dəfə qarğıdalı çiçək topalarını ipəkotu yarpaqları üzərində silkələyəndə erkəkciyin sapları və digər çiçək orqanları da ipəkotu yarpaqları üzərinə düşmüşdür. Daha sonralar aparılmış tədqiqat göstərmişdir ki, *Bt* zəhərinin yüksək qatılığı tozcuqda deyil, bu əlavə orqanlarda müşahidə olunur. Tozcuqlardan fərqli olaraq, bu çiçək orqanları təbii şəraitdə külək yolu ilə qonşuluqdakı ipəkotu bitkilərinə daşınmır. Yalnız *Bt* qarğıdalı istehsalının 2%-ini təşkil edən bir *Bt* qarğıdalı çeşidinin

tozcuqlarında yüksək *Bt* zəhəri aşkar olunmuşdur.

Bt tozcuğunun monarx kəpənəklərinə qarşı mənfi təsirlərini nəzərə alarkən, *Bt* qarğıdalısının alternativinin - qeyri-*Bt* qarğıdalının kimyəvi pestisidlərlə sulanmasının yan effektlərini də nəzərə almaq lazımdır. Sonralar aparılmış araşdırmalar göstərmişdir ki, kimyəvi pestisidlərlə sulanma monarx kəpənəyinin populyasiyaları üçün *Bt* qarğıdalı istehsalından daha təhlükəlidir. *Bt* qarğıdalının monarx kəpənəklərinə təsiri kiçik olsa da, yaranmış mübahisə GD bitkilərinin sahədə sınaqdan keçirilməsinin və gen ekspressiyasının yalnız müəyyən toxumalara hədəflənməsinin əhəmiyyətini önə çıxarmışdır.

Transgen Keçidi Probleminin Həlli

GD bitkilərə qarşı qaldırılmış ən ciddi məsələ əlavə olunmuş genlərin transgenik bitkilərdən hibridləşmə yolu ilə onlara yaxın yabanı alaq bitkilərinə keçmə ehtimalıdır. Narahatçılıq bundan ibarətdir ki, herbisidə davamlı olacaq şəkildə dəyişdirilmiş təsərrüfat bitkisi ilə onun yabanı qohumu özbaşına hibridləşərsə, yaranmış "superalaq" təbiətdəki digər alaqlar üzərində seçici üstünlüyə sahib olacaq və əkin sahələrində ona nəzarət etmək çətinləşəcək. GDO tərəfdarları qeyd edirlər ki, transgen keçidinin ehtimalı təsərrüfat və alaq bitkilərinin hibridləşmə qabiliyyətindən və transgenin hibridin ümumi seçilmə dəyərinə təsirindən asılıdır. Arzuolunan təsərrüfat bitkisi xassəsi məsələn, boyun balaca olması təbii şəraitdə böyüyən alağa üstünlük verməyə bilər. Bəzi hallarda isə, hibridləşmək üçün ətrafda uyğun qohum bitkilər olmur; məsələn, Birləşmiş Ştatlarda soyanın heç bir yabanı qohumu yoxdur. Buna baxmayaraq, kanola, sorqo və bir çox başqa təsərrüfat bitkisi alaqlarla rahatlıqla hibridləşir və təsərrüfatdan-alağa transgen keçidi qazon otunda artıq baş vermişdir. Qlifosata qarşı davamlı olmaq üçün genetik dəyişdirilmiş *Agrostis stolonifera* çeşidi 2003-cü ildəki fırtınadan sonra Oreqondakı təcrübə sahəsindən çıxmışdır. Sahədən çıxmış bitkiləri yox etmək üçün işlər görülsə də, üç il sonra yaxın ərazilərdəki *Agrostis*-lərin 65%-nin qlifosata davamlı olduğu təsbit olunmuşdur. Hadisənin ekoloji təsiri hələ ki o qədər böyük olmasa da, gələcəkdə baş verə biləcək transgen keçidlərində vəziyyət oxşar olmaya bilər.

Transgen keçidinin qarşısını almaq üçün bir çox srategiyalar yoxlanılır. Məsələn, bitkilərdə erkək sonsuzluğuna nail olunarsa, bu bitkilər hələ də ətrafdakı qeyri-transgenik bitkilər tərəfindən tozlanaraq toxum və meyvə əmələ gətirsə də, işlək tozcuq istehsal etməz və beləliklə, transgenlərin yayılmasının qarşısı alına bilər. İkinci yanaşma isə, transgenik bitkilərə apomiksis qabiliyyəti əlavə etməkdir. Toxum apomiksis yolu ilə istehsal olunduqda rüşeym və endosperm mayalanma olmadan inkişaf edir. Bu xassənin transgenik təsərrüfat bitkilərinə əlavə olunması transgen keçidi ehtimalını azaldır, çünki bu halda bitkilərin erkəkcikləri sonsuz olsa da, onların toxum və meyvə istehsal etmə qabiliyyəti dəyişmir. Üçüncü yanaşma transgeni təsərrüfat bitkisinin xloroplast DNA-sına əlavə etməkdir. Bitki növlərinin bir çoxunda xloroplast DNA-sı ancaq yumurta üzərindən ötürülür; buna görə də əlavə olunmuş transgen tozcuq yolu ilə başqa bitkilərə keçə bilmir. Dördüncü yanaşma genetika mühəndisliyi vasitəsilə normal inkişaf edən, lakin sonda açılmayan çiçəklər dizayn etməkdir. Bu halda özünütozlandırma baş versə də, tozcuğun çiçəkdən çıxma ehtimalı az olur. Bu həll yolu çiçək dizaynının dəyişdirilməsini tələb edir. Dəyişdirildikləri təqdirdə buna nail olmağa imkan verən bir sıra çiçək genləri artıq aşkar edilmişdir.

GDO-larla bağlı davam etməkdə olan müzakirələr bu kitabda qarşımıza təkrar-təkrar çıxan mövzulardan birinin örnəyidir: elm və texnologiyanın cəmiyyətlə əlaqəsinin. Texnoloji yeniliklər demək olar ki, həmişə özü ilə birlikdə planlanmamış nəticələrlə bağlı risklər gətirir. Genetik dəyişdirilmiş təsərrüfat bitkilərinin nümunəsində riski tamamilə aradan qaldırmaq yəqin ki, mümkün deyil. Ona görə də alimlər və ictimaiyyət hər bir transgenik məhsulu ayrı-ayrılıqda verə biləcəyi ziyan və gətirə biləcəyi faydalara görə dəyərləndirməlidirlər. Bu zaman ən düzgün yanaşma müzakirə və qərarları refleksiv qorxuya və ya kor optimizmə əsasən deyil, sağlam elmi informasiya və hərtərəfli sınaqlara əsasən aparmaqdır.

YOXLAMA 38.3

1. Bitkilərin ənənəvi süni seçilməsi ilə genetika mühəndisliyini qarşılaşdırın.
2. Bt qarğıdalıda fumonisin miqdarı qeyri-Bt qarğıdalıdan nəyə görə azdır?
3. **ƏGƏR ➤** Bəzi növlərdə xloroplast genləri yalnız sperm üzərindən ötürülür. Bu, transgen keçidinin qarşısını almaq üçün aparılan işlərə necə təsir edir?

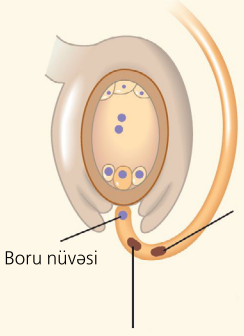
38 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 38.1

Çiçəklər, ikiqat mayalanma və meyvələr örtülütoxumlu həyat dövrəsinin əsas xassələridir *(səh. 822-832)*

- Örtülütoxumlu çoxalması çoxhüceyrəli diploid sporofit və çoxhüceyrəli haploid qametofitin bir-birini əvəzləməsi ilə baş verir. Sporofit tərəfindən istehsal olunan **çiçəklər** cinsi çoxalmada iştirak edir..
- Çiçək dişicik, erkəkcik, ləçək və kasacıq adlanan dörd orqandan ibarət olur. **Kasacıq** çiçək qönçəsini qoruyur. **Ləçəklər** tozlandırıcıları cəlb edir. **Erkəkciyin** bir hissəsi olan **tozluğun** daxilində haploid **mikrosporlar** erkək qametofiti ehtiva edən **tozcuq dənələrinə** çevrilir. **Dişiciklərin** aşağı hissəsində **toxumluqlar** (cavan toxumlar) inkişaf edir. Toxumluqların içində **meqasporlardan rüşeym kisələri** (dişi qametofitlər) inkişaf edir.
- Mayalanmadan əvvəl baş verən tozlanma zamanı tozcuq dişiciyin ağızcığına qonur. Tozlanmadan sonra tozcuq borusu dişi qametofitə iki sperm buraxır. İkiqat mayalanma üçün iki spermə ehtiyac var: bir sperm yumurtanı mayalayaraq, daha sonra rüşeymə inkişaf edən ziqotu, digəri isə qütbi nüvəni mayalayaraq qida ehtiyatı rolu oynayan endospermi əmələ gətirir.



Bir sperm hüceyrəsi iki qütbi nüvə ilə birləşərək endosperm nüvəsini *(3n)* əmələ gətirəcək.

- **Toxum** fəaliyyətsiz rüşeymdən və qida ehtiyatı rolunu oynayan **endosperm** və ya **ləpə yarpaqlarından** ibarət olur. Toxumun **fəaliyyətsizliyi** onun ancaq cavan fidanların cücərib həyatda qalması üçün optimal şərait yarananda cücərməsinə imkan verir. Fəaliyyətsizliyin qırılması üçün çox vaxt mühitdən temperatur və ya işıq şəraitinin dəyişməsi kimi siqnallar gəlməlidir.
- Meyvə əhatə etdiyi toxumları qoruyur, külək yolu ilə və yaxud heyvanları cəlb edərək, onların yayılmasına kömək edir.

? *Çiçək meyvəyə çevrilən zaman çiçəyin dörd növ orqanında nə kimi dəyişikliklər baş verir?*

BAŞLIQ 38.2

Çiçəkli bitkilər cinsi, qeyri-cinsi və ya hər iki yolla çoxalır *(səh. 832-835)*

- **Qeyri-cinsi çoxalma** və ya **vegetativ çoxalma** sağlam bitkilərin sürətlə çoxalmasına imkan yaradır. Cinsi çoxalma isə təkamül prosesində adaptasiyanı mümkün edən genetik çeşidliliyi yaradır.
- Bitkilər öz-özünü mayalamanın qarşısını almaq üçün bir sıra mexanizmlər inkişaf etdiriblər. Bunlara misal olaraq, erkək və dişi çiçəklərin fərqli fərdlərdə çıxmasını, eyni çiçəkdə erkək və dişi orqanların fərqli vaxtlarda inkişaf etməsini və dişidəki allelin eynisinə malik tozcuq dənəsinin rədd edilməsinə yol açan **özünə-uyğunsuzluğu** göstərmək olar.
- Bitkiləri tək hüceyrədən klonlamaq mümkündür. Hüceyrə bütöv bitkiyə inkişaf etməzdən əvvəl onu genetik olaraq dəyişdirmək olar.

? *Cinsi və qeyri-cinsi çoxalmanın üstünlükləri nələrdir?*

BAŞLIQ 38.3

İnsanlar süni seçmə və genetik mühəndislik yolu ilə təsərrüfat bitkilərini dəyişdirirlər *(səh. 835-839)*

- Fərqli çeşidlərin, hətta fərqli növ bitkilərin hibridləşməsi təbiətdə tez-tez baş verir və bitkiçilər qədim dövrlərdən bu günədək təsərrüfat bitkilərinə yeni genlər əlavə etmək üçün bundan istifadə ediblər. İki bitki müvəffəqiyyətlə hibridləşdikdən sonra bitkiçilər arzuolunan xassəyə malik balaları seçərək çoxaldırlar.
- Genetika mühəndisliyində müxtəlif orqanizmlərdən alınan genlər bitkilərə əlavə olunur. Genetik dəyişdirilmiş (GD) bitkilər qidanın kəmiyyət və keyfiyyətini artıra və bioyanacaq kimi istifadə oluna bilər.
- GD orqanizmlərin mühitə buraxılması ilə bağlı narahatlıqlar olsa da, **transgenik** bitkilərin potensial faydaları da nəzərə alınmalıdır.

? *Genetika mühəndisliyinin qida keyfiyyətini necə artırdığına və ya artıra biləcəyinə dair iki nümunə verin.*

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Meyvə aşağıdakılardan hansıdır?
   A) yetişkin yumurtalıq
   B) yetişkin toxumluq
   C) toxum və onun divarı
   D) böyümüş rüşeym kisəsi
2. İkiqat mayalanma o deməkdir ki,
   A) çiçəklər meyvə və toxum əmələ gətirmək üçün iki dəfə tozlanmalıdır.
   B) hər yumurta bir rüşeym istehsal etmək üçün iki sperm qəbul etməlidir.
   C) bir sperm yumurtanı, ikinci sperm isə qütbi nüvələri mayalamalıdır.
   D) hər sperm iki nüvəyə malikdir
3. "*Bt* qarğıdalı"
   A) müxtəlif növ herbisidlərə qarşı davamlıdır, ona görə də yetişdirildiyi sahələrdə bu herbisidlərdən istifadəni asanlaşdırır.
   B) vitamin A tərkibini zənginləşdirən transgenlərə malikdir.
   C) həşəratların verdiyi ziyanı azaltmağa imkan verən zəhəri istehsal etmək üçün bakteriya genlərinə sahibdir.
   D) qarğıdalının "bora-davamlı" transgenik çeşididir

4. Calaqla bağlı aşağıdakılardan hansı doğrudur?
   A) Calaqüstü və calaqaltı iki fərqli növə aid çubuqlardır.
   B) Calaqüstü və calaqaltı bir-birilə əlaqəsiz növlərdən gəlməlidir.
   C) Calaqaltı calaq üçün lazımi kök sistemini verir.
   D) Calaq yolu ilə yeni növlər əmələ gəlir.

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

5. Bəzi ikievli bitkilərdə erkəkdə XY, dişidə XX genotipi olur. İkiqat mayalanmadan sonra rüşeym və endosperm nüvələrinin genotipləri necə olar?
   A) rüşeym XY/endosperm XXX və ya rüşeym XX/endosperm XXY
   B) rüşeym XX/endosperm XX və ya rüşeym XY/endosperm XY
   C) rüşeym XX/endosperm XXX və ya rüşeym XY/endosperm XYY
   D) rüşeym XX/endosperm XXX və ya rüşeym XY/endosperm XXY

6. Yaşıl ləçəkli kiçik çiçəyin aşağıdakılardan hansı olma ehtimalı daha böyükdür?
   A) arılarla tozlanan
   B) quşlarla tozlanan
   C) yarasalarla tozlanan
   D) küləklə tozlanan

7. Çiyələyin üstündəki qara nöqtələr eyni çiçəyin fərqli dişiciklərindən əmələ gələn meyvələrdir. Çiyələyin lətli və dadlı hissəsi çox sayda dişiciyə malik çiçəyin altlığından əmələ gəlir. Buna görə də çiyələk
   A) çoxlu toxuma malik sadə meyvədir.
   B) həm mürəkkəb, həm də yalançı meyvədir.
   C) həm sadə, həm də yalançı meyvədir.
   D) həm kollektiv, həm də yalançı meyvədir.

8. **TƏSVİR ET** Çiçək çəkib hissələrini şəklin üzərində qeyd edin.

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

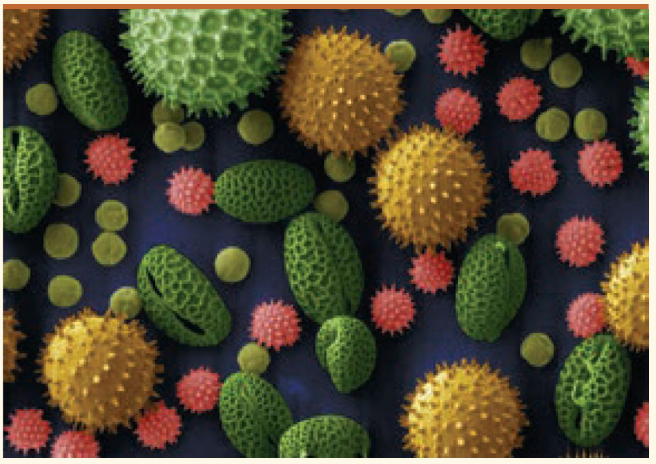
9. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Cinsi çoxalma baxımından bəzi bitkilər tamamilə özünü-mayalandıran, bəziləri tamamilə özünə-uyğunsuz olsalar da, digərləri "qarışıq strategiyadan" istifadə edib müəyyən qədər özünə-uyğunsuzluq sərgiləyirlər. Bu çoxalma strategiyaları təkamül potensialı baxımından fərqli nəticələrə gətirib çıxarır. Məsələn, özünü-mayalayan növ ilə müqayisədə özünə-uyğunsuz növün, kiçik təsisçi populyasiyası kimi və ya kəskin populyasiya darboğazından çıxan populyasiya (Başlıq 23.3) olaraq, həyatda qalma şansları necədir?

10. **ELMİ TƏDQİQAT** GD tənqidçiləri iddia ediblər ki, transgenlər hüceyrənin içində gözlənilməyən, potensial olaraq, zərərli maddələrin yaranmasına yol açmaqla hüceyrənin işləməsinə maneə ola bilərlər. Normalda kiçik miqdarlarda hasil olan zəhərli aralıq maddələr daha böyük miqdarlarda ortaya çıxa və ya yeni zəhərli maddələr əmələ gələ bilər. Bu, eyni zamanda, normal metabolizmi saxlamağa kömək edən maddələrin itirilməsinə də səbəb ola bilər. Ölkənin əsas elmi məsləhətçisi olsaydınız, bu tənqidlərə necə cavab verərdiniz?

11. **ELM, TEXNOLOGİYA VƏ CƏMİYYƏT** İnsanlar min illərlə canlıları genetik olaraq dəyişdirmişdirlər. Bu zaman süni seçmə və hibridləşmə yolu ilə canlıların genomlarını əhəmiyyətli dərəcədə dəyişərək, yeni heyvan və bitki çeşidləri yaratmağa nail olublar. Yalnız bir və ya bir neçə genin əlavəsi və dəyişməsini ehtiva edən müasir genetika mühəndisliyi metodları sizcə, nəyə görə bu qədər böyük müqavimətlə qarşılaşıb? Genetika mühəndisliyinin bəzi formaları digərlərinə nisbətən daha böyük narahatlığa rəvac verməlidirmi? Cavabınızı izah edin.

12. **ESSE: TƏŞKİLAT** Qısa bir esse (100-150 söz) yazaraq, çiçəyin eyni növə aid başqa çiçəklərlə çoxalma qabiliyyətinin çiçək orqanları və onların təşkilatından yaranan bir xassə olduğunu izah edin.

13. **SİNTEZ**



Bu rənglənmiş SEM altı bitki növündən alınan tozcuq dənələrini göstərir. Tozcuq dənələrinin necə formalaşdığını, necə işlədiyini, o cümlədən, örtülütoxumlu və digər toxumlu bitkilərin dominantlığına necə töhfə verdiyini izah edin.

Bitkilərin Daxili və Xarici Siqnallara Cavabı

39



Şəkil 39.1 "Vampir" bitki?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

39.1 Siqnalötürmə yolları siqnalın qəbulunu ona verilən cavabla əlaqələndirir

39.2 Bitki hormonları böyümə və inkişafın koordinasiyasında və qıcıqlara verilən reaksiyalarda iştirak edir

39.3 İşığa verilən cavablar bitki üçün həyati dərəcədə vacibdir

39.4 Bitkilər işıqdan başqa növ qıcıqlara da cavab verir

39.5 Bitkilər patogen və otyeyənlərin hücumlarına cavab verir



Qıcıqlar və Oturaq Həyat

Ovçu xəlvətcə kolların arasından çıxaraq şikarı daha asanlıqla əldə edə biləcəyi kölgəliyə tərəf gedir. Ova ancaq bir həftəlik tədarüklə çıxıb. Əgər şikarını tezliklə tapa bilməsə, məhvə düçardır. Nəhayət, ümidverici bir qoxu duyduqdan sonra onun mənbəyinə doğru yönəlir. Əlçatan məsafəyə çatanda kəmənd ataraq ovunu tutur. Elə bu anda daha yaxşı bir şikarı hiss edir! Yeni şikara doğru yönəlir, kəmənd atır və qidalandırıcı şikarını həzm edir.

Ovçu qeyri-fotosintetik, parazit bitki olan qızılsarmaşıq (*Cuscuta*). Ev sahibi qızılsarmaşıq fidanı cücərdikdən sonra rüşeym inkişafı zamanı toplanan qida maddələrindən istifadə edərək bitki axtarışına çıxır **(Şəkil 39.1)**. Ev sahibi təxminən bir həftə ərzində tapılmazsa, fidan məhv olur. Kiçik fotoda da göstərildiyi kimi, qızılsarmaşıq ev sahibinin ətrafına dolanan bığcıqlar çıxararaq hücuma keçir. Növbəti bir saat ərzində ya ev sahibini istismar edir, ya da yoluna davam edir. Əgər burada qalırsa, haustoriya adlanan çıxıntılarla ev sahibinin floemasına çıxış əldə etməsi bir neçə gün çəkir. Ev sahibinin nə qədər qidalandırıcı olduğundan asılı olaraq qızılsarmaşıq daha çox və ya az bığcıqlar çıxarır.

Qızılsarmaşıq şikarının yerini necə təyin edir? Bioloqlar uzun müddətdir ki, onların kölgəyə doğru uzandığını bilsə də (çünki, bəlkə burada gövdə tapmaq ehtimalı daha çoxdur?), şikarı ilə təsadüfi toqquşduğunu düşünürdülər. Yeni çalışmalar göstərir ki, pontesial ev sahibi tərəfindən istehsal olunan kimyəvi maddələr qızılsarmaşığı cəlb edərək onu müvafiq istiqamətdə sürətlə böyüməyə sövq edir.

Qızılsarmaşığın davranışı qeyri-adi olsa da, fotosintetik bitkilər də

mühitlərini duya bilir və bununla da mühitdəki gün işığı və qidalandırıcı maddələrlə zəngin torpaq parçalarından istifadə edir. Bu davranışların ortaya çıxmasında iştirak edən siqnalötürmə yollarından bəziləri bizim mühitlə əlaqəmizdə iştirak edən analoji yollara çox oxşayır. Siqnal qəbulu və ötürülməsi səviyyəsində hüceyrələriniz bitki hüceyrələrindən çox fərqlənmir—oxşarlıqlar fərqliliklərdən qat-qat çoxdur. Buna baxmayaraq, heyvan olaraq sizin mühitdəki qıcıqlara qarşı verdiyiniz cavablar bitkilərinkindən çox fərqlənir. Heyvanlar daha çox hərəkət edərək cavab verirlərsə, bitkilər buna daha çox böyümə və inkişaflarını dəyişdirərək nail olur.

Bitkilər həyatda qalmaq üçün həm də zamanın axımına, məsələn, fəsillərin dəyişməsinə də uyğunlaşmalıdır. Bundan əlavə onlar bir sıra canlılarla da qarşılıqlı əlaqədə olur. Bütün bu fiziki və kimyəvi əlaqələrdə mürəkkəb siqnalötürmə yolları iştirak edir. Bu fəsildə bitkilərin böyümə və inkişafını tənzimləyən daxili siqnallara (hormonlara) və bitkilərin mühiti necə duyub, ona necə cavab verdiyinə nəzər salacağıq.

BAŞLIQ 39.1

Siqnalötürmə yolları siqnalın qəbulunu ona verilən cavabla əlaqələndirir

Qızılsarmaşıq mühitindən spesifik siqnallar qəbul edir və bu siqnallara həyatda qalıb çoxalma şansını artıracaq formada cavab verir. Lakin bu hal təkcə qızılsarmaşığa xas bir şey deyil. Daha tanış bir misalı götürək: mətbəx şkaflarının birində arxada yaddan çıxmış bir kartofu. Bu formasını dəyişmiş yeraltı gövdə və ya yumrunun "göz"lərindən (əlavə tumurcuqlarından) zoğlar çıxır. Lakin bu zoğlar adi bitki zoğlarına çox da oxşamır. Möhkəm gövdə və geniş yaşıl yarpaqlar əvəzində bitkidən açıq rəngli, açılmamış yarpaqlar, qısa və kötüyəbənzər köklər çıxır **(Şəkil 39.2a)**. Ümumilikdə **etiolasiya** adlanan, qaranlıqda böyümək üçün qazanılmış morfoloji adaptasiyaların olması məntiqlidir, çünki təbiətdə cavan kartof bitkisi yer altında cücərərkən, adətən, fasiləsiz qaranlıqda olur. Belə şərtlər altında açılmış yarpaqlar torpağı dəlib keçməyə maneə törədə və zoğ torpaqdan çıxdıqca zədələnə bilər. Yarpaqlar açılmadığından suyun buxarlanma yolu ilə itkisi çox olmur və buna görə də, transpirasiya yolu ilə itirilə biləcək suyu əvəzləmək üçün lazımi geniş kök sisteminə ehtiyac yaranmır. Bundan əlavə, yaşıl xlorofili istehsal etmək üçün enerji xərcləmək israf olardı, çünki bu şəraitdə fotosintez üçün lazımi işıq yoxdur. Əvəzində, qaranlıqda böyüyən kartof bitkisi enerjini mümkün qədər gövdələrini uzatmağa xərcləyir. Bu adaptasiya sayəsində yumrulardakı qida ehtiyatı tükənmədən zoğlar torpağın səthini deşərək açığa çıxa bilir. Etiolasiya prosesi bitkilərin morfoloji və fizioloji formada onları əhatə edən mühitə mürəkkəb mühit və daxili siqnallar üzərindən necə uyğunlaşdığının bir örnəyidir.

Şəkil 39.2 Qaranlıqda böyüyən kartofun işığa cavab olaraq de-etiolasiyası.



(a) İşığa məruz qalmadan öncə. Qaranlıqda böyüdülən kartofun uzun, çəlimsiz gövdələri və açılmamış yarpaqları var. Bu adaptasiyalar zoğların torpağı dəlməsinə kömək edir. Köklər çox qısadır, amma suyun udulmasına bir o qədər ehtiyac da yoxdur, çünki zoğlar tərəfindən çox su itirilmir.

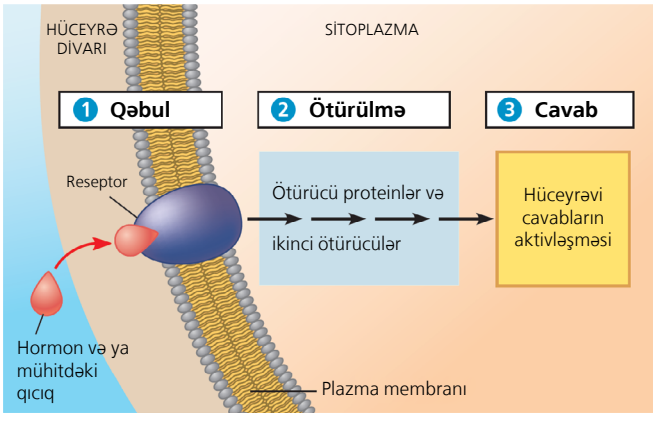
(b) Bir həftə təbii gün işığına məruz qaldıqdan sonra. Kartof bitkisi geniş yaşıl yarpaqları, qısa möhkəm gövdələri və uzun kökləri ilə adi bitkiyə oxşamağa başlayır. Bu çevrilmə fitoxrom adlanan xüsusi piqment tərəfindən işığın qəbulu ilə başlayır.

Zoğlar işığa çıxdıqdan sonra bitki böyük dəyişikliklər keçirir; bunlara ümumilikdə **de-etiolasiya** (və ya yaşıllaşma) deyilir. Gövdənin böyüməsi yavaşlayır, yarpaqlar açılır, köklər uzanır, zoğ xlorofil istehsal etməyə başlayır. Bir sözlə, bitki adi formasını almağa başlayır **(Şəkil 39.2b)**. Bu bölmədə de-etiolasiya reaksiyasını örnək olaraq istifadə edib bitkinin siqnalı (bu misalda işığı) necə qəbul edərək cavaba (yaşıllaşmaya)) çevirdiyini görəcəyik. Eyni zamanda mutantlar üzərində aparılan çalışmaların hüceyrədə siqnal işlənməsinin müxtəlif mərhələlərinin (qəbul, ötürülmə və cavab) detalları ilə bağlı bizə nələr öyrətdiyini görəcəyik **(Şəkil 39.3)**.

Qəbul

Siqnallar əvvəlcə reseptorlar, yəni müəyyən bir qıcığa cavab olaraq formasını dəyişdirən zülallar tərəfindən

Şəkil 39.3 Siqnalötürmə yollarını təsvir edən ümumi modelin xülasəsi. Başlıq 11.1-də də qeyd etdiyimiz kimi, xüsusi reseptor protein ilə əlaqəyə girən hormon və başqa növ qıcıqlar ötürücü proteinlərin ardıcıl aktivləşməsini və bu yolda iştirak edən ikinci ötürücülərin istehsalını tətikləyə bilir. Siqnal irəliyə ötürülür və sonda hüceyrəvi cavaba gətirib çıxarır. Bu diaqramda reseptor hədəf hüceyrənin səthində yerləşsə də, digər hallarda qıcıq hüceyrə daxilindəki reseptorlarla əlaqəyə girə bilir.



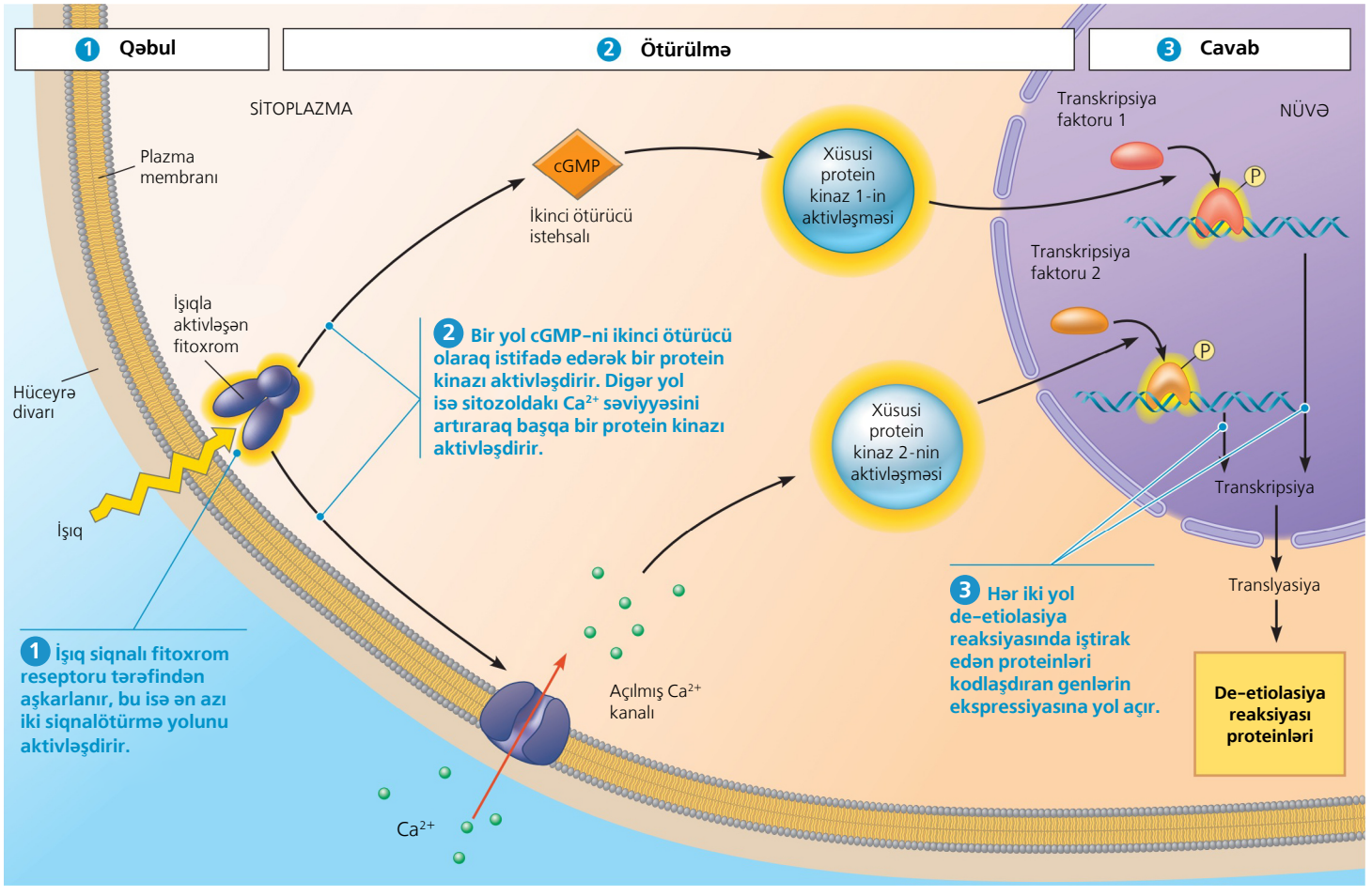
duyulur. De-etiolasiyada iştirak edən reseptor, bu fəsildə daha ətraflı müzakirə edəcəyimiz bir fotoreseptor sinfinin üzvü olan *fitoxrom* növüdür. Plazma membranında yerləşən əksər reseptorlardan fərqli olaraq, de-etiolasiyada iştirak edən fitoxrom növü sitoplazmada yerləşir. Tədqiqatçılar kartofun yaxın qohumu olan pomidor üzərində aparılan araşdırmalar sayəsində de-etiolasiyada fitoxrom tələb olduğunu nümayiş etdiriblər. Fitoxrom səviyyəsi aşağı olan *aurea* adlı pomidor mutantı işığa məruz qaldıqda adi növ pomidorlara nisbətən daha az yaşıllaşır. (*Aurea* latın dilində "qızıl" deməkdir. Xlorofil olmadıqda, karotenoid adlanan sarı və narıncı əlavə piqmentlər daha çox görünür.) Tədqiqatçılar ayrı-ayrı *aurea* yarpağı hüceyrələrinə digər bitkilərdən alınmış fitoxrom yeridib daha sonra hüceyrələri işığa məruz qoyaraq normal de-etiolasiya cavabı ala biliblər. Bu cür təcrübələr göstərirdi ki, de-etiolasiya zamanı fitoxrom işığın duyulmasında rol oynayır.

Ötürülmə

Reseptorlar çox zəif mühit siqnallarına və ya kimyəvi siqnallara həssas ola bilir. Bəzi de-etiolasiya reaksiyaları həddindən artıq aşağı işığa cavab olaraq ortaya çıxır; bəzi hallarda ay işığının bir neçə saniyəsi belə kifayət edir. Bu son dərəcədə zəif siqnalların ötürülməsi **ikinci ötürücülərlə** baş verir — hüceyrədəki siqnalı gücləndirən və onu reseptordan cavabı həyata keçirən digər zülallara ötürən kiçik molekullar və ionlarla **(Şəkil 39.4)**. Başlıq 11.3-də bir neçə növ ikinci ötürücülər haqqında danışdıq (Şəkil 11.12 və 11.14). Burada de-etiolasiyada iştirak edən iki növ ikinci ötürücünün oynadığı xüsusi rolları nəzərdən keçiririk: kalsium ionları (Ca^{2+}) və tsiklik GMP (cGMP).

Sitozolik Ca^{2+} səviyyəsindəki dəyişikliklər fitoxrom siqnalötürməsində mühüm rol oynayır. Sitozolik Ca^{2+} qatılığı normalda çox aşağıdır (təxminən 10^{-7} *M*), lakin fitoxromun aktivləşməsi Ca^{2+} kanallarının açılmasına və sitozolik Ca^{2+} səviyyələrində müvəqqəti 100 qat artıma səbəb olur. Fitoxrom işığa cavab olaraq formasında dəyişiklik keçirərək quanilil siklazın aktivləşməsinə səbəb olur ki, bu enzim öz növbəsində tsiklik GMP adlanan ikinci ötürücünü istehsal edir. Tam de-etiolasiya reaksiyası üçün həm Ca^{2+}, həm də cGMP istehsal olunmalıdır. cGMP-nin *aurea* pomidorunun yarpaq hüceyrələrinə yeridilməsi yalnız natamam de-etiolasiya

Şəkil 39.4 Bitkilərdə siqnalötürmənin örnəyi: fitoxromun de-etiolasiya reaksiyasında oynadığı rol.



ƏLAQƏ QUR ➤ *Şəkil 11.17-dəki hansı panel de-etiolasiya reaksiyasındakı fitoxromdan asılı siqnalötürmə yolunu daha yaxşı təsvir edir? Cavabınızı izah edin.*

reaksiyasına yol açır.

Cavab

İkinci ötürücülər bir sıra hüceyrəvi fəaliyyətləri tənzimləyir. Bir çox hallarda qıcığa verilən cavablar müəyyən enzimlərin fəaliyyətinin artmasından ibarət olur. Siqnalötürmə yolunun enzim fəaliyyətini artırmasının əsas iki mexanizmi var: transkripsiyanın tənzimi və translyasiya sonrası dəyişikliklərlə. Trankripsiyanı tənzimləyən mexanizmlər müəyyən enzimi kodlaşdıran mRNA-nın sintezini artırıb-azaldır. Translyasiya sonrası dəyişiklik isə mövcud enzimlərin aktivləşməsi şəklində olur.

Mövcud Proteinlərdə Translyasiya Sonrası Dəyişiklik

Bir çox siqnalötürmə yollarında mövcud proteinlərin müəyyən aminturşuları fosforlaşdırılır və bununla da proteinin hidrofobikliyi və fəaliyyəti dəyişdirilir. İkinci ötürücülərin çoxu, o cümlədən cGMP və Ca^{2+} birbaşa protein kinazlarını aktivləşdirir. Çox vaxt bir protein kinaz başqa bir protein kinazı, o isə öz növbəsində başqasını fosforlaşdırır (Şəkil 11.10). Belə kinaz silsilələri sonda transkripsiya faktorlarını fosforlaşdıraraq ilkin qıcığa qarşı genetik səviyyədə cavab yarada bilir. Aşağıda da bəhs edəcəyimiz kimi, bir çox siqnalötürmə yolları genləri söndürüb-yandıraraq yeni proteinlərin istehsalını tənzimləyir.

Siqnalötürmə yollarının özünü də qıcığın yoxluğunda, məsələn, cücərən kartof geri qaytarılanda söndürmək mümkün olmalıdır. Protein fosfataz adlanan və müəyyən proteinləri defosforlaşdıran enzimlər bu "söndürmə" prosesində vacib rol oynayır. Hər hansı bir anda hüceyrənin işləyişi çox sayda protein kinaz və protein fosfatazın fəaliyyətinin tarazlığından asılıdır.

Transkripsiyanın Tənzimlənməsi

Başlıq 18.2-də də qeyd etdiyimiz kimi, *spesifik transkripsiya* faktorları DNA-nın spesifik bölgələrinə bağlanaraq spesifik genlərin transkripsiyasını tənzimləyir (Şəkil 18.10). Fitoxromla tətiklənən de-etiolasiyanın misalında uyğun işıq şəraitinə cavab olaraq bir neçə spesifik transkripsiya faktoru fosforlaşdırılaraq aktivləşdirilir. Bu transkripsiya faktorlarının bəzilərinin aktivləşməsi cGMP və Ca^{2+} ilə aktivləşdirilmiş protein kinazlar tərəfindən fosforlaşdırılmalarından asılıdır.

Müəyyən bir siqnalın inkişafda dəyişikliklərə yol açma mexanizmi aktivator (müəyyən genlərin transkripsiyasını *artıran*) və ya repressor (transkripsiyasını *azaldan*) transkripsiya faktorlarından asılıdır. Məsələn, bəzi *Arabidopsis* mutantları, açıq rənglərini çıxmaq şərtilə, qaranlıqda böyümələrinə baxmayaraq digər bütün xüsusiyyətlərinə görə işıqda böyüyən bitkinin morfologiyasına, geniş yarpaqlara, qısa və möhkəm gövdəyə sahib olur, lakin yaşıl olmur, çünki xlorofilin istehsalındakı son mərhələ birbaşa işıq tələb edir. Bu mutantlarda işıqla aktivləşən genlərin ekspressiyasını əngəlləyən bir repressorda qüsurlar var. Mutasiya ilə repressor aradan qaldırıldıqda adi halda bloklanan yol davam edir. Beləliklə, mutantlar sanki işıqda böyüyürmüş kimi görünür, sadəcə rəngləri açıq olur.

De-etiolasiya ("Yaşıllaşma") Proteinləri

De-etiolasiya prosesində aktivləşən və yaxud istehsal olunan protein növləri hansılardır? Bunlardan çoxu fotosintezdə birbaşa iştirak edən enzimlərdir; digərləri xlorofil istehsalı üçün lazımi kimyəvi prekursorların təmin edilməsində iştirak edir; bir başqa qrup isə böyüməni tənzimləyən bitki hormonlarının səviyyəsinə təsir edir. Məsələn, gövdənin uzanmasına yol açan auksin və brassinosteroid kimi hormonların səviyyəsi fitoxromun aktivləşməsindən sonra aşağı düşür. De-etiolasiya zamanı müşahidə olunan gövdə uzanmasındakı azalmanın səbəbi də məhz bu hormonların səviyyəsində azalmadır.

Kartof bitkisinin de-etiolasiyasında baş verən siqnalötürmədən ətraflı şəkildə danışdıq. Bunu etməkdə məqsəd təkcə bir proses zamanı baş verən biokimyəvi dəyişikliklərin nə dərəcədə kompleks olduğu ilə bağlı sizdə fikir yaratmaq idi. Hər bir bitki hormonu və ya mühitdəki qıcıq eyni mürəkkəblikdə bir və ya daha artıq siqnalötürmə yolu tətikləyir. *Aurea* mutantı üzərində aparılan işlərdə olduğu kimi, mutanların yaradılması (genetik yanaşma) və molekulyar biologiya metodları tədqiqatçılara müxtəlif siqnalötürmə yollarını öyrənməyə icazə verir. Lakin bu yeni araşdırmalar uzun illər boyu diqqətlə aparılmış fizioloji və biokimyəvi tədqiqatların nəticələri üzərində durur. Növbəti bölmədə də görəcəyiniz kimi, klassik təcrübələr ilk dəfə göstərmişdir ki, nəql olunan siqnal molekulları olan hormonlar bitki böyüməsinin daxili tənzimləyiciləridir.

YOXLAMA 39.1

1. İşıqda və qaranlıqda böyüyən bitkilərin morfoloji fərqləri nələrdir? Etiolasiyanın cücərtinin həyatda qalmasına necə imkan verdiyini izah edin.
2. Sikloheksimid protein istehsalını tormozlayan dərmandır. Sikloheksimidin de-etiolasiyaya təsirini proqnozlaşdırın.
3. **ƏGƏR ➤** Cinsi fəaliyyətsizlik dərmanı olan Viagra cGMP-ni parçalayan enzimi inhibisiya edir. Əgər pomidor yarpağında eyni enzimdən olsaydı, Viagranın tətbiq olunması *aurea* mutantında yarpaqların normal de-etiolasiyasına yol açardımı?

BAŞLIQ 39.2

Bitki hormonları böyümə və inkişafın koordinasiyasında və qıcıqlara verilən reaksiyalarda iştirak edir

Terminin orijinal mənasında **hormon**, orqanizmin bədənin bir hissəsi tərəfindən aşağı qatılıqda istehsal olunaraq digər hissələrə daşınan, daşındığı yerlərdə müəyyən bir reseptorla birləşən, hədəf hüceyrə və toxumalarda reaksiyalara səbəb olan bir siqnal molekuludur. Heyvanlarda hormonlar, adətən, qan dövranı sistemi vasitəsi ilə nəql olunur və bu hal terminin tərifində öz əksini tapır. Bir çox müasir bitki bioloqlarına görə, heyvanlar üzərində aparılan araşdırmalardan qaynaqlanan hormon anlayışı bitkilərdə fizioloji prosesləri təsvir etmək üçün kifayət deyil. Məsələn, bitkilərdə hormon kimi siqnal molekullarını nəql etmək üçün dövr edən olan qan yoxdur. Üstəlik bitkilərdə hormon sayılan bəzi siqnal molekulları yalnız məhəlli olaraq fəaliyyət göstərir. Nəhayət, bitkilərdə qlükoza kimi bəzi siqnal molekulları var ki, bunların qatılığı adi hormonun qatılığından minlərlə qat daha yuxarı olur. Buna baxmayaraq, bu molekullar da eynilə hormonlar kimi bitkinin fəaliyyətini dəyişdirən siqnalötürmə yollarını aktivləşdirir. Buna görə də bir çox bitki bioloqları bitki içərisində bir və ya daha çox xüsusi fizioloji prosesi dəyişdirən və ya idarə edən, təbii və ya sintetik üzvi birləşmələri təsvir etmək üçün daha geniş anlayış olan *bitki böyümə tənzimləyicisi* terminə üstünlük verir. Hazırda *bitki hormonu* və *bitki böyümə tənzimləyicisi* terminləri eyni dərəcədə istifadə olunur, lakin biz tarixi davamlılıq üçün *bitki hormonu* terminini istifadə edəcəyik və hormonlara xas, çox aşağı qatılıqda aktiv olma meyarına əməl edəcəyik.

Bitki hormonları çox aşağı qatlıqda istehsal olunsa da, az miqdarda hormon bitki böyümə və inkişafına böyük təsir göstərə bilir. Bitki böyümə və inkişafının,

Cədvəl 39.1 Bitki Hormonlarına Ümumi Baxış

Hormon	İstehsal və ya Müşahidə Olunduğu Yer	Əsas Funksiyaları
Auksin (İAT)	Zoğun apikal meristemi və cavan yarpaqlar auksinin sintez olunduğu əsas bölgələrdir. Kök apikal meristemində də auksin istehsal olunur, amma köklər tələb etdikləri auksinin böyük hissəsini zoğdan əldə edir. İnkişaf etməkdə olan toxum və meyvələrdə də auksin miqdarı yüksək olur. Lakin bu ərazilərdə auksinin təzə sintez olunduğu, yoxsa ana canlıdan gəldiyi tam aydın deyil.	Gövdə uzanmasını tətikləyir (yalnız aşağı qatılıqda); yan və əlavə köklərin formalaşmasını gücləndirir; meyvə inkişafını tənzimləyir; apikal dominantlığı gücləndirir; foto- və qravitropizmdə iştirak edir; ötürücü toxumanın başqalaşmasına kömək edir; yarpaq tökülməsini gecikdirir.
Sitokininlər	Əsasən, köklərdə istehsal olunub digər orqanlara ötürülür; buna baxmayaraq, kiçik həcmdə sintezin baş verdiyi başqa bölgələr də var.	Zoğ və köklərdə hüceyrə bölünməsini tənzimləyir; apikal dominantlığa təsir edir və yan tumurcuğun böyüməsini gücləndirir; mənsəb toxumalarına qidaların hərəkətini gücləndirir; toxum cücərməsini tətikləyir; yarpaq yaşlanmasını gecikdirir.
Gibberellinlər (GA)	Əsasən, təpə tumurcuğu və kök meristemləri, o cümlədən cavan yarpaqlar və inkişaf edən toxumlarda istehsal olunur.	Gövdə uzanmasını, tozcuq inkişafını, tozcuq borusu böyüməsini, meyvənin böyüməsini və toxumun inkişaf və cücərməsini tətikləyir; cinsiyyətin təyin olunmasını və yetkinləşməyə keçidi tənzimləyir.
Absis turşusu (ABT)	Demək olar ki, bütün bitki hüceyrələri absis turşusu istehsal edə bilir və ona bütün əsas orqan və canlı toxumalarda rast gəlmək olur; floema və ya ksilemada nəql oluna bilir.	Böyüməni yavaşladır; quraqlıq zamanı stoma qapanmasını tətikləyir; toxum fəaliyyətsizliyini gücləndirir və erkən cücərməni əngəlləyir; yarpaq yaşlanmasını tətikləyir; su itkisinə qarşı müqaviməti artırır.
Etilen	Qaz halındakı bu hormon bitkinin bir çox bölgələrində istehsal oluna bilir. Yaşlanma, yarpaq absisi və bəzi meyvələrin yetişməsi zamanı yüksək miqdarda istehsal olunur. Yaralanma və stres də sintezini tətikləyə bilir.	Bir çox meyvə növlərinin yetişməsini, yarpaq tökülməsini və fidanlarda üçqat reaksiyanı (gövdə uzanmasının əngəllənməsi, yana doğru genişlənmənin və üfüqi böyümənin tətiklənməsi) tətikləyir; yaşlanmanı sürətləndirir; kök və əmici tellərin formalaşmasını gücləndirir; ananas ailəsində çiçəklənməni tətikləyir.
Brassinosteroidlər	Bütün bitki toxumalarında müşahidə olunsa da, fərqli orqanlarda fərqli aralıq formaları üstünlük təşkil edir.	Zoğlarda hüceyrə genişlənməsi və bölünməsini gücləndirir; aşağı qatılıqda kök böyüməsini gücləndirir; yüksək qatılıqda kök böyüməsini əngəlləyir; ksilema başqalaşmasını gücləndirir, floema başqalaşmasını əngəlləyir; toxum cücərməsini və tozcuq borusunun uzanmasını gücləndirir.
Jasmonatlar	Linolen turşusu adlı yağ turşusundan əmələ gələn kiçik molekullar qrupudur. Bitkinin bir sıra bölgələrində sintezləndikdən sonra floema vasitəsilə başqa yerlərə nəql olunur.	Bir sıra prosesləri tənzimləyir: meyvənin yetişməsi, çiçəyin inkişafı, tozcuq istehsalı, bığcığın burulması, kökün böyüməsi, toxumun cücərməsi və nektar ifrazı; həm də otyemə və patogen hücumuna reaksiya olaraq istehsal olunur.
Striqolaktonlar	Karotenoidlərdən yaranan bu hormon və hüceyrəxarici siqnallar köklərdə aşağı fosfat şəraitinə və ya zoğlardan həddən artıq auksin daxil olmasına qarşı cavab olaraq istehsal olunur.	Toxumun cücərməsini gücləndirir, apikal dominantlığı tənzimləyir və köklərə mikoriza göbələklərini cəlb edir.

demək olar ki, hər bir aspekti müəyyən dərəcədə hormonal nəzarət altındadır. Hər bir hormon fəaliyyət bölgəsindən, qatılığından və bitkinin inkişaf mərhələsindən asılı olaraq bir çox təsirlərə malik olur. Eyni zamanda birdən çox hormon da tək bir prosesə təsir edə bilir. Bitki hormonlarına qarşı verilən cavablar, adətən, həm iştirak edən hormonların miqdarı, həm də nisbi qatılıqlarından asılı olur. Çox vaxt böyümə və inkişafa nəzarət edən şey bir-birindən təcrid olunmuş halda işləyən hormonlar yox, qarşılıqlı təsir halında olan fərqli hormonlardır. Bu qarşılıqlı təsir aşağıdakı hormon funksiyası ilə bağlı müzakirədə daha da aydın olacaq.

Bitki Hormonlarına Baxış

Cədvəl 39.1-də auksin, sitokininlər, gibberellinlər, absis turşusu, etilen, brassinosteroidlər, jasmonatlar və striqolaktonlar daxil olmaqla bitki hormonlarının əsas növləri və təsirləri göstərilmişdir.

Auksin

Bitkilərdə kimyəvi xəbərçilərin mövcud olduğu fikri gövdələrin işığa necə cavab verdiyini araşdıran bir sıra klassik təcrübələrdən irəli gəlir. Bildiyiniz kimi, pəncərə qabağında yerləşdirilmiş ev bitkisinin zoğları işığa doğru böyüyür. Bitki orqanlarının qıcıq mənbəyinə doğru böyüməsi və ya ondan uzaqlaşması ilə nəticələnən hər hansı bir böyümə reaksiyasına **tropizm** deyilir (Yunan dilində *"tropos"* döngə sözündən). Zoğun işığa doğru və ya ondan uzağa böyüməsinə fototropizm deyilir; birinciyə müsbət **fototropizm**, ikincisinə isə mənfi fototropizm deyilir.

Bitkilərin sıx ola bildiyi təbii ekosistemlərdə fototropizm zoğun böyüməsini fotosintezi gücləndirən günəş işığına doğru yönəldir. Bu reaksiya zoğun əks tərəflərindəki hüceyrələrin fərqli şəkildə böyüməsindən ortaya çıxır; qaranlıq tərəfdəki hüceyrələr daha parlaq tərəfdəki hüceyrələrdən daha sürətli uzanır.

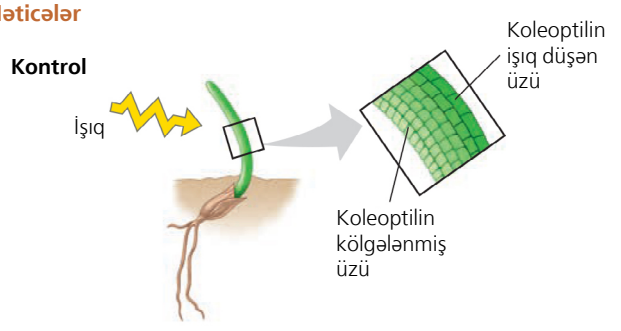
Charles Darwin və oğlu Francis 1800-cü illərin sonlarında fototropizmlə əlaqəli ilk təcrübələri aparmışdırlar **(Şəkil 39.5)**. Onların müşahidələrinə əsasən, koleoptil tərəfindən əhatə olunmuş ot fidanı (Şəkil 38.9b) yalnız koleoptilin ucu olduqda işığa doğru əyilə bilir. Əgər uc çıxarılarsa, koleoptil əyilmir. Fidanın ucu işıq keçirməyən bir qapaqla örtülərsə, işığa doğru böyüyə bilmir; eyni zamanda uca bərkidilmiş şəffaf qapaq və ya koleoptil ucunun bir az aşağısına yerləşdirilmiş qeyri-şəffaf bir örtük də fototropik reaksiyaya maneə törətmir. Onların bu nəticələrdən yola çıxaraq gəldikləri qənaət o idi ki, işığı duymaqdan məsul olan yer koleoptilin ucudur. Buna baxmayaraq onlar koleoptilin əyilməsinə gətirib çıxaran diferensial böyümə reaksiyasının ucdan bir qədər aşağıda meydana gəldiyini də qeyd etmiş, bunu izah etmək üçün bəzi siqnalların ucundan aşağıya doğru koleoptilin uzanan bölgəsinə ötürüldüyünü iddia etmişdirlər. Bir neçə onillikdən sonra Danimarkalı alim Peter Boysen-Jensen bu siqnalın hərəkətli kimyəvi maddə olduğunu nümayiş etdirdi. O, koleoptilin

Şəkil 39.5

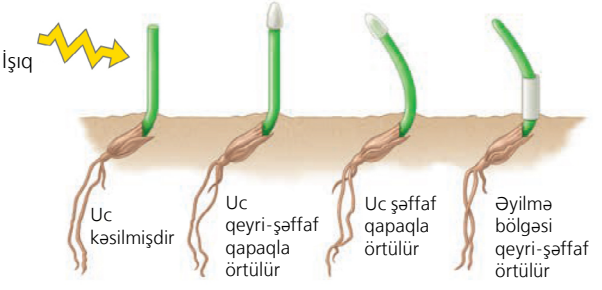
Tədqiqat Ot koleoptilinin hansı hissəsi işığı duyur və siqnal necə ötürülür?

Təcrübə 1880-ci ildə Charles və Francis Darwin ot koleoptilinin hansı bölgəsinin işığı duyduğunu öyrənmə üçün onun bəzi hissələrini kəsmiş və örtmüşdür. 1913-cü ildə Peter Boysen-Jensen fototropizm siqnalının necə ötürüldüyünü anlamaq üçün koleoptilləri başqa materiallarla ayırmışdır.

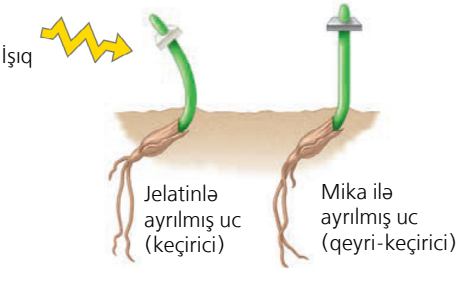
Nəticələr



Darwin və Darwin: Fototropizm yalnız uc bölgəsi işığa məruz qalanda baş verir.



Boysen–Jensen: Uc keçirici sədlə gövdədən ayrılanda fototropizm baş verir, sədd keçirici olmasa, baş vermir.



Data mənbəyi. C. R. Darwin, The power of movement in plants, John Murray, London (1880). P. Boysen-Jensen, Concerning the performance of phototropic stimuli on the Avenacoleoptile, *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Reports of the German Botanical Society)* 31:559–566 (1913).

Yekun nəticə Darwin-lərin təcrübəsi göstərir ki, ancaq koleoptil ucu işığa duyarlıdır. Lakin fototropik əyilmə işığın duyulduğu yerdən (uc) kənarda baş verir. Boysen-Jensen-nin nəticələri göstərir ki, əyilmə siqnalı işıqla aktivləşən, hərəkətli kimyəvi maddədir.

ƏGƏR ➤ *Hansı işıq rənglərinin daha çox fototropik əyilməyə yol açdığını təcrübəvi yolla necə öyrənə bilərsiniz?*

ucunu qalan hissəsindən bir jelatin kubu ilə ayırmış, bu isə hüceyrəvi təmasın qarşısını almaqla birlikdə kimyəvi maddələrin keçidinə imkan vermişdir. Bu fidanlar işığa doğru əyilərək normal reaksiya verib. Lakin koleoptil ucu mineral mika kimi qeyri-keçirici bir maneə ilə aşağısından təcrübəvi olaraq ayrılarsa, fototropik reaksiya meydana gəlməmişdir.

Daha sonralar aparılan araşdırmalar göstərmişdir ki, koleoptil uclarında bir kimyəvi maddə ifraz olunur və bu maddəni aqar bloklarına diffuziya yolu ilə toplamaq mümkündür. Bu kimyəvi maddəni ehtiva edən kiçik aqar kublarını ucları kəsilmiş koleoptillərin kəsilmiş səthinin üstündə, mərkəzdən kənarda yerləşdirəndə bu fidanlarda tamamilə qaranlıqda belə "fototropikəbənzər" əyilmələr yaratmaq mümkündür. Böyüməni təşviq edən bu kimyəvi maddənin koleoptilin qaranlıq tərəfində daha yüksək qatılıqda olması koleoptili işığa doğru əyir. Bu kimyəvi maddə koleoptil boyu aşağı düşdükcə böyüməni stimullaşdırdığından, "auksin" (Yunan dilində "auxein" artırmaq sözündən) adını alıb. Auksin daha sonra saflaşdırılmış və kimyəvi quruluşunun indolasetat turşusu (İAT) olduğu təsbit edilmişdir. Auksinlər çiçəkli bitkilərdə bir çox funksiyalara malik olsa da, koleoptillərin uzanmasını təşviq edən hər hansı bir kimyəvi maddə üçün **auksin** terminindən istifadə olunur. Bitkilərdəki əsas təbii auksin İAT olsa da, bəzi sintetik birləşmələr də daxil olmaqla bir sıra digər birləşmələr auksin fəaliyyətinə malikdir.

Auksin, əsasən, zoğ uclarında istehsal olunur və hüceyrədən hüceyrəyə gövdə boyu aşağıya təxminən 1 sm/saat sürətlə nəql olunur. Bu hərəkət yalnız ucdan aşağıya doğru gedir, əksinə yox. Auksinin belə birtərəfli nəqlinə *qütbi nəql* deyilir. Qütbi nəql cazibə qüvvəsi ilə əlaqəli deyil; təcrübələr göstərir ki, kök və ya koleoptil seqmenti başıaşağı yerləşdirildikdə auksin yuxarıya doğru hərəkət edir. Auksin hərəkətinin qütblülüyü hüceyrələrdə auksin nəqli zülalının qütbi paylanmasına görədir. Hüceyrənin bazal ucunda toplanmış auksin daşıyıcıları hormonu hüceyrədən çıxarır. Bunun ardından auksin qonşu hüceyrənin apikal ucuna daxil ola bilir **(Şəkil 39.6)**. Auksin hüceyrələrin uzanmasını stimullaşdırmaq və bitki quruluşunu tənzimləmək də daxil olmaqla bir sıra təsirlərə malikdir.

Auksinin Hüceyrə Uzanmasında Rolu Auksinin əsas funksiyalarından biri də gənc inkişaf edən zoğdakı hüceyrələrin uzanmasını stimullaşdırmaqdır. Auksin zoğun ucundan hüceyrələrin uzanma bölgəsinə doğru hərəkət etdikcə (Şəkil 35.16), hormon, ehtimal ki, plazma membranındakı bir reseptora bağlanaraq hüceyrə böyüməsini stimullaşdırır. Auksin böyüməni yalnız müəyyən bir qatılıq aralığında, təxminən 10^{-8} ilə 10^{-4} M arasında stimullaşdırır. Daha yüksək konsentrasiyalarda auksin böyüməyə maneə törədə bilən hormon olan etilen istehsalına səbəb olaraq hüceyrələrin uzanmasını əngəlləyə bilər. Etilen haqqında danışarkən bu hormonlararası qarşılıqlı əlaqəyə qayıdacağıq.

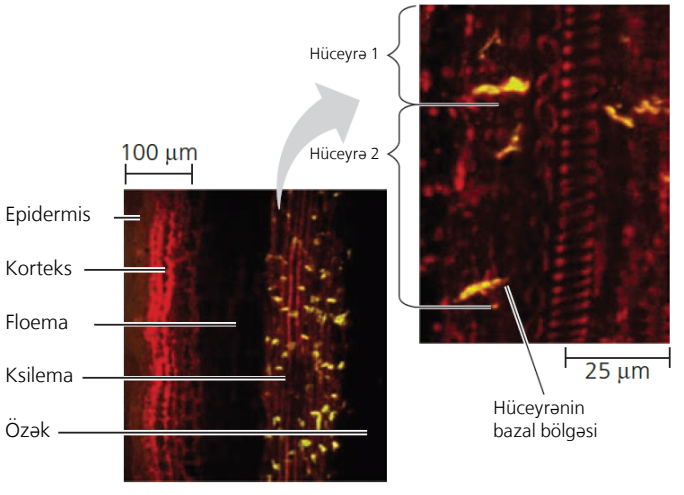
Turşu böyümə hipotezi adlanan bir modelə görə,

➤ Şəkil 39.6

Tədqiqat Auksinin zoğ ucundan aşağıya doğru qütbi hərəkətinin arxasında nə durur?

Təcrübə Auksinin təkistiqamətli hərəkətini öyrənmək üçün Leo Gälweiler və həmkarları auksin nəqli proteinin yerini təyin edən təcrübə dizayn ediblər. Tədqiqatçılar auksin nəqli proteininə bağlanan anticisimləri etiketləmək üçün yaşıl-sarı fluoresent molekuldan istifadə ediblər. Anticisimlər uzununa kəsilmiş *Arabidopsis* gövdəsinə tətbiq olunub.

Nəticələr Soldakı işıq mikroqrafı göstərir ki, auksin nəqli proteini gövdədəki bütün toxumalarda deyil, yalnız ksilemanın parenximasında mövcuddur. Sağdakı daha yüksək böyütmədəki işıq mikroqrafında görünür ki, bu proteinlər, əsasən, hüceyrələrin bazal (aşağı) bölgələrində cəmləşib.



Data mənbəyi. L. Gälweiler et al., Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue, Science 282:2226–2230 (1998).

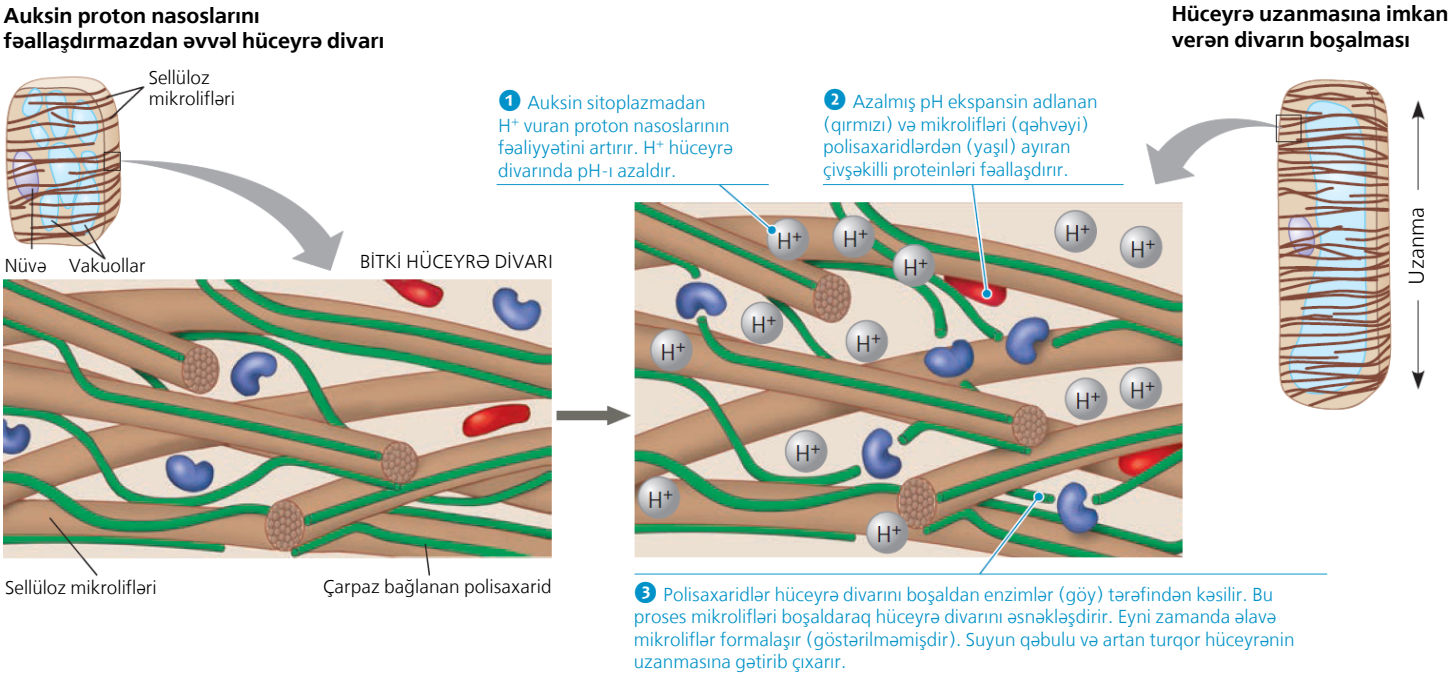
Yekun nəticə Nəticələr auksinin qütbi nəqlini auksin nəqli proteininin hüceyrələrin bazal bölgəsində cəmləşməsi ilə izah edən hipotezi dəstəkləyir.

ƏGƏR ➤ *Əgər auksin nəqli proteini hüceyrələrin hər iki qütbünə bərabər paylansaydı, auksinin qütbi nəqli hələ də mümkün olardımı? İzah edin.*

proton nasosları hüceyrələrin auksinə verdiyi böyümə reaksiyasında böyük rol oynayır. Zoğun uzanma bölgəsində auksin plazma membranındakı proton (H^+) nasoslarını stimullaşdırır. H^+-in nasoslarla vurulması membran ətrafındakı gərginliyi (membran potensialını) artırır və hüceyrə divarındakı pH-ı bir neçə dəqiqə ərzində azaldır. Divarın turşulaşması **ekspansin** adlanan proteinləri aktivləşdirir ki, bu protein selüloz mikrolifləri ilə hüceyrə divarının digər tərkib hissələrini birləşdirən çarpaz əlaqələri (hidrogen rabitələrini) qırır və divarın toxumasını boşaldır **(Şəkil 39.7)**. Membran potensialının artması hüceyrəyə ion qəbulunu artırır, bu da suyun osmotik qəbulunun və turqorun artmasına səbəb olur. Artan turqor və hüceyrə divarının əsnəkləşməsi hüceyrənin uzanmasına imkan verir.

Auksin, eyni zamanda gen ekspressiyasını da sürətlə dəyişdirir və uzanma bölgəsindəki hüceyrələrin bir neçə dəqiqə ərzində yeni proteinlər istehsal etməsinə səbəb

Şəkil 39.7 Auksinə cavab olaraq hüceyrənin uzanması: böyümə hipotezi.
Hüceyrələr, əsasən, hüceyrə divarındakı mikroliflərin istiqamətinə perpendikulyar istiqamətdə genişlənir (Şəkil 35.31).



olur. Bu proteinlərdən bəziləri digər genlərin ekspressiyasını azaldan və ya artıran qısamüddətli transkripsiya faktorlarıdır. Bu başlanğıc reaksiyadan sonra davamlı böyümək üçün hüceyrələr daha çox sitoplazma və divar materialı istehsal etməlidir. Bundan əlavə, auksin bu davamlı böyümə reaksiyasını da stimullaşdırır.

Auksinin Bitki İnkişafında Rolu Auksinin qütbi nəqli inkişaf edən bitkinin məkanda təşkilini və ya *naxış əmələgəlməsini* idarə edən mərkəzi faktordur. Auksin zoğ uclarında sintez olunur və ayrı-ayrı budaqların inkişafı, ölçüsü və mühiti barədə ümumi məlumat daşıyır. Bu məlumat axını budaqlanmanı idarə edir. Məsələn, budaqdan az miqdarda auksinin gəlməsi budağın kifayət qədər məhsuldar olmadığını göstərir, yəni başqa yerlərdə yeni budaqlara ehtiyac var. Bu məlumata əsasən budağın altındakı yan tumurcuqlar fəaliyyətsizlikdən çıxıb böyüməyə başlayır.

Auksinin nəqli *filotaksiyanın*, yəni yarpaqların gövdə üzərindəki düzülüşünün əmələ gəlməsində əsas rol oynayır (Şəkil 36.3). Bu sahədəki aparıcı bir modelə əsasən, zoğ ucunda auksinin qütbi nəqli sayəsində auksin qatılığında məhəlli piklər əmələ gəlir. Bu piklər də öz növbəsində yarpaq primordiumunun harada meydana gələcəyini və beləliklə, təbiətdə rastlanan fərqli filotaksiyaları təyin edir.

Auksinin yarpaq kənarından qütbi nəqli də yarpaqda damar naxışlarının formalaşmasına istiqamət verir. Qütbi auksin nəqlinin inhibitorları, yarpaq ayası boyunca damarların kəsintili formalaşmasına, bundan əlavə, geniş və dağınıq paylanmış əsas damarlara, ikincili damarların sayca çoxalmasına və yarpaq kənarlarına birləşik nizamsız formaya sahib ötürücü hüceyrələrdən ibarət sıx şəridin əmələ gəlməsinə yol açır.

Oduncaq toxumasını istehsal edən meristem olan ötürücü kambinin fəaliyyəti də auksin nəqlinin nəzarəti altındadır. Bitki böyümə mövsümünün sonunda fəaliyyətsiz hala keçən zaman auksin nəqliyyat qabiliyyətində və auksin daşıyıcılarını kodlayan genlərin ekspressiyasında azalma olur.

Auksinin bitki inkişafına təsiri adi həyatda daha çox gördüyümüz sporofit bitki ilə məhdudlaşmır. Son zamanlar əldə olunmuş dəlillər göstərir ki, örtülütoxumlularda mikroskopik dişi qametofitlərin təşkili də auksin qradienti ilə tənzimlənir.

Auksinlərin Praktiki İstifadəsi Həm təbii, həm də sintetik auksinlərin bir çox ticari tətbiqləri var. Məsələn, təbii auksin indolbutirik turşu (İBT) bitkilərin şitil yolu ilə vegetativ çoxaldılmasında istifadə olunur. Qoparılmış yarpaq və ya gövdəyə İBT tətbiqi çox vaxt kəsilmiş səthin yaxınlığında əlavə köklərin əmələ gəlməsinə səbəb olur.

Müəyyən sintetik auksinlərdən, o cümlədən 2,4-dixlorofenoksiasetik turşudan (2,4-D), herbisid olaraq geniş istifadə olunur. Qarğıdalı və qazon otu kimi birləpəlilər bu cür sintetik auksinləri sürətlə təsirsiz hala gətirə bilir. Lakin ikiləpəlilər buna qabil olmadığından, hormonun yuxarı dozasından tələf olur. Taxıl sahələri və ya qazon örtüyünün 2,4-D ilə çilənməsi ikiləpəli (geniş yarpaqlı) alaq otlarını aradan qaldırır.

İnkişaf etməkdə olan toxumlar da auksin istehsal edir ki, bu da meyvələrin böyüməsini stimullaşdırır. İstixanalarda yetişən pomidor bitkilərində çox vaxt

daha az toxum istehsal olunur və nəticədə pomidor meyvələri zəif inkişaf edir. Buna baxmayaraq, istixanada yetişdirilən pomidor tənəklərinə sintetik auksinlər səpmək normal meyvələrin inkişafına səbəb olur və istixanada pomidor yetişdirməyi ticari cəhətdən əlverişli edir.

Sitokininlər

Bitki hüceyrələrinin toxuma kulturasında böyümə və inkişafını artıracaq kimyəvi aşqarları tapmaq üçün aparılan sınama-yanılma təcrübələri **sitokininlərin** kəşfinə gətirib çıxardı. 1940-cı illərdə tədqiqatçılar Hind qozu südü (Hind qozunun nəhəng toxumunun maye endospermi) ilə kulturada bitki rüşeymlərinin böyüməsinə nail ola bilmişdirlər. Sonrakı tədqiqatlar göstərmişdir ki, parçalanmış DNA nümunələrindən də istifadə edərək kulturada yetişdirilmiş tütün hüceyrələrinin bölünməsini tətikləmək olar. Daha sonralar məlum olmuşdur ki, hər iki təcrübədə əlavə olunmuş aşqarın aktiv tərkib hissəsi nuklein turşularının da tərkib hissəsi olan adeninin dəyişdirilmiş formasıdır. Bu böyümə tənzimləyiciləri sitokinezi və ya hüceyrə bölünməsini stimullaşdırdığına görə onlara sitokinin adı veriblər. Ən çox rastlanan təbii sitokinin zeatindir; maddənin adı aşkar edildiyi qarğıdalıdan (*Zea mays*) gəlir. Sitokininlərin hüceyrələrin bölünməsi və başqalaşması, apikal dominantlıq və yaşlanmaya təsirləri yaxşı öyrənilmişdir.

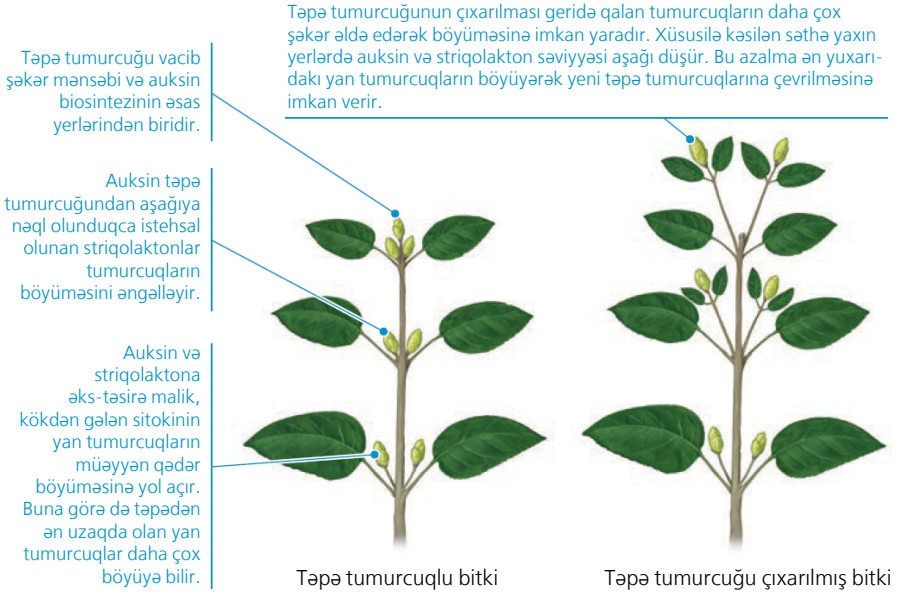
Hüceyrə Bölünməsi və Başqalaşmasının Tənzimlənməsi

Sitokininlər aktiv şəkildə böyüyən toxumalarda, xüsusilə də kök, rüşeym və meyvələrdə istehsal olunur. Köklərdə istehsal olunan sitokininlər ksilema şirəsi ilə bitki boyu yuxarıya nəql olunaraq hədəf toxumalara çatır. Auksinlə birgə fəaliyyət göstərən sitokininlər hüceyrələrin bölünməsini stimullaşdırır və başqalaşma yollarına təsir göstərir. Sitokininlərin toxuma kulturasında böyüyən hüceyrələrə təsiri, bu hormon sinfinin adi bitkidə necə işləyə biləcəyinə dair ipucları verir. Gövdədən alınmış kiçik bir parenxima parçası sitokininsiz bir mühitdə yetişdirilməndə hüceyrələri çox böyüyüsə də, bölünmür. Lakin auksinlə birlikdə sitokininlər əlavə edilərsə, hüceyrələr bölünür. Sitokininlərin təklikdə heç bir təsiri olmur. Sitokininlərin auksinə nisbəti hüceyrə başqalaşmasını tənzimləyir. Bu iki hormonun qatılığı müəyyən səviyyədə olduqda hüceyrə kütləsi böyüməyə davam edir, lakin kallus adlanan başqalaşmamış hüceyrə yığını formasında qalır (Şəkil 38.15). Sitokinin səviyyəsi artarsa, kallusdan zoğ tumurcuqları inkişaf edir. Auksin səviyyəsi artarsa, köklər əmələ gəlir.

Apikal Dominantlığın Tənzimlənməsi Apikal dominantlıq, yəni təpə tumurcuğu tərəfindən yan tumurcuqların inkişafının dayandırılması, şəkər və bir sıra bitki hormonlarının, o cümlədən auksin, sitokininlər və striqolaktonların nəzarəti altındadır. Zoğ ucunun şəkərə olan tələbatı apikal dominantlığın saxlanmasında əhəmiyyətli rol oynayır. Təpə tumurcuğunun kəsilməsi ucdakı şəkər tələbatını aradan qaldırır və şəkərin (saxarozun) yan tumurcuqlarda əlçatanlığını artırır. Bu artım tumurcuğun inkişafını başlatmaq üçün kifayət edir. Lakin bütün tumurcuqlar eyni dərəcədə böyümür: Adətən, yan tumurcuqlardan yalnız biri, kəsilmiş uca ən yaxın olanı yeni təpə tumurcuğu rolunu qazanır.

Üç bitki hormonu — auksin, sitokininlər və striqolaktonlar — müəyyən yan tumurcuqların nə dərəcədə uzanacağını təyin edən faktorlardandır **(Şəkil 39.8)**. Salamat bitkidə təpə tumurcuğundan aşağı nəql olunan auksin *dolayı yolla* yan tumurcuqların böyüməsini əngəlləyir və bununla da zoğun budaqlanmadan uzanmasına səbəb olur. Auksinin zoğ boyu qütbi axını striqolaktonların istehsalını tətikləyir ki, bunlar da öz növbəsində tumurcuq böyüməsinin qarşısını *birbaşa* olaraq alır. Eyni zamanda köklərdən gəlib zoğ sisteminə daxil olan sitokininlər auksin və striqolaktonların fəaliyyətinə əks olaraq yan tumurcuqların böyüməsini sövq edir. Beləliklə, salamat bitkidə bitkinin aşağısına yaxın yerləşmiş sitokininlə zəngin yan tumurcuqlar, təpə tumurcuğuna yaxın yerləşən auksinlə zəngin yan tumurcuqlardan daha uzun olur. Həddən artıq sitokinin istehsal edən mutantlar və ya sitokinin verilmiş bitkilər normaldan daha çox kolluq formaya sahib olur.Auksin biosintezinin əsas bölgəsi olan təpə tumurcuğunun

Şəkil 39.8 Təpə tumurcuğunun çıxarılmasının apikal dominantlığa təsirləri. Apikal dominantlıq bitki zoğunda təpə (apikal) tumurcuğunun yan tumurcuqların böyüməsini əngəlləməsidir. Təpə tumurcuğunun çıxarılması yan budaqların böyüməsinə imkan yaradır. Bu prosesdə auksin, sitokinin və striqolaktonlar da daxil olmaqla bir sıra hormonlar iştirak edir.



kəsilməsi gövdədə, xüsusilə də kəsilən səthə yaxın yerlərdə, auksin və striqolakton səviyyəsinin düşməsinə səbəb olur (Şəkil 39.8). Bunun nəticəsində kəsilmiş səthə ən yaxın yerləşmiş yan tumurcuqlar inkişaf etməyə başlayır və bu yan tumurcuqlardan biri bir nöqtədə yeni təpə tumurcuğu roluna yiyələnir. Kəsilmiş səthə auksinin tətbiq olunması yan tumurcuqların böyüməsini yenidən dayandırır.

Yaşlanma Əleyhinə Effektlər Sitokininlər protein parçalanmasını əngəlləyərək, RNA və protein istehsalını stimullaşdıraraq, ətraf toxumalardan qidaları hərəkətə gətirərək bəzi bitki orqanlarının yaşlanmasını yavaşladır. Bitkidən alınan yarpaqlar sitokinin məhluluna batırıldıqda daha uzun müddət yaşıl qalır.

Gibberellinlər

1900-cü illərin əvvəllərində Asiyadakı fermerlər müşahidə etmişdirlər ki, bəzi çəltik şitilləri o qədər hündür və iyəbənzər böyüyür ki, yetkinləşməzdən əvvəl aşır. 1926-cı ildə məlum olur ki, "axmaq şitil xəstəliyi"nə səbəb olan şey *Gibberella* cinsinə mənsub göbələkdir. 1930-cu illərdə təyin olunmuşdur ki, çəltik gövdələrinin qeyri-adi dərəcədə uzanmasına səbəb olan şey göbələk tərəfindən istehsal olunan **gibberellin** adlanan kimyəvi maddədir. 1950-ci illərdə tədqiqatçılar bitkilərin də gibberellinlər (GA) istehsal etdiyini öyrəndilər. O vaxtdan bu günədək tədqiqatçılar bitkilərdə təbii halda rastlanan 100-dən artıq fərqli gibberellin növü aşkar etmişdir; hər bir bitki növündə ayrı-ayrılıqda rastlanan hormon sayı bundan daha azdır. "Axmaq çəltik" şitilləri həddən artıq yüksək gibberellin səviyyəsindən əziyyət çəkir. Gibberellinlər gövdə uzanması, meyvə böyüməsi və toxum cücərməsi kimi bir sıra effektlərə sahibdir.

Şəkil 39.9 Gibberellinlərin gövdə uzanması və meyvə böyüməsindəki rolu.



(a) Solda gördüyünüz Arabidopsis kimi bəzi bitkilər torpağa yaxın, qısa buğumaraları ilə rozetka şəklində böyüyür. Bitki reproduktiv böyüməyə keçid etdikdə gibberellin miqdarındakı artım sıçramaya səbəb olur: buğumaraları sürətlə uzanaraq gövdə uclarında inkişaf edən çiçək tumurcuqlarını yuxarı qaldırır (sağ).



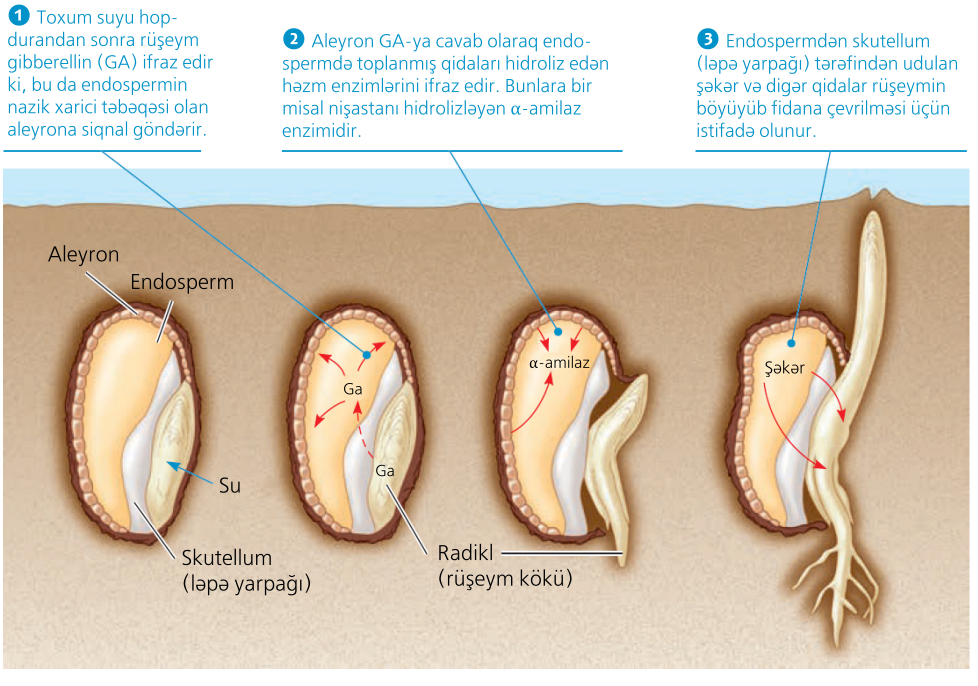
(b) Soldakı tumsuz Thompson üzümü salxımı müdaxilə olunmamış kontrol qrupuna aiddir. Sağdakı salxım isə meyvənin inkişafı zamanı üzərinə gibberellin vurulmuş tənəkdən gəlir.

Gövdə Uzanması Gibberellin istehsalının baş verdiyi əsas bölgələr cavan kök və yarpaqlardır. Gibberellinlər hüceyrə uzanması *və* bölünməsini təşviq edərək gövdənin uzanmasına və yarpaqların böyüməsinə yol açır. Bir hipotezə görə bu hormonlar hüceyrə divarını boşaldan enzimləri aktivləşdirir və ekspansin proteinlərinin daxil olmasını asanlaşdırır. Buna görə də gibberellinlər gövdə uzanmasını təşviq etmək üçün auksinlə birgə fəaliyyət göstərir.

Gibberellin tətbiq olunmuş bəzi cırtdan (mutant) bitki çeşidləri sayəsində bu hormonun gövdə uzanmasındakı effektlərini müşahidə etmək mümkün olub. Məsələn, bəzi cırtdan noxud bitkilərinə (o cümlədən Mendel-in üzərində çalışdığı çeşidə; Başlıq 14.1) gibberellin tətbiq etdikdə gövdə uzanır. Buna baxmayaraq, yabanı bitkilərə gibberellin tətbiqi nəzərəçarpan reaksiyaya yol açmır. Buna səbəb, bu bitkilərin artıq optimal dozada gibberellin istehsal etməsidir. Gibberellin sayəsində gövdə uzanmasının ən heyrətamiz misalı çiçək saplağının sürətlə böyüməsidir (**sıçrama**) **(Şəkil 39.9a)**.

Meyvə Böyüməsi Bir çox bitkilərdə meyvənin

Şəkil 39.10 Arpa kimi taxıl toxumlarında cücərmə vaxtı gibberellinlərlə qidaların hərəkətə keçirilməsi.



inkişaf etməsi üçün həm auksin, həm də gibberellin mövcud olmalıdır. Gibberellinlərin ən vacib ticari istifadəsi tumsuz Thompson üzümlərinə tətbiqidir **(Şəkil 39.9b)**. Hormon ayrı-ayrı dənələrin daha çox böyüməsinə yol açır ki, bu da istehlakçılar tərəfindən yüksək qiymətləndirilir. Gibberellin spreyləri eyni zamanda buxumaralarının da uzanaraq dənələr üçün daha geniş yer yaratmalarına imkan verir. Daha geniş yerin açılmasına səbəb olan bu uzanma həm də havanın dövranını yaxşılaşdıraraq maya göbələkləri və digər mikroorqanizmlərin meyvəni yoluxdurmasının qarşısını alır.

Cücərmə Toxumdakı rüşeym zəngin gibberellin mənbəyidir. Su qəbul olunduqdan sonra rüşeymdən ifraz olunan gibberellin toxum fəaliyyətsizliyinin başa çatmasını və cücərməni tətikləyir. Cücərmək üçün xüsusi mühit şəraiti (məsələn, işığa məruz qalma və ya aşağı temperatur) tələb edən bəzi toxumlara gibberellin tətbiq edərək fəaliyyətsizlik dövrünü başa çatdırmaq mümkündür. Gibberellinlər ehtiyat qida maddələrini hərəkətə keçirən α-amylase kimi həzm enzimlərinin istehsalını tətikləyərək taxıl fidanlarının böyüməsini dəstəkləyir **(Şəkil 39.10)**.

Absis Turşusu

1960-cı illərdə tumurcuq fəaliyyətsizliyi və yarpaq tökən bitkilərdə yarpaq tökülməsindən (absisindən) əvvəl baş verən kimyəvi dəyişiklikləri öyrənən bir qrup, pambıq meyvələrinin tökülməsindən əvvəl baş verən kimyəvi dəyişiklikləri öyrənən başqa bir qrupla eyni kimyəvi birləşməni, **absis turşusunu (ABT)** saflaşdıra bilmişdirlər. ABT-nin artıq tumurcuq fəaliyyətsizliyi və ya yarpaq tökülməsində vacib rol oynadığı düşünülməsə də, bu hormonun başqa vacib funksiyaları var. İndiyədək müzakirə etdiyimiz böyüməni gücləndirən hormonlardan (auksin, sitokinin, gibberellindən) fərqli olaraq ABT böyüməni yavaşladır. ABT çox vaxt böyümə hormonları ilə əks-effektə sahib olur. Bundan əlavə, ABT-nin bir və ya daha artıq böyümə hormonuna olan nisbəti yekun fizioloji nəticənin nə olacağını təyin edir. Burada ABT-nin iki əsas effektini müzakirə edəcəyik: toxum fəaliyyətsizliyi və quraqlığa dözümlülük.

Toxum Fəaliyyətsizliyi Toxum fəaliyyətsizliyi toxumların yalnız əmələ gələcək cücərtinin həyatda qalmasına kifayət edəcək qədər işıq, temperatur və nəmişliyin olduğu zaman cücərmə ehtimalını artırır (Başlıq 38.1). Payızda mühitə yayılmış toxumların dərhal cücərərək qışda ölməsinin qarşısını alan nədir? Bu toxumların yaza qədər cücərməsinin qarşısını alan mexanizm nədir? Ümumiyyətlə, meyvənin qaranlıq, nəm daxili mühitində toxumun cücərməsinin qarşısını alan nədir? Bütün bu suallara cavab ABT-dir. Toxumun yetkinləşməsi zamanı ABT səviyyəsi 100 dəfəyədək arta bilir. Yetkinləşməkdə olan toxumlardakı yüksək ABT səviyyəsi cücərməni əngəlləyir və yetkinləşməklə birgə baş verən ekstrim su itkisinə qarşı tab gətirmək üçün lazım olan proteinlərin istehsalını tətikləyir.

Şəkil 39.11 Yabanı tip manqrov və mutant qarğıdalı toxumlarının erkən cücərməsi.



Qırmızı manqrov (*Rhizophora mangle*) toxumları çox kiçik miqdarda ABT istehsal edir və bu toxumlar ağacdan düşməmiş cücərməyə başlayır. Bu bitki üçün erkən cücərmə faydalı adaptasiyadır. Toxumlar düşdükdə oxabənzər fidanın radikli (rüşeym kökü) manqrovların böyüdüyü yumşaq palçıqlı torpağa ox kimi batır.



Bu mutant qarğıdalıda erkən cücərmə ABT fəaliyyəti üçün lazımi transkripsiya faktorunun əskikliyindən qaynaqlanır.

ABT aradan qaldırıldıqda və ya inaktivləşdikdə bir çox fəaliyyətsiz toxum növləri cücərməyə başlayır. Bəzi səhra bitkilərinin toxumları yalnız tərkiblərindəki ABT güclü yağışlar tərəfindən yuyulduqdan sonra cücərməyə başlayır. Bəzi toxumlar isə ABT-nin fəaliyyətini dayandırmaq üçün işığa və ya uzun müddət soyuğa məruz qalmalıdır. Çox vaxt ABT-nin gibberellinə olan nisbəti toxumun fəaliyyətsiz qalıb-qalmayacağını təyin edir; cücərməyə başlamış toxuma ABT tətbiq etdikdə toxum yenidən fəaliyyətsiz hala qayıdır. ABT fəaliyyətinin dayandırılması və ya ABT səviyyəsinin düşməsi vaxtından əvvəl cücərməyə gətirib çıxara bilər (Şəkil 39.11). Məsələn, qıcadaykən cücərməyə başlayan dənələrə sahib qarğıdalı mutantında ABT-nin müəyyən genlərin ekspressiyasını tətikləməsinə imkan verən bəzi funksional transkripsiya faktorları yoxdur. Qırmızı manqrov toxumlarının aşağı ABT səviyyəsindən dolayı vaxtından əvvəl cücərməsi isə əslində cavan fidanlara ana bitkinin yaxınlığındakı yumşaq palçığa pərçimlənməyə imkan verən bir adaptasiyadır.

Quraqlığa Dözümlülük ABT quraqlıqla bağlı siqnalın ötürülməsində vacib rol oynayır. Bitki

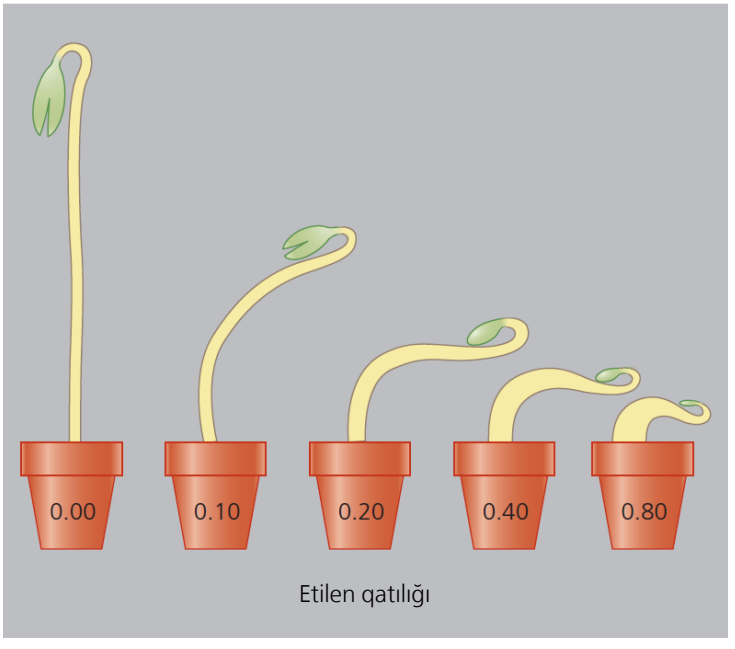
büzüşməyə başladıqda yarpaqlarda ABT toplanmağa başlayır; bu isə stomaların sürətlə bağlanaraq transpirasiyanı azaltmasına və əlavə su itkisinin qarşısının alınmasına səbəb olur. ABT kalsium kimi ikinci ötürücülərə təsir edərək qoruyucu hüceyrələrin plazma membranındakı kalium kanallarının açılmasına və hüceyrədən böyük miqdarda kaliumun çıxmasına səbəb olur. Buna bağlı olaraq suyun osmotik olaraq itirilməsi qoruyucu hüceyrələrdə turqor halını zəiflədir və stoma dəliklərinin qapanmasına yol açır (Şəkil 36.14). Bəzi hallarda su çatışmazlığı zoğ sistemindən əvvəl kök sisteminə təsir edir və belədə köklərdən yarpaqlara ötürülən ABT "erkən xəbərdarlıq sistemi" vəzifəsi görür. Qurumağa meyilli mutantların çoxunda ABT istehsalında problemlər olur.

Etilen

Kömür qazının küçə işıqları üçün yanacaq kimi istifadə edildiyi 1800-cü illərdə qaz borularından sızmalar yaxınlıqdakı ağacların yarpaqlarını vaxtından əvvəl tökməsinə səbəb olurdu. 1901-ci ildə qaz halındakı etilenin kömür qazında aktiv faktor olduğu nümayiş etdirildi. Buna baxmayaraq, etilenin bir bitki hormonu olduğu fikri qaz xromatoqrafiyası adlanan texnikanın meydana çıxaraq etilenin təyin olunmasını sadələşdirənə qədər geniş qəbul edilmirdi.

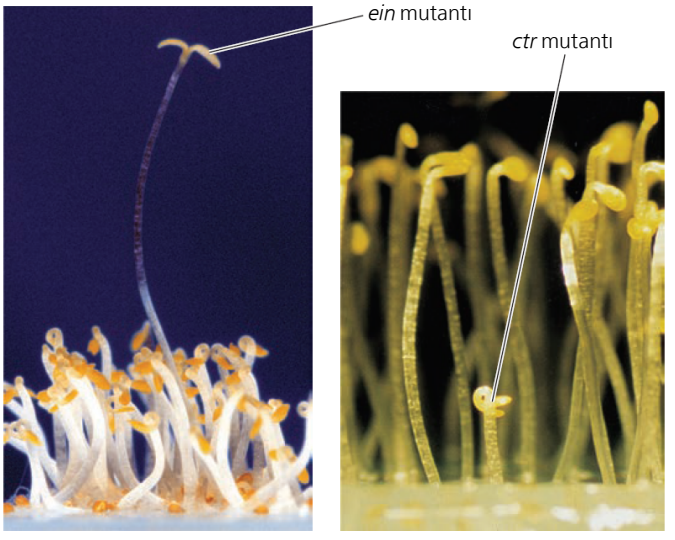
Bitkilər etileni quraqlıq, daşqın, mexaniki təzyiq, yaralanma və infeksiya kimi streslərə cavab olaraq istehsal edir. Etilen həm də meyvələrin yetişməsi, proqramlanmış hüceyrə ölümü zamanı xaricdən tətbiq olunan yüksək qatılıqdakı auksinə cavab olaraq da istehsal olunur. Əslində əvvəllər auksinə aid bir sıra effektlər, məsələn kök uzanmasının əngəllənməsi, auksinin yol açdığı etilen istehsalı ilə bağlı ola bilər. Burada etilenin dörd əsas təsirinə diqqət yetirəcəyik: mexaniki stresə cavab, yaşlanma, yarpaq tökülməsi və meyvələrin yetişməsi.

Şəkil 39.12 Etilənin tətiklədiyi üçqat reaksiya. Qaz halındakı bitki hormonu olan etilenə cavab olaraq qaranlıqda saxlanan və cücərməkdə olan noxud fidanı üçqat reaksiya verir - gövdə uzanması dayanır, gövdə qalınlaşır və üfüqi böyüyür. Etilen qatılığı artdıqca reaksiyanın gücü də artır.



VİZUAL BACARIQ ➤ *Əgər ein mutantı həddən artıq etilen istehsal edən (eto) mutantı ilə birləşdirilərsə, ikili mutantın fenotipi təkli mutantlardan fərqli olarmı? İzah edin*

Şəkil 39.13 Arabidopsis-in etilen üçqat reaksiyası mutantları.



(a) ein mutantı. Etilenə qeyri-həssas mutant etilenin varlığında üçqat reaksiya verə bilmir.

(b) ctr mutantı. Dəyişməz üçqat reaksiya (ctr) mutantı etilenin əskikliyində belə üçqat reaksiya verir.

Mexaniki Stresə Üçqat Cavab Torpaqdan yuxarıya doğru çıxan noxud fidanının bir daşa tuş gəldiyini xəyal edin. Maneəni itələdikcə zərif ucundakı stres fidanı etilen istehsalına sövq edir. Hormon isə öz növbəsində zoğun maneəni dəf etməsini təmin edən **üçqat cavab** olaraq bilinən bir böyümə manevrinə yol açır. Bu cavabın üç hissəsi kök uzanmasının yavaşlaması, gövdənin qalınlaşması (və beləliklə, güclənməsi) və gövdənin üfüqi böyüməyə başlamasına səbəb olan əyilmədir. İlkin etilen ifrazının təsirləri azaldıqca gövdə şaquli böyüməyə davam edir. Əgər zoğ bu dəfə yenidən bir maneəyə rast gələrsə, etilen yenidən buraxılır və üfüqi böyümə davam edir. Əgər yuxarı ilə təmasda qatı bir cisim duyulmazsa, etilen istehsalı azalır və artıq maneədən yan keçmiş gövdə normal şəkildə yuxarıya doğru böyüməyə davam edir. Gövdənin üfüqi böyüməsinə səbəb olan şey fiziki əngəl yox, etilenin özüdür; belə ki, fiziki maneəsiz böyüyən normal fidanlara etilen tətbiq edildikdə fidanlar yenə də üçqat cavab nümayiş etdirir **(Şəkil 39.12)**.

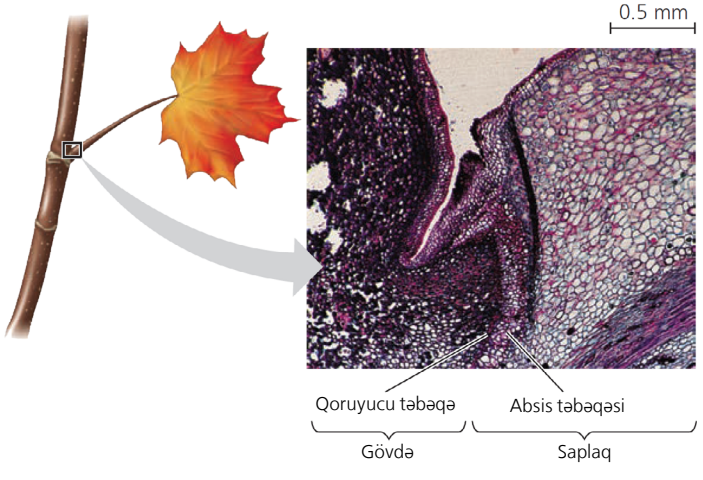
Anormal üçqat cavab nümayiş etdirən *Arabidopsis* mutantları üzərində aparılan tədqiqatlar bioloqların bir siqnalötürmə yolunu necə təyin etdiklərinin nümunəsidir. Alimlər etilenə məruz qaldıqdan sonra

üçqat cavab verməyən, etilenə qeyri-həssas (*ein*) mutantları təyin ediblər **(Şəkil 39.13a)**. Bəzi ein mutantları funksional etilen reseptorları olmadığından etilenə qarşı qeyri-həssas olur. Başqa bir qrup mutantlar fiziki maneə olmadığı halda havada üçqat reaksiya nümayiş etdirir. Bu mutantların bəzilərində normadan 20 qat artıq etilen istehsalına səbəb olan tənzimləmə qüsuru var. Həddən artıq etilen istehsal edən (*eto*) mutantlarına etilen sintezi inhibitorları tətbiqi ilə onları yabanı tipə bərpa etmək olur. Dəyişməz üçqat cavab (*ctr*) mutantları havada üçqat cavab verməkdən əlavə, etilen sintezi inhibitorlarına qarşı da həssas deyil **(Şəkil 39.13b)**. (Dəyişməz genlər bir orqanizmin bütün hüceyrələrində davamlı olaraq ifadə olunan genlərdir.) *Ctr* mutantlarında etilen olmasa belə, etilen siqnalötürməsi daimi olaraq fəaldır.

Ctr mutantlarında zərər görmüş gen bir protein kinazı kodlayır. Bu gendəki mutasiyanın etilen reaksiyasını *aktivləşdirməsi* onu göstərir ki, yabanı tip allelin normal kinaz məhsulu etilen siqnalötürməsində *mənfi* tənzimləyici rolunu oynayır. Beləliklə, etilen hormonunun etilen reseptoruna bağlanması normal halda kinazın qeyri-fəal olmasına gətirib çıxarır və bu mənfi tənzimləyicinin fəaliyyətsizləşməsi üçqat cavab üçün lazım olan proteinlərin sintezinə imkan verir.

Yaşlanma Payızda yarpaqların tökülməsini və ya birillik bitkinin çiçəkləndikdən sonra ölməsini düşünün. Və ya bir boru elementinin başqalaşmasındakı son mərhələsini, hüceyrənin canlı tərkibinin məhv olaraq geriyə boş boru qoymasını düşünün. Bu cür hadisələr **yaşlılıqla**, yəni müəyyən hüceyrələrin, orqanların və ya bütöv bitkinin proqramlaşdırılmış ölümü ilə əlaqədardır. Genetik olaraq qrafiklə ölmək üçün proqramlaşdırılmış hüceyrələr, orqanlar və bitkilər sadəcə hüceyrə mexanizmlərini söndürərək ölümü gözləmir. Əksinə, molekulyar səviyyədə apoptoz adlanan proqramlaşdırılmış hüceyrə ölümü hüceyrənin həyatında çox məşğul bir dövr olub, yeni genlərin ekspressiyasını tələb edir. Apoptoz zamanı yeni əmələ gələn enzimlər xlorofil, DNA, RNA, proteinlər və membran lipidləri daxil olmaqla hüceyrənin bir çox kimyəvi tərkib hissələrini parçalayır. Bitki parçalanma məhsullarının bir çoxunu yenidən istifadə üçün geri qaytara bilir. Etilen buraxılması, demək olar ki, həmişə qocalma zamanı hüceyrələrin apoptozu ilə əlaqəli olur.

Şəkil 39.14 Ağcaqayın yarpağının absisi. Absis etilenin auksinə olan nisbətindəki dəyişmə ilə tənzimlənir. Saplağın aşağısındakı şaquli şəridin uzununa kəsiyində absis təbəqəsi görünür. Yarpaq düşdükdən sonra mantarın qoruyucu təbəqəsi bitkini patogenlərin yoluxmasından qoruyan yarpaq yarasına çevrilir (İM).



Yarpaq Tökülməsi Yarpaqtökən ağaclarda yarpaqların tökülməsi, köklərə çatan suyun məhdud olduğu dövrlərdə ağacın qurumasının qarşısını alır. Ölən yarpaqlar tökülməzdən əvvəl tərkibindəki bir çox zəruri elementlər geri alınaraq kök parenxima hüceyrələrində saxlanılır. Bu qidalar növbəti yazda inkişaf etməkdə olan yarpaqlara ötürülür. Payız yarpaqlarının rəngləri yeni istehsal olunmuş qırmızı piqmentlərlə birlikdə yarpaqlarda daha əvvəldən mövcud olan, lakin yalnız payız vaxtı tünd yaşıl xlorofilin parçalanması ilə görünən hala gələn sarı və narıncı karotenoidlərdən (Başlıq 10.2) bağlıdır.

Payız yarpağı düşdükdə saplağın gövdə ilə birləşdiyi yerdə inkişaf edən bir absis qatı ilə gövdədən ayrılır **(Şəkil 39.14)**. Bu təbəqənin kiçik parenxima hüceyrələri çox incə divarlara malikdir və damar toxuması ətrafında lif hüceyrələri olmur. Enzimlər hüceyrə divarlarındakı polisaxaridləri hidroliz etdikdə absis təbəqəsi daha da zəifləyir. Nəhayət, küləyin köməyi və yarpağın ağırlığı absis təbəqəsi içərisində bölünməyə səbəb olur. Yarpaq düşməzdən əvvəl absis təbəqəsinin budaq tərəfində mantar hüceyrələri tərəfindən qoruyucu bir yara əmələ gəlir və bitkini patogenlərdən qoruyur.

Etilenin auksinə nisbətindəki dəyişiklik yarpaq tökülməsini idarə edir. Yaşlanmaqda olan yarpaq getdikcə daha az auksin istehsal edir, bu isə absis qatındakı hüceyrələri etilenə qarşı daha həssas edir. Etilenin absis qatına təsiri artdıqca hüceyrələr sellülozu və hüceyrə divarlarının digər komponentlərini həzm edən enzimlər istehsal edir.

Meyvənin Yetişməsi Yetişməmiş lətli meyvələr, adətən, daha turş, sərt və yaşıl olur. Bu xassələr inkişaf etməkdə olan toxumları otyeyənlərdən qorumağa kömək edir. Yetişdikdən sonra yetişmiş meyvələr toxumları yayan heyvanları *cəlb etməyə* kömək edir (Şəkil 30.10 və 30.11). Bir çox hallarda meyvədə etilen istehsalındakı artım yetişmə prosesini tətikləyir. Hüceyrə divarlarının enzimlər tərəfindən parçalanması meyvəni yumşaldır, nişasta və turşuların şəkərə çevrilməsi meyvəni şirinləşdirir. Yeni qoxu və rənglərin istehsalı meyvələri yeyən və toxumları yayan heyvanlara meyvəninin yetişdiyini çatdırmağa kömək edir.

Yetişmə zamanı zəncirvari bir reaksiya baş verir: Etilen yetişməyə, yetişmə isə öz növbəsində daha çox etilen istehsalına səbəb olur. Bunun nəticə isə etilen istehsalında böyük bir partlayışdır. Etilen bir qaz olduğu üçün yetişmə siqnalı meyvədən meyvəyə yayılır. Yaşıl meyvə almısınızsa, onu kağız torbada saxlayıb etilenin yığılmasına imkan verərək yetişməsini sürətləndirə

bilərsiniz. Ticari miqyasda bir çox meyvələr etilen səviyyəsinin artırıldığı nəhəng saxlama konteynerlərində yetişir. Digər hallarda meyvə istehsalçıları təbii etilenin səbəb olduğu yetişmənin yavaşlaması üçün lazımi tədbirlər görürlər. Məsələn, alma karbon dioksiddən keçirilmiş qutularda saxlanılır. Havanın dövriyyəsi etilenin yığılmasının qarşısını alır və karbon dioksid yeni etilenin sintezini əngəlləyir. Bu formada saxlanılan alma payızda toplansa da, növbəti ilin yayında mağaza rəflərinə gəlib çıxa bilir.

Yığım sonrası meyvələrin fiziologiyasında etilenin əhəmiyyətini nəzərə alsaq görərik ki, etilen siqnalötürmə yollarının genetik mühəndisliyinin potensial ticari tətbiq sahələri var. Məsələn, molekulyar bioloqlar etilen sintezi üçün tələb olunan genlərdən birinin transkripsiyasını əngəlləmək üçün bir yol hazırlayaraq istənilən vaxt yetişə bilən pomidor meyvələri yaradıblar. Bu meyvələr yaşıl halda yığılır və etilen qazı əlavə edilənə qədər yetişmədən qalır. ABŞ-da yığılmış məhsulların, demək olar ki, yarısı meyvə və tərəvəzlərin xarab olmasından dolayı atılır. Etilenin təsirlərini tənzimləyən metodların inkişafı qidanın xarab olmasını azaldaraq bu problemin həllinə kömək edəcək.

Təzəlikcə Kəşf Olunan Bitki Hormonları

Auksin, gibberellinlər, sitokininlər, absis turşusu və etilen çox vaxt beş "klassik" bitki hormonu hesab olunur. Lakin bu yaxınlarda kəşf edilən hormonlar bitki böyüməsinin tənzimləyicilərinin siyahısını daha da uzatmışdır.

Brassinosteroidlər xolesterol və heyvanların cinsi hormonlarına bənzər steroidlərdir. 10^{-12} *M*-a qədər olan qatılıqlarda kök seqmentləri və fidanlarda hüceyrələrin uzanmasına və bölünməsinə səbəb olur. Bundan əlavə yarpaq absisini (yarpaq tökülməsini) yavaşladır və ksilema başqalaşmasını təşviq edir. Bu təsirlər keyfiyyətcə auksinin təsirlərinə o qədər bənzəyir ki, bitki fizioloqları üçün brassinosteroidlərin auksinin bir növü olmadığını müəyyənləşdirmək illərlə vaxt alıb.

Brassinosteroidlərin bitki hormonu kimi təsbit edilməsi, qaranlıqda böyüdükdə belə işıqda yetişən bitkilərə bənzər morfoloji xüsusiyyətlər nümayiş etdirən bir *Arabidopsis* mutantının tədqiqatları nəticəsində mümkün olub. Tədqiqatçılar müəyyən ediblər ki, bu mutantda məməlilərdə steroid sintezində iştirak edən enzimi kodlayan genə bənzər bir gen mutasiyaya uğrayıb. Bundan əlavə məlum olmuşdur ki, brassinosteroid çatışmazlığı olan mutanta brassinosteroid tətbiq edərək onu yabanı tip fenotipə bərpa etmək olar.

Jasmonatlar, *jasmanot* (JA) və *metil jasmonat* (MeJA), həm bitkinin müdafiəsi (Başlıq 39.5), həm də burada da müzakirə edildiyi kimi, bitki inkişafında mühüm rol oynayan yağ turşusu mənşəli molekullardır. Kimyaçılar əvvəlcə MeJA-nı yasəmən (*Jasminum grandiflorum*) çiçəklərinə məftunedici ətir verən əsas tərkib hissəsi kimi izolasiya etmişdirlər. Jasmonatların yaralanan bitkilər tərəfindən istehsal edildiyi və bitkinin patogenlərə qarşı müdafiəsinə nəzarətində əsas rol oynadığı ortaya çıxdıqdan sonra jasmonatlara qarşı maraq artmağa başladı. Jasmonat siqnalötürmə mutantlarını və bitkilərə jasmonat tətbiq etməyin təsirlərini öyrənərkən tezliklə jasmonat və törəmələrinin bitkilərdə nektar ifrazı, meyvələrin yetişməsi, tozcuq istehsalı, çiçəklənmə vaxtı, toxum cücərməsi, kök böyüməsi, kök yumrularının əmələ gəlməsi, mikoriza simbiozları və bığcıqların qıvrılması daxil olmaqla müxtəlif fizioloji prosesləri tənzimlədiyi məlum oldu. Jasmonatlar bitki proseslərinə nəzarət edərkən, eyni zamanda fitoxrom və GA, İAT və etilen daxil olmaqla müxtəlif hormonlarla qarşılıqlı əlaqəyə keçir.

Striqolaktonlar toxum cücərməsini stimullaşdıran, əlavə köklərin əmələ gəlməsini əngəlləyən, mikoriza əlaqələrinin qurulmasına kömək edən və (daha əvvəl də qeyd edildiyi kimi) apikal dominantlığın idarə edilməsinə kömək edən, ksilemada hərəkət edən kimyəvi maddələrdir. Onların kəşfi digər bitkilərin köklərinə nüfuz edən, əsas qida maddələri onlardan yayındıraraq böyümələrini ləngidən, köksüz parazit bitki cinsi olan, maraqlı ada sahib *Striga* üzərində aparılan tədqiqatlarla əlaqədardır. (Rumıniya əfsanəsində Striga vampirəbənzər bir canlıdır, min illərlə yaşayır və yalnız 25 ildən bir qidalanmağa ehtiyac duyur.) Cadugərotu olaraq da bilinən *Striga*, Afrikada qida istehsalı üçün ən böyük maneələrdən biridir və təxminən taxıl bitkilərinə ayrılan ərazinin üçdə birinə yayılmışdır. Hər *Striga* bitkisi münasib bir ev sahibi böyüməyə başlayana qədər torpaqda uzun illər fəaliyyətsiz qala bilən on minlərlə xırda toxum istehsal edir. Buna görə də bir neçə il qeyri-taxıl bitkilər becərərək *Striga*-nı aradan qaldırmaq mümkün deyil. Ev sahibinin köklərindən ifraz olunan striqolaktonlar ilk başda *Striga* toxumlarının cücərməsini stimullaşdıran kimyəvi siqnallar kimi təsbit edilmişdir.

YOXLAMA 39.2

1. Fusikoksin bitki hüceyrələrinin plazma membranındakı H^+ nasoslarını stimullaşdıran göbələk zəhəridir. Eyni maddə izolyasiya olunmuş gövdə kəsiklərində böyüməyə necə təsir göstərər?
2. **ƏGƏR ➤** Bir bitki *ctr* və *ein* genlərində cüt mutasiyaya sahibdirsə, onun üçqat cavab fenotipi nə olar? Cavabınızı izah edin.
3. **ƏLAQƏ QUR ➤** Meyvə yetişməsi zamanı etilen istehsalı hansı növ əks-əlaqə prosesinə nümunədir? (Şəkil 1.10)

BAŞLIQ 39.3

İşığa verilən cavablar bitki üçün həyati dərəcədə vacibdir

İşıq bitkilərin həyatında vacib bir ekoloji amildir. Fotosintez üçün tələb olunmaqla yanaşı, işıq bitkilərin böyümə və inkişafında bir çox əsas hadisələri, ümumilikdə **fotomorfogenez** adlanan prosesləri tətikləyir. İşığın qəbulu, eyni zamanda bitkilərə gün və fəsillərin keçməsini ölçməyə imkan verir.

Bitkilər yalnız işıq siqnallarının mövcudluğunu deyil, həm də istiqamətlərini, intensivliyini və dalğa uzunluğunu (rəngini) təyin edir. **Fəaliyyət spektri** adlanan qrafik fotosintez kimi proseslərə təsir edən müxtəlif dalğa uzunluqlarının nisbi effektivliyini təsvir edir (Şəkil 10.10b). Fəaliyyət spektrləri işıqdan asılı olan *bütün* prosesləri öyrənmək üçün istifadə oluna bilir. Bitkilərin verdiyi müxtəlif reaksiyaların fəaliyyət spektrlərini qarşılaşdıraraq tədqiqatçılar hansı reaksiyanın hansı fotoreseptor (piqment) vasitəsilə verildiyini təyin edə bilirlər. Bundan əlavə fəaliyyət spektrləri piqmentlərin udma spektrləri ilə də müqayisə olunur; hansısa piqmentin udma spektri ilə reaksiyanın fəaliyyət spektri üst-üstə düşərsə, bu o deməkdir ki, reaksiya bu piqment vasitəsilə verilir. Fəaliyyət spektrlərindən görmək mümkündür ki, göy və qırmızı işıq bitki fotomorfogenezində ən vacib rol oynayan rənglərdir. Bu müşahidələr isə öz növbəsində tədqiqatçıların iki əsas işıq reseptorunu təyin etmələrinə yol açmışdır: **mavi işıq fotoreseptorları** və **fitoxromlar** (əsasən, qırmızı işığı udan fotoreseptorlar).

Mavi İşıq Fotoreseptorları

Mavi işıq bitkilərdə fototropizm, stomaların işığa bağlı olaraq açılması (Şəkil 36.13) və cücərti torpaqdan çıxarkən hipokotil uzanmasının işığa bağlı yavaşlaması da daxil olmaqla müxtəlif cavab reaksiyalarını başladır. Mavi işıq fotoreseptorunun biokimyəvi kimliyini təyin etmək o qədər çətin idi ki, 1970-ci illərdə bitki fizioloqları bu reseptoru "kriptoxrom" (Yunan dilində "*kryptos*" gizli və "*xrom*" piqment) adlandırmağa başladılar. 1990-cı illərdə *Arabidopsis* mutantlarını analiz edən molekulyar bioloqlar bitkilərin mavi işığı duymaq üçün müxtəlif növ piqmentlərdən istifadə etdiklərini kəşf etmişdirlər. Məsələn, DNA bərpa enzimlərinin molekulyar qohumları olan *kriptoxromlar* cücərti torpaqdan çıxan zaman mavi işıq varlığında gövdə uzanmasının əngəllənməsində iştirak edir. *Fototropin* mavi işığın vasitəçiliyi ilə stomaların açılışında, işığa cavab olaraq yaranan xloroplast hərəkətlərində və Darwin-lərin öyrəndiyi növdən fototropik əyilmələrdə iştirak edən protein kinazıdır **(Şəkil 39.15)**.

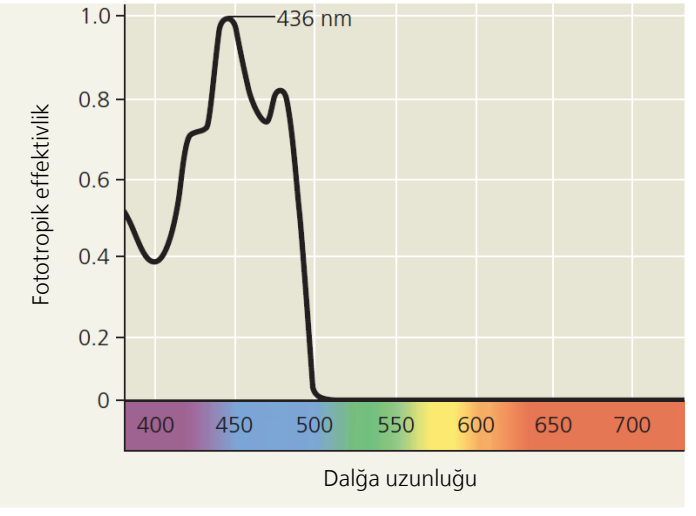
Fitoxrom Fotoreseptorları

Fəslin əvvəlində bitkilərdə siqnalötürməni təqdim edərkən fitoxrom adlanan bitki piqmentlərinin de-etiolasiya prosesindəki rolunu müzakirə etdik. Fitoxromlar toxumun cücərməsi və kölgədən yayınma daxil olmaqla bitkinin işığa verdiyi bir sıra reaksiyaları tənzimləyən başqa bir fotoreseptor sinfidir.

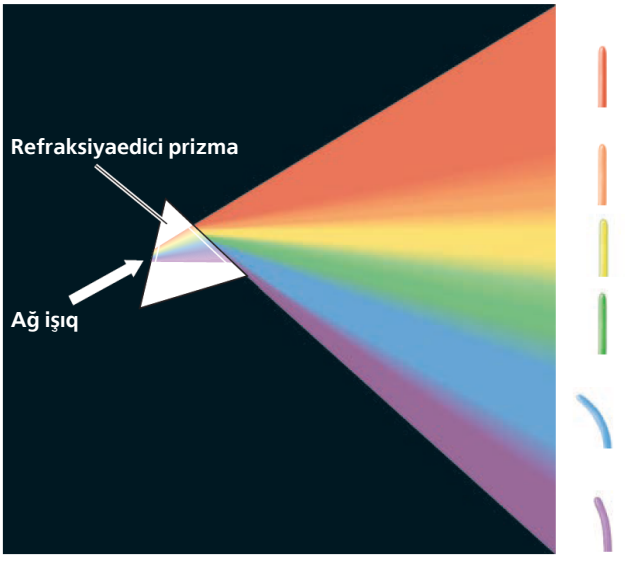
Fitoxromlar və Toxumun Cücərməsi

Toxumun cücərməsini öyrənən çalışmalar fitoxromların kəşfinə gətirib çıxarmışdır. Bir sıra toxum növləri, xüsusilə kiçik toxumlar, məhdud qida ehtiyatı üzündən

Şəkil 39.15 Qarğıdalı koleoptilində mavi işığa bağlı fototropizmin fəaliyyət spektri. İşığa doğru fototropik əyilmə fototropin adlanan, mavi və bənövşəyi işığa həssas fotoreseptor tərəfindən tənzimlənir.



(a) Bu fəaliyyət spektri göstərir ki, yalnız 500 nm dalğa uzunluğundan aşağı işıq (mavi və bənövşəyi) əyilməyə səbəb olur.



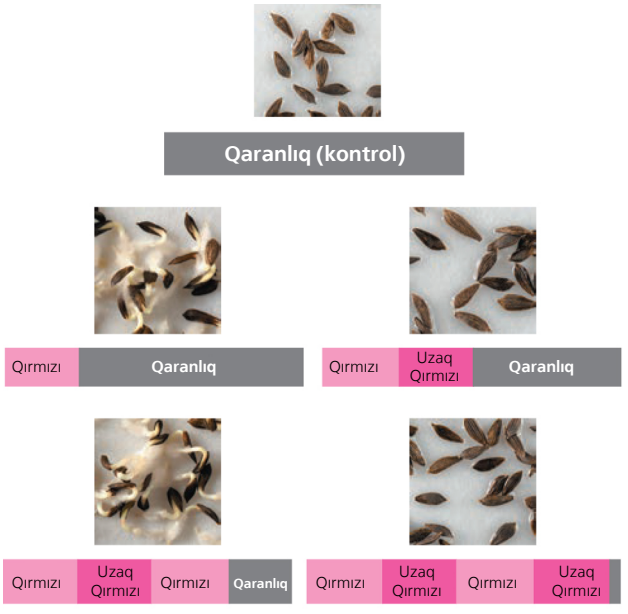
(b) Burada göstərildiyi kimi, koleoptillər fərqli dalğa uzunluqlarındakı işığa məruz qalanda, bənövşəyi işıq müəyyən qədər əyilməyə yol açarkən, mavi işıq ən kəskin əyilməyə səbəb olur. Digər rənglər əyilməyə yol açmır.

Şəkil 39.16

Tədqiqat Qırmızı və uzaq-qırmızı işığın vurulma sırası toxumun cücərməsinə necə təsir edir?

Təcrübə ABŞ Kənd Təsərrüfatı Departamentinin alimləri kahı toxumlarını qısa müddətə qırmızı və uzaq-qırmızı işığa məruz qoyaraq cücərməyə təsirini öyrənməyə çalışıblar. İşığa məruz qaldıqdan sonra toxumlar qaranlığa yerləşdirilmiş və müdaxilənin nəticələri işıq vurulmamış kontrol toxumlarla müqayisə olunmuşdur.

Nəticələr Hər şəklin altındakı zolaq qırmızı və uzaq-qırmızı işığın vurulma sırasını və qaranlıq dövrünü göstərir. Son olaraq qırmızı işığa məruz qalmış toxumların cücərmə tezliyi artmışdır (sol). Son olaraq uzaq-qırmızı işığa məruz qalmış toxumlarda cücərmə əngəllənmişdir (sağ).



Data mənbəyi. H. Borthwick et al., A reversible photoreaction controlling seed germination, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 38:662–666 (1952).

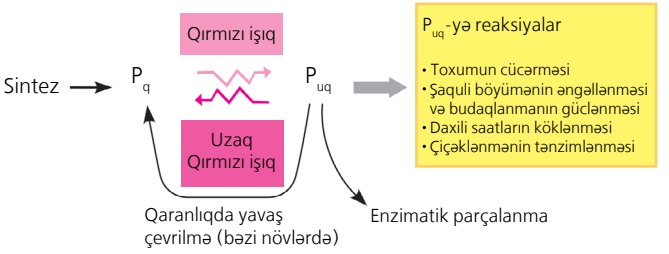
Yekun nəticə Qırmızı işıq cücərməni tətikləyir, uzaq-qırmızı isə əngəlləyir. Son vurulan işıq əsas təyinedici faktordur. Qırmızı və uzaq-qırmızı işığın effektləri dönəndir.

ƏGƏR ➤ *Fitoxrom qırmızı işığa uzaq-qırmızı işıqdan daha cəld reaksiya verir. Toxumlar qırmızı və ya uzaq-qırmızı işığa məruz qaldıqdan sonra qaranlıqdansa ağ işıqlı bir yerdə saxlansaydılar, nəticələr fərqli olardımı?*

yalnız işıq miqdarı və digər şərtlər optimala yaxın olanda cücərir. Belə toxumlar çox vaxt işıq şəraiti dəyişənə qədər illərlə fəaliyyətsiz qalır. Məsələn, kölgə yaradan ağacın ölməsi və ya sahənin şumlanması cücərmə üçün uyğun işıq mühiti yarada bilər.

1930-cu illərdə kahı toxumlarında işığa bağlı cücərmənin fəaliyyət spektrini təyin etmişdirlər. Bunun üçün onlar su ilə şişmiş toxumları bir neçə dəqiqəlik müxtəlif növ təkrəngli işığa məruz qoymuş və daha sonra toxumları qaranlıqda saxlamışdılar. İki gündən sonra hər işıq şəraiti altında neçə toxumun cücərdiyi sayılmışdır. Məlum olmuşdur ki, cücərməni ən çox tətikləyən işıq

Şəkil 39.17 Fitoxrom: molekulyar açar mexanizmi. Qırmızı işığın udulması P_q-nin P_{uq}-ya çevrilməsinə səbəb olur. Uzaq qırmızı işıq bu çevrilməni geri döndərir. Bir çox hallarda bitkidə fiziologiya və inkişaf reaksiyalarına səbəb olan piqmentin P_{uq} formasıdır.



660 nm dalğa uzunluğuna malik qırmızı işıqdır. İnsanların görmə spektrinin sərhəddində yerləşən uzaq-qırmızı işıq (730 nm) isə qaranlıq kontrollarla müqayisədə cücərməni əngəlləmişdir **(Şəkil 39.16)**. Kahı toxumunun üstünə bir anlıq qırmızı işıq salıb, ardından eyni qədər uzaq-qırmızı işıq salsaq (və ya əksinə, birinci uzaq-qırmızı, daha sonra qırmızı işıq salsaq), toxum necə reaksiya verər? Məlum olmuşdur ki, toxumun reaksiyasını təyin edən şey son salınmış işıqdır: qırmızı və uzaq-qırmızı işığın təsirlərini geri çevirmək mümkündür.

Qırmızı və uzaq-qırmızı işığın yaratdığı əks-reaksiyaların səbəbkarı fitoxromlardır. Tədqiqatçılar Arabidopsis-də indiyədək beş fitoxrom təyin ediblər ki, bunların hər biri bir qədər fərqli polipeptid tərkibə malikdir. Bir çox fitoxromlarda işığı udan bölgə fotodönəndir, yəni hansı işığa məruz qalmasından asılı olaraq iki forma arasında gedib-gələndir. Qırmızı-udan formasında (P_q) fitoxrom qırmızı (q) işığı maksimal udur və uzaq-qırmızı formaya (P_{uq}) keçir; P_{uq} formasında isə uzaq-qırmızı (uq) işığı udaraq P_q formasına geri dönür **(Şəkil 39.17)**. Bu $P_q \leftrightarrow P_{uq}$ gedişgəlişi bitkinin həyatında işıqla tətiklənən hadisələr üçün açar rolunu oynayır. Bitkidə işığa cavab olaraq verilən inkişaf reaksiyalarının çoxu fitoxromun Puq forması vasitəsilə tətiklənir. Məsələn, kahı toxumundakı P_q qırmızı işığa məruz qalaraq P_{uq}-a çevrilir və cücərməyə gətirib çıxaran hüceyrəvi reaksiyaları ortaya çıxarır. Qırmızı işığa məruz qalmış toxumlar ardından uzaq-qırmızıya məruz qalarsa, P_{uq} geri P_q-yə dönür və cücərmə reaksiyasını əngəlləyir.

Fitoxrom dəyişmələri təbiətdə işığa bağlı cücərməni necə izah edir? Bitkilər fitoxromu P_q formasında istehsal edir və əgər toxumlar qaranlıqda qalarsa, piqment demək olar ki, tamamilə P_q formasında qalır (Şəkil 39.17). Gün işığı həm qırmızı, həm də uzaq-qırmızı işıq ehtiva etsə də, P_{uq}-a keçid daha sürətlə baş verir, nəinki P_q-yə. Ona görə də gün işığında P_{uq}-un P_q-yə nisbəti artır. Toxumlar kifayət qədər gün işığına məruz qaldıqda P_{uq}-un istehsalı və yığılması onların cücərməsini tətikləyir.

Fitoxromlar və Kölgədən Yayınma

Fitoxrom sistemi bitkiyə işığın *keyfiyyəti* haqqında da məlumat verir. Gün işığı həm qırmızı, həm də uzaq-qırmızı işıq ehtiva etdiyindən gün ərzində $P_q \leftrightarrow P_{uq}$ gediş-gəlişi dinamik tarazlığa varır və iki fitoxromun nisbəti qırmızı və uzaq-qırmızı işığın nisbi miqdarını bildirir. Bu duyğu mexanizmi bitkiyə işıq şəraitindəki dəyişmələrə uyğunlaşmağa imkan verir. Məsələn, nisbətən yüksək gücə sahib işıq tələb edən bitkidə "kölgədən yayınma" mexanizmini götürək. Əgər meşədəki digər ağaclar bu ağacı kölgələyərsə, fitoxrom nisbəti P_q-nin xeyrinə dəyişir, çünki meşənin yarpaq örtüyü qırmızı işığı uzaq-qırmızıdan daha çox udur. Səbəbi budur ki, yarpaqlardakı xlorofil piqmentləri qırmızı işığı udur, uzaq-qırmızının isə keçməsinə imkan verir. Qırmızının uzaq-qırmızıya olan nisbəti ağacı resurslarını daha çox uzanmağa sərf etməyə sövq edir. Əksinə, birbaşa düşən işığı isə P_{uq} miqdarını artırır, bu isə öz növbəsində budaqlanmanı artırır, uzanmanı isə əngəlləyir.

Fitoxrom bitkiyə işığı duymağa kömək etməkdən əlavə, ona gün və fəsillərin keçidini izləməyə imkan verir. Fitoxromun zamanın izlənməsində oynadığı rolu anlamaq üçün öncə bitkinin daxili saatının təbiətini araşdırmalıyıq.

Bioloji Saatlar və Sirkadian Ritmlər

Bitkilərdə gedən bir sıra proseslər, məsələn, transpirasiya və müəyyən enzimlərin istehsalı gündəlik dalğalanma keçirir. Bu dövri dəyişmələrin bir hissəsi 24 saatlıq gündüz və gecə dövrəsinə bağlı olaraq dəyişən işıq miqdarı və temperaturdakı dəyişmələrə verilən cavabdır. Bitkiləri işıq şəraiti və temperatura dəqiqliklə nəzarət edə bildiyimiz böyümə kameralarında böyüdərək bu xarici faktorlara nəzarət edə bilərik. Lakin hətta süni olaraq sabitləşdirilmiş şəraitdə belə bitkilərdəki bir sıra fizioloji proseslər, məsələn, stomaların açılıb-bağlanması və fotosintetik enzimlərin istehsalı 24 saatlıq dövr ilə dalğalanır. Məsələn, bir sıra paxlalılar axşam vaxtı yarpaqlarını aşağı salır, səhər isə yuxarı qaldırır **(Şəkil 39.18)**. Lobya bitkisi sabit işıq və ya sabit qaranlıq şəraitində saxlansa da, bu "yuxu hərəkətlərini" davam etdirir; yarpaqlar təkcə günəşin çıxması və batmasına reaksiya vermir. 24 saatlıq dövrəyə malik və bilinən heç bir mühit dəyişəni ilə idarə olunmayan belə dövrələrə **sirkadian ritmləri** deyilir (Latınca "*circa*" təxminən, "*dies*" gün sözlərindən).

Son araşdırmalar sirkadian saatında molekulyar "çarxlar"ın, həqiqətən də, hansısa sezilməz mühit dövrəsinə (məsələn, geomaqnetizm və ya kosmik şüalanma) cavab olaraq yox, daxili mənbələrdən qaynaqlandığı ideyasını dəstəkləyir. Bitki və insanlar da daxil olmaqla bütün orqanizmlər zəif geofiziki dövriliklərin dəyişdiyi yerlərdə belə, məsələn, yerin dərinliyindəki mədən şaxtalarında və ya peyklərdə orbit edərkən ritmlərinə davam edir. Buna baxmayaraq,

Şəkil 39.18 Lobya bitkisində *(Phaseolus vulgaris)* yuxu hərəkətləri. Hərəkətlər yarpağın hərəki orqanları olan pulvinusların əks tərəflərində yerləşmiş hüceyrələrdə turqor təzyiqinin dəyişməsindən yaranır.



Günorta 22:00

mühitdəki siqnallar sirkadian saatının daha dəqiqliklə 24 saatlıq perioda sahib olmasına kömək edə bilir.

Orqanizm sabit şəraitdə saxlanarsa, sirkadian ritmləri 24 saatlıq perioddan kənara çıxmağa başlayır (period bir dövrənin başa çatması üçün lazım olunan müddətə deyilir). Belə periodlara sərbəst periodlar deyilir və müddəti verilən müəyyən ritmik cavabdan asılı olaraq, təxminən 21 və 27 saat arasında dəyişir. Məsələn, sərbəst şəraitdə sabit qaranlıqda saxlanılan lobya bitkisinin periodu təxminən 26 saat olur. Sərbəst periodun 24 saatdan kənara çıxması o demək deyil ki, bioloji saatlar təsadüfi şəkildə dəyişir. Sərbəst saatlar hələ də zamanı mükəmməl izləyir, sadəcə xarici dünya ilə sinxronlaşmır. Sirkadian ritmlərin əsasında duran mexanizmləri başa düşmək üçün öncə saat və onun idarə etdiyi ritmik prosesləri bir-birindən ayırmalıyıq. Məsələn, Şəkil 39.18-də göstərilmiş lobya bitkisinin yarpaqlarını saatın əqrəbləri kimi görə bilərik, amma özü kimi yox. Əgər lobya yarpaqlarını olduqları yerdə tutub bir müddət saxlasaq, buraxdıqda yarpaqlar çox keçmədən günün vaxtına uyğun hala keçəcək. Yəni bioloji ritmə müdaxilə edə bilərik, lakin ona nəzarət edən saat işləməyə davam edəcək.

Sirkadian ritmləri yaradan molekulyar mexanizmlərin mərkəzində müəyyən genlərin transkripsiyasındakı rəqslərdir. Riyazi modellər göstərir ki, 24 saatlıq period bir neçə mərkəzi "saat genlərinin" iştirak etdiyi mənfi əks-əlaqə dövrələrindən yaranır. Bəzi saat genləri zamanda müəyyən qədər gecikmədən sonra öz transkripsiyalarını inhibisiya edən transkripsiya faktorlarını istehsal etmiş ola bilər. Zamanda belə gecikmə və mənfi əks-əlaqə dövrəsi gen fəaliyyətində rəqslər yaratmaq üçün kifayətdir.

Tədqiqatçılar *Arabidopsis*-də saat mutantlarını təyin etmək üçün yeni metoddan istifadə ediblər. Bitkilərdə əsas sirkadian ritmlərdən biri fotosintezlə əlaqəli bəzi proteinlərin gündəlik istehsalıdır. Molekulyar bioloqlar bu ritmin mənbəyini həmin fotosintez proteinlərini kodlayan genin transkripsiyasını idarə edən promoterdə tapıblar. Saat mutantlarını təyin etmək üçün bu promoterin arxasına işıldaböcəklərdə bioişıldamaya imkan verən lüsiferaz adlı enzimi əlavə ediblər. Beləliklə,

bioloji saat *Arabidopsis* genomundakı promoteri "yandıranda", eyni zamanda lüsiferaz istehsalını da başladır. Bunun nəticəsində bitkilər sirkadian dövriliyi ilə işıldayır. Bunun ardından, daha uzun və ya daha qısa işıldayan nümunələr analiz olunaraq saat mutantlarını ayırmaq olur. Mutantların bəzilərində dəyişmiş genlər normalda fotoreseptorlara bağlanan proteinlərdir. Ehtimal ki, bu spesifik mutasiyalar bioloji saatı müəyyən edən işığa bağlı mexanizmlərə təsir edir.

İşığın Bioloji Saata Təsiri

Yuxarıda da qeyd etdiyimiz kimi, lobyada yarpaq hərəkətlərinin sirkadian ritminin sərbəst periodu 26 saatdır. Şəfəq vaxtı 72 saatlığına qaranlıq bir yerə qoyulmuş lobya bitkisi təsəvvür edin: bitkinin yarpaqları növbəti gün təbii şəfəq vaxtından 2 saat sonra, üçüncü gün təbii şəfəq vaxtından 4 saat sonra və bu minvalla hər gün gecikə-gecikə qalxacaq. Mühit siqnallarından təcrid olunmuş halda bitki desinxronlaşır. İnsanlar olaraq biz də bir neçə saat qurşağından keçərək mənzil başına çatdıqda eyni desinxronlaşmanı keçiririk: çatdığımız yerdə divardakı saatlar daxili saatımızla sinxron olmur. Orqanizmlərin çoxu cetləq (İngiliscə "*jet*" təyyarə "*lag*" gecikmə sözlərindən) keçirir.

Bioloji saatı tam 24 saatlıq edən şey işıqdır. Bitkilərdə sirkadian ritmlərinə həm fitoxromlar, həm də mavi işıq reseptorları nəzarət etsə də, fitoxromların bunu necə etdiyi ilə bağlı bilgimiz daha tamdır. Sözügedən mexanizm hüceyrəvi reaksiyaları $P_q \leftrightarrow P_{uq}$ açarı vasitəsilə "yandırıb-söndürməkdən" asılıdır.

Şəkil 39.17-də göstərilən fotodönən sistemi bir daha gözdən keçirək. Qaranlıqda fitoxrom nisbəti zamanla P_q formasının xeyrinə dəyişir. Bunun bir hissəsi fitoxrom ehiyatının yenilənməsi sayəsində baş verir. Piqment P_q formasında istehsal olunur və enzimlər P_{uq} formasını daha çox məhv edir. Bəzi bitki növlərində gün batımında mövcud olan P_{uq} yavaşca P_q-yə çevrilir. Qaranlıqda P_q-nin P_{uq}-a çevrilməsi mümkün olmasa da, gün çıxdıqdan dərhal sonra P_q sürətlə P_{uq}-a çevrilir. Hər gün şəfəq vaxtı Puq miqdarındakı artım bioloji saatı sıfırlayır: Lobya yarpaqları şəfəq vaxtından 16 saat sonra ən ekstrim gecə hallarına çatır.

Təbiətdə fitoxromla bioloji saat arasındakı qarşılıqlı əlaqə bitkiyə gecə və gündüzü izləməyə imkan verir. Gecə və gündüzün nisbi uzunluğu isə il boyu hər yerdə dəyişir (ekvatoru çıxmaq şərtilə). Bitkilər bu dəyişməni istifadə edərək fəaliyyətlərini mövsümlərə uyğun olaraq dəyişir.

Fotoperiodizm və Fəsillərə Verilən Reaksiyalar

Tozlandırıcıların olmadığı vaxt çiçək istehsal edən bitkinin və ya qışın ortasında yarpaq istehsal edən yarpaqtökən bitkinin halını düşünün. Bir çox bitkilər üçün mövsümi hadisələr həyat dövrəsi üçün həddən artıq vacibdir. Toxumun cücərməsi, çiçəklənmə və tumurcuq fəaliyyətsizliyinin başlaması və bitməsi kimi hadisələr ancaq ilin müəyyən vaxtında baş verən hadisələrdir. Bitkilərin fəsilləri təyin etmək üçün istifadə etdikləri mühit siqnalı gündüz uzunluğudur (*fotoperiod*). Müəyyən gündüz və ya gecə uzunluğuna verilmiş fizioloji cavab, məsələn, çiçəklənmə, **fotoperiodizm** adlanır.

Fotoperiodizm və Çiçəklənmənin İdarəsi

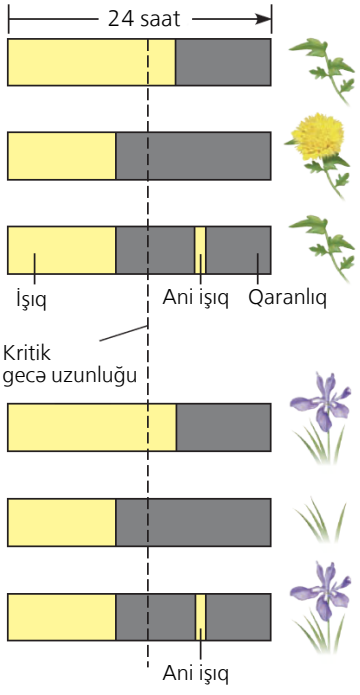
Bitkilərin mövsümləri necə duyduqları ilə bağlı ilkin ipucları Maryland Mammoth adlı mutant tütün çeşidindən gəlmişdir. Uzanmağına baxmayaraq yayda çiçək açmayan bu çeşid, nəhayət, dekabr ayında istixanada çiçəklənmişdir. Tədqiqatçılar temperaturu, rütubəti və mineral qida miqdarını dəyişərək daha erkən çiçəklənməyə nail olmağa çalışsalar da, sonda məlum olmuşdur ki, bu bitkinin çiçəklənməsini tətikləyən şey qışda gündüz uzunluğunun azalmasıdır. Təcrübələr göstərmişdir ki, çiçəklənmə fotoperiod yalnız 14 saat və ya daha az olduqda baş verir. Bu çeşidin yayda çiçək açmamasının səbəbi, Merilendin yerləşdiyi coğrafi enlikdə fotoperiodların çox uzun olması idi.

Tədqiqatçılar Maryland Mammoth-u **qısa gün bitkisi** adlandırdılar, çünki bu bitkinin çiçək açmaq üçün tələb etdiyi gündüz uzunluğu kritik perioddan daha *qısa* idi. Payızgülləri, puansetiyalar və bəzi soya çeşidləri də qısa gün bitkiləri olub, adətən, yayın axırı, payızda və ya qışda çiçək açır. Digər bir qrup bitki isə gündüz uzunluğu müəyyən limitdən *yuxarı* olduqda çiçək açır. Bu **uzun gün bitkiləri**, adətən, yazın sonu, yayın əvvəlləri çiçəklənir. Məsələn, ispanaq gündüz uzunluğu 14 saat və ya daha çox olduqda çiçək açır. Turp, kahı, süsən və bir sıra dənli bitki çeşidləri də uzun gün bitkiləridir. Pomidor, düyü və zəncirotu kimi **günə neytral bitkilər** fotoperioddan təsirlənmir və müəyyən yetikinlik dərəcəsinə çatdıqda çiçək açır.

Kritik Gecə Uzunluğu 1940-cı illərdə tədqiqatçılara məlum oldu ki, qısa və uzun gün bitkilərində çiçəklənmə əslində gündüz uzunluğu (fotoperiod) deyil, gecə uzunluğu tərəfindən idarə olunur. Bu alimlərin bir çoxu qısa gün bitkisi olan və çiçəklənmək üçün 16 saat və ya daha qısa gündüz uzunluğu (və 8 saat və ya daha uzun gecə uzunluğu) tələb edən adi pıtraq (*Xanthium strumarium*) işləyirdilər. Məlum olmuşdur ki, gündüz vaxtı qısa bir müddətlik qaranlıq kəsintisi yaranarsa, bitki çiçək açа bilir. Lakin gecə vaxtı bir neçə dəqiqəlik zəif işıq fasiləsi yarandıqda adi pıtraq çiçək açmır və bunun eynisi digər qısa gün bitkiləri üçün də keçərlidir **(Şəkil 39.19a)**. Adi pıtraq gündüz uzunluğuna reaksiya vermir, amma çiçəklənmək üçün ən azı 8 saat kəsintisiz qaranlıq tələb edir. Qısa gün bitkiləri isə əslində uzun gecə bitkiləridir. Buna baxmayaraq, köhnə termin bitki fiziologiyası leksikonunda çox oturuşduğundan hələ də istifadə olunur. Eyni şəkildə uzun gün bitkiləri də qısa gecə bitkiləridir. Adi vaxtda çiçəklənməyə səbəb olmayan uzun gecə şəraitində saxlanan uzun gün bitkisinə bir neçə dəqiqəlik işıq fasiləsi versək, çiçəklənməyə nail olmaq mümkündür **(Şəkil 39.19b)**.

Qeyd etmək lazımdır ki, uzun və qısa gün bitkiləri

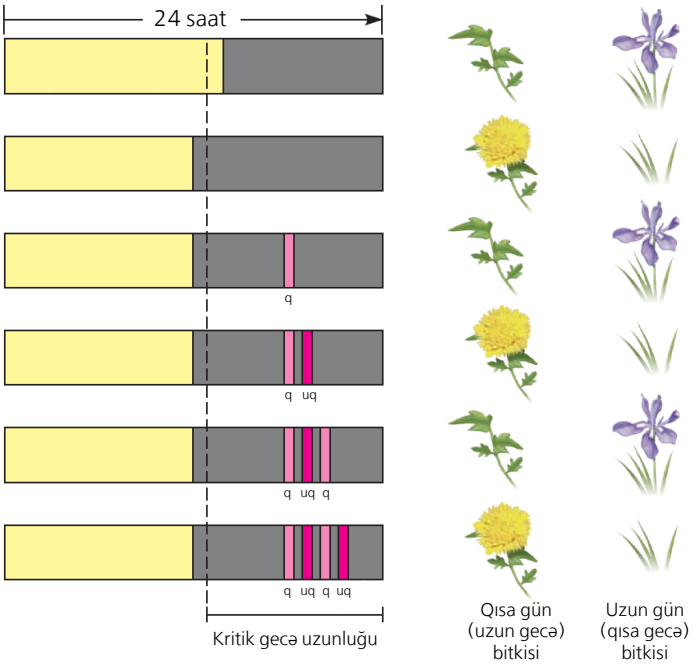
Şəkil 39.19 Çiçəklənmənin fotoperiodik tənzimlənməsi.



(a) Qısa gün (uzun gecə) bitkisi. Gecə müəyyən kritik gecə uzunluğundan daha uzun olanda çiçək açır. Qaranlıq periodunda saçılmış ani bir işıq çiçəklənmənin qarşısını alır.

(b) Uzun gün (qısa gecə) bitkisi. Gecə müəyyən kritik gecə uzunluğundan daha qısa olanda çiçək açır. Uzun qaranlıq periodunda saçılmış ani bir işıq çiçəklənməni tətikləyir.

Şəkil 39.20 Qırmızı və uzaq-qırmızı işığın fotoperiodik reaksiya üzərindəki dönən effektləri.



VİZUAL BACARIQ ➤ *Uzun (yuxarı panel) və ya qısa gün şəraitində (ikinci panel) gecə vaxtı ani uzaq-qırmızı işıq çiçəklənməyə necə təsir edər?*

arasındakı fərq gecə uzunluğunun mütləq dəyəri *deyil*. Fərq kritik gecə uzunluğunun bitkinin çiçəklənməsi üçün tələb olunan *maksimum* (uzun gün bitkiləri), yoxsa *minimum* gecə uzunluğunu (qısa gün bitkiləri) təyin etməsindədir. Hər iki halda kritik gecə uzunluğu müvafiq bitki növünə xas olur.

Gecə uzunluğunda kəsinti yaratmaq üçün ən effektiv rəng qırmızı işıqdır. Fəaliyyət spektri və fotodönənlik təcrübələri göstərmişdir ki, qırmızı işığı duyan piqment fitoxromdur **(Şəkil 39.20)**. Məsələn, gecə vaxtı ani bir qırmızı işıqdan sonra ani uzaq-qırmızı işıq tətbiq olunarsa, bitki gecə uzunluğunda kəsinti hiss etmir. Toxumların fitoxrom vasitəçiliyi ilə cücərməsində olduğu kimi, burada da qırmızı/uzaq-qırmızı fotodönənliyi baş verir.

Bitkilər gecə uzunluğunu çox dəqiqliklə ölçür; bəzi qısa gün bitkiləri gecənin uzunluğu kritik uzunluqdan 1 dəqiqə qısa olduqda belə çiçək açmır. Bəzi bitki növləri hər il eyni gündə çiçək açır. Belə görünür ki, bitkilər gecə uzunluğu tərəfindən fitoxromlar ilə idarə olunan bioloji saatlarından istifadə edərək ilin fəsillərini təyin edə bilir. Çiçəkçilik sənayesi bu bilikdən istifadə edərək fərqli mövsümlərdə çiçək istehsal edə bilir. Məsələn, payızgülü adi vaxtda payızda çiçək açan qısa gün bitkisi olsa da, hər uzun bir gecəni ani işıqla iki qısa gecəyə bölərək bu bitkinin çiçəklənməsini may ayında Anlar Gününədək gecikdirmək mümkündür.

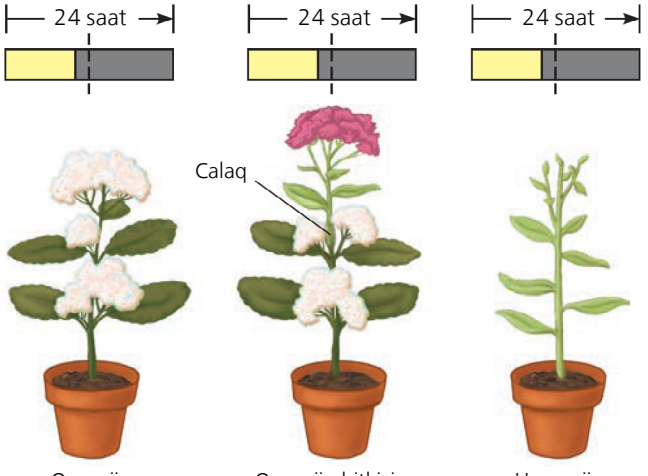
Bəzi bitkilər çiçəklənmək üçün tələb etdikləri fotoperioda yalnız bir dəfə məruz qaldıqdan sonra çiçək açа bilir. Digərləri isə lazımi fotoperiodu bir neçə gün dalbadal qəbul etməlidir. Bir digər qrup isə yalnız hansısa başqa mühit siqnalına, məsələn, soyuq havaya məruz qaldıqdan sonra fotoperioda qarşı həssas olur. Məsələn, qış buğdası bir neçə həftə 10°C-dən aşağı temperatura məruz qalmasa, çiçək açmır. Çiçəklənməni tətikləmək üçün bitkiləri soyuğa məruz qoymaq praktikasına **yarovizasiya** deyilir. Qış buğdasının yarovizasiyasından bir neçə həftə sonra uzun fotoperiod (qısa gecə) çiçəklənməyə yol açır.

Çiçəklənmə Hormonu?

Çiçəklər apikal və ya yan tumurcuq meristemlərindən əmələ gəlsələr də, fotoperioddakı dəyişmələri duyan və tumurcuqlardan çiçək inkişafını tətikləyən siqnal molekullarını istehsal edən orqan yarpaqlardır. Bir çox qısa və uzun gün bitkilərində təkcə bir yarpağı lazımi fotoperioda məruz qoymaq çiçəklənmə üçün kifayət edir. Hətta bitkinin üstündə cəmi bir dənə yarpaq qalıbsa belə, bitki fotoperiodu təyin edə və çiçək tumurcuqlarını işə sala bilir. Bütün yarpaqlar qoparılarsa, bitki fotoperioda həssaslığını itirir.

Artıq klassik sayılan təcrübələr göstərmişdir ki, çiçəklənməyə yol açan siqnal çiçəklənmənin tətiklənmədiyi bitkiyə ötürülə və bu bitkidə çiçəklənməyə gətirib çıxara bilər. Bundan əlavə uzun və qısa gün bitkilərində yarpaqların müvafiq siqnalı göndərməsi üçün tələb etdiyi fotoperiod şəraiti fərqli olsa da, çiçəklənməyə yol açan siqnal eynidir **(Şəkil 39.21)**. Mövcudluğu fərz olunan siqnal molekulu olan **florigen-in** molekulyar kimliyi 70 ildən artıq naməlum qalmışdır, çünki alimlər çalışmalarını daha çox kiçik hor-

➤ Şəkil 39.21 Çiçəklənmə hormonunun varlığını təsdiqləyən təcrübəvi dəlil. Fərdi olaraq qısa gün şəraitində saxlandıqda, qısa gün bitkisi çiçəklənir, uzun gün bitkisi isə çiçəklənmir. Lakin bir-birinə calaq olunub qısa gün şəraitində saxlanarsa, hər iki bitki çiçək açır. bu onu göstərir ki, çiçəklənməni tətikləyən siqnal (florigen) calaq üzərindən keçərək həm uzun, həm də qısa gün bitkisində çiçəklənməni tətikləyir.



ƏGƏR? ➤ *Calaq olunmuş hər iki hissəsində çiçəklənmə əngəllənsəydi, hansı nəticəyə gələrdiniz?*

monobənzər molekullar üzərində cəmləşdiriblər. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, mRNA və protein kimi iri molekullar da plazmodesmalar vasitəsilə simplast marşrutu ilə hərəkət edərək bitki inkişafını idarə edə bilir. Hazırda florigenin bir protein olduğu görünür. Çiçəklənmə üçün əlverişli şərait yaranan zaman *FLOWERING LOCUS T (FT)* adlı gen aktivləşir və FT proteini simplast marşrutu ilə zoğ apikal meristeminə hərəkət edir. Burada o, tumurcuq meristeminin vegetativ haldan çiçəklənmə halına keçidini başladır.

YOXLAMA 39.3

1. Sahədə yetişdirilmiş soyadakı enzimlərdən biri günorta ən aktiv, gecəyarısı isə ən passiv dövründə olursa, bu enzimin fəaliyyəti sirkadian ritmləri ilə tənzim olunurmu?
2. **ƏGƏR ➤** Gündəlik dövrəsi 10 saatlıq gündüz, 14 saatlıq qaranlıq fazadan ibarət olan kamerada saxlandıqdan sonra çiçək açan bitki qısa gün bitkisidirmi? Cavabınızı izah edin.
3. **ƏLAQƏ QUR ➤** Bitkilər mavi işıq reseptorları və qırmızı işığı udan fitoxromlar vasitəsilə mühitdəki işığın keyfiyyətini duya bilir. Şəkil 10.10-u bir daha nəzərdən keçirdikdən sonra bitkilərin nəyə görə bu rənglərə malik işığa həssas olduğunu izah edin.

BAŞLIQ 39.4

Bitkilər işıqdan başqa növ qıcıqlara da cavab verir

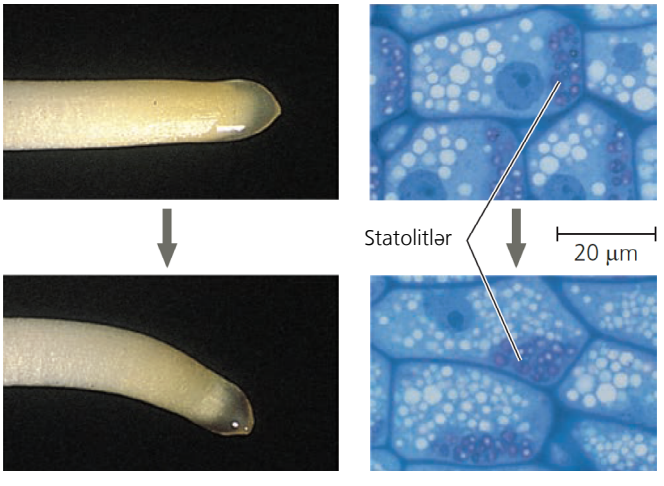
Bitkilər hərəkətsiz olsa da, təbii seçmə onlara inkişaf və fizioloji yollarla bir sıra fərqli növ mühit şərtlərinə qarşı reaksiya vermək qabiliyyətləri qazandırıb. İşıq bitkilər üçün o qədər vacibdir ki, fəslin bundan əvvəlki hissəsini bitkilərin təkcə bu faktoru necə qəbul edib, ona qarşı necə reaksiya verdiklərini müzakirə etməyə həsr etdik. Bu hissədə isə bitkilərin tez-tez qarşılaşdığı başqa mühit siqnallarına qarşı verdiyi cavabları nəzərdən keçirəcəyik.

Cazibə Qüvvəsi

Bitkilər fotoavtotrof olduğundan onlarda işığa doğru böyümək üçün müəyyən mexanizmlərin inkişaf etdiyi təəccüblü olmamalıdır. Bəs cavan fidanların zoğları torpağın altında, tamamilə qaranlıqdaykən hansı mühit siqnalından istifadə edərək yuxarıya doğru böyüyə bilir? Cavan köklərin aşağıya doğru böyüməsinə səbəb olan mühit siqnalları hansılardır? Hər iki sualın cavabı cazibə qüvvəsidir.

Bitkini böyrü üstə qoysanız, bir müddət sonra zoğ yuxarı, kök aşağıya doğru uzanmağa başlayır. Cazibə qüvvəsinə verilən reaksiyaya **qravitropizm** deyilir; köklər cazibə qüvvəsi istiqamətində müsbət **(Şəkil**

➤ Şəkil 39.22 Köklərdə müsbət qravitropizm: statolit hipotezi.



(a) Qarğıdalının üfüqi yerləşmiş birincili kökü bir neçə saat ərzində böyüyən ucu şaquli olana qədər qravitropik olaraq əyilir (İM-lər).

(b) Kök üfüqi hala gətirildikdən sonra bir neçə dəqiqə ərzində statolit adlanan plastidlər kök üsküyü hüceyrələrinin altına çökməyə başlayır. Bu çökmə auksinin yenidən paylanmasına və kökün əks tərəflərindəki hüceyrələrin fərqli sürətdə uzanmalarına yol açan cazibə qüvvəsini duyma mexanizmi ola bilər.

39.22a), zoğlar isə mənfi qravitropizm sərgiləyir. Qravitropizm toxum cücərdikdən dərhal sonra başlayır və toxumun düşdüyü yerdə hansı şəkildə qaldığından asılı olmayaraq kökün torpağa, zoğun gün işığına doğru uzanmasına gətirib çıxarır.

Bitkilər cazibə qüvvəsini **statolitlərin** köməyi ilə duya bilir. Sıx sitoplazmik hissələr olan statolitlər cazibə qüvvəsinin təsiri altında hücəyrənin aşağı hissələrində oturuşur. Borulu bitkilərin statolitləri sıx nişasta dənələri ehtiva edən ixtisaslaşmış plastidlərdir **(Şəkil 39.22b)**. Statolitlər köklərdə kök üsküyünün müəyyən hüceyrələrində yerləşir. Bir hipotezə əsasən, statolitlərin bu hüceyrələrin aşağı bölgələrində yığılması kalsiumun yenidən paylanmasını tətikləyir, bu isə öz növbəsində auksinin kök daxilində şaquli nəqlinə yol açır. Kalsium və auksin kökün uzanma zonasının aşağı hissəsində toplanır. Yuxarı qatılıqlarda auksin hüceyrə uzanmasının qarşısını alır. Bunun nəticəsində, kökün aşağı hissəsinin böyüməsi zəifləyir. Yuxarı hissədəki hüceyrələrin daha sürətlə uzanması isə kökün birbaşa aşağıya uzanmasına səbəb olur.

Buna baxmayaraq, statolitlərin aşağı düşməsi qravitropizm üçün zəruri olmaya bilər. Məsələn, *Arabidopsis* və tütün bitkilərinin bəzi mutantlarında statolitlər olmasa da, bitkilər qravitropizmə qabildir (yabanı tip bitkilərlə müqayisədə daha yavaş olsa belə). Ola bilsin ki, bütöv hüceyrə kökə cazibə qüvvəsini duymağa kömək edir: hüceyrənin kütləsi protoplastı hüceyrə divarına pərçimləyən proteinləri mexaniki olaraq çəkir və nəticədə, kök hüceyrəsinin "yuxarı" hissəsindəki proteinləri dartır, "aşağı" hissəsindəkiləri isə sıxır. Nişasta dənələrinə əlavə olaraq sıx orqanellər də cazibə qüvvəsi ilə aşağı dartılaraq sitoskeleti əyir. Buna görə də, ola bilsin ki, statolitlər cazibə qüvvəsini duymağa imkan verən və statolitlərin yoxluğunda daha yavaş işləyən mexanizmi gücləndirir.

Mexaniki Qıcıq

Küləkli yerlərdə böyüyən ağaclar, adətən, eyni növün daha az külək alan yerlərdə yetişən nümunələrindən daha qısa və qalın gövdəyə sahib olur. Bəstəboy morfoloji quruluşun üstünlüyü bitkini küləyə qarşı daha dayanıqlı etməsidir. Mexaniki təmasdan qaynaqlanan dəyişiklərə **tiqmomorfogenez** (Yunan dilində "*thigma*" toxunma sözündən) deyilir. Bitkilər mexaniki stresə həddən artıq həssasdır: Hətta bitki yarpağının xətkeşlə ölçülməsi belə onun daha sonrakı inkişafına təsir edir. Cavan bitkinin gövdəsinin gündə bir neçə dəfə sürtülməsi həmin bitkinin kontrolla müqayisədə daha qısa olmasına gətirib çıxarır **(Şəkil 39.23)**.

Bəzi bitkilər təkamül tarixləri boyunca "toxunma mütəxəssislərinə" çevrilib. Mexaniki qıcığa olan kəskin həssaslıq bu bitkilərin "həyat strategiyalarının" əsas hissəsidir. Bir sıra sarmaşıq və digər dırmaşan bitkilər dəstək strukturları ətrafına dolanan bığcıqlara sahibdir (Şəkil 35.7). Bu tutucu orqanlar, adətən, nəyəsə toxunana qədər düz uzanır; edilən təmas bığcığın o biri tərəfindəki hüceyrələrin daha sürətlə böyüməsilə ortaya çıxan dolanma reaksiyasına yol açır. Təmasa cavab olaraq verilən istiqamətli böyümə reaksiyasına **tiqmotropizm** deyilir və bu reaksiya sarmaşıqlara qabaqlarına çıxan hər hansı bir mexaniki dəstəkdən istifadə edərək meşənin yarpaq örtüyünə doğru uzanmağa imkan verir.

Toxunma mütəxəssislərinə başqa bir misal olaraq, mexaniki qıcıqlanmağa cavab olaraq cəld yarpaq hərəkətləri edə bilən bitkiləri göstərmək olar. Məsələn, həssas bitki olan *Mimosa pudica*-nın mürəkkəb yarpağına toxunduqda bütün yarpaqcıqlar eyni vaxtda bükülür **(Şəkil 39.24)**. Bir-iki saniyə çəkən bu reaksiya pulvinus adlanan və yarpağın buğumlarında yerləşən ixtisaslaşmış hərəki orqanlarda yerləşən bitkilərdə turqorun itirilməsi

Şəkil 39.23 ***Arabidopsis*-də tiqmotropizm.** Sağdakı qısa bitki gündə iki dəfə sürtülmüşdür. Toxunulmamış bitki (sol) daha çox uzanmışdır.



Şəkil 39.24 ***Mimosa pudica*-da cəld turqor hərəkətləri.**



(a) Qıcıqlanmamış hal (yarpaqcıqlar aralı)



(b) Qıcıqlanmış hal (yarpaqcıqlar bükülü)

MƏŞĞƏLƏ

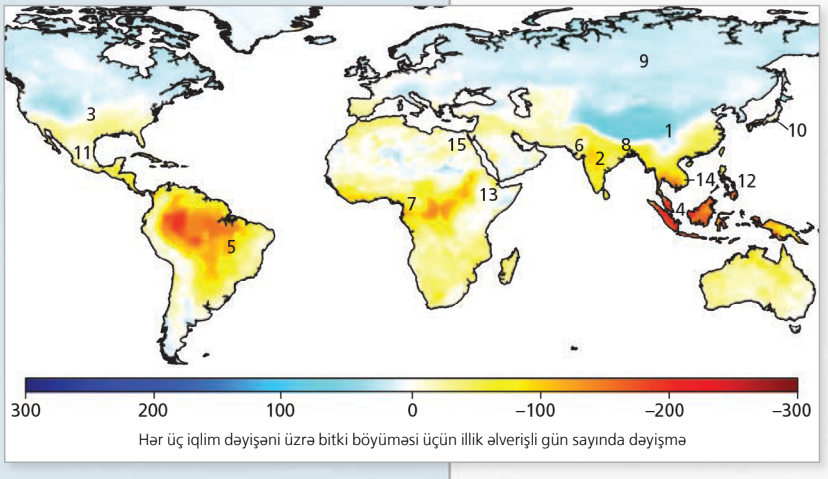
İqlim dəyişikliyi əkində məhsuldarlığa necə təsir edəcək?

Bitki böyüməsi hava temperaturu, suyun əlçatanlığı və günəş şüalanması tərəfindən çox asılıdır. Əkin məhsuldarlığını təxmin etmək üçün effektiv parametrlərdən biri il ərzində bu üç iqlim dəyişəninin bitkinin böyüməsi üçün uyğun olduğu gün sayıdır. Camilo Mora (Havay Universiteti, Manoa) və həmkarları qlobal iqlim modellərini analiz edərək iqlim dəyişməsinin bitki böyüməsi üçün əlverişli gün sayına necə təsir edəcəyini təxmin etmişdir.

Bu məşğələdə iqlim dəyişikliyinin əkin məhsuldarlığına edəcəyi gözlənilən təsiri araşdıracaq və bunun insanlara təsirini təyin edəcəksiniz.

Yanaşmanız Xəritə və cədvəli analiz edin. Daha sonra aşağıdakı suallara cavab verin.

Datanız Tədqiqatçılar hər üç iqlim dəyişəni (temperatur, suyun əlçatanlığı və günəş şüalanması) baxımından illik bitki böyüməsi üçün uyğun gün sayındakı dəyişməni təxmin ediblər. Bunun üçün onlar son ölçmələrin ədədi ortasını (1996-2005) təxmin olunan gələcək (2091-2100) göstəricələrin ədədi ortasından çıxıblar. Xəritədə heç bir tədbir götürülmədiyi təqdirdə baş verəcəyi gözlənilən dəyişmələr göstərilmişdir. Rəqəmlər ən böyük əhaliyə sahib 15 ölkəni göstərir. Cədvəl onların iqtisadiyyatlarının sənaye (), yoxsa təsərrüfatyönümlü () olduğunu və adambaşına düşən gəlirə görə hansı kateqoriyaya aid olduqlarını göstərir.



Xəritə datası mənbəyi: Camilo Mora, et al. Days for Plant Growth Disappear under Projected Climate Change: Potential Human and Biotic Vulnerability. *PLoS Biol* 13(6): e1002167 (2015).

Nation	Map location	Estimated population in 2014 (millions)	Type of economy	Income category*
Çin	1	1,350		$$$
Hindistan	2	1,221		$$
ABŞ	3	317		$$$$
İndoneziya	4	251		$
Braziliya	5	201		$$$
Pakistan	6	193		$$
Nigeriya	7	175		$$
Banqladeş	8	164		$
Rusiya	9	143		$$$$
Yaponiya	10	127		$$$$
Meksika	11	116		$$$
Filippin	12	106		$$
Efiopiya	13	94		$
Vyetnam	14	92		$
Misir	15	85		$$

* Dünya Bankı kateqoriyalarına əsasən: $ = aşağı: < 1 305; $$ = aşağı orta: $1,036-$4,085; $$$ = yuxarı orta: $4 086-$12 615; $$$$= high: > $12 615.

Analiziniz

1. Camilo Mora bu çalışmaya iqlim dəyişikliyinin donma səviyyəsindən yuxarı günlərin sayını artırdığına görə bitki böyüməsini gücləndirdiyini iddia edən biri ilə etdiyi söhbət nəticəsində başlayıb. Xəritədə göstərilən dataya əsasən bu iddiaya necə cavab verərdiniz?
2. Yuxarıdakı cədvəl gözlənilən dəyişmələrin insanlara təsiri ilə bağlı nə deyir?

ilə ortaya çıxır. Hərəki hüceyrələr qıcıqlanma nəticəsində dərhal büzüşür, çünki bu zaman hüceyrə kalium ionları itirir, bu isə suyun hüceyrələrdən osmoz vasitəsilə itirilməsinə səbəb olur. Hüceyrələri turqoru geri qazanaraq "qıcıqlanmamış" hal alması təxminən 10 dəqiqə vaxt alır. Həssas bitkinin davranışının hansı funksiyaya malik olduğu açıq bir sualdır. Bəlkə də, bitki yarpaqlarını qatlayıb səth sahəsinin azaldaraq otyeyənlər üçün daha az yarpaqlı və daha az iştahaçan görünür.

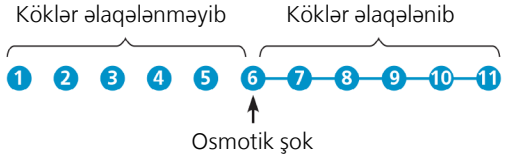
Cəld yarpaq hərəkətlərinin heyrətamiz özəlliyi siqnalın bitki boyu necə ötürüldüyüdür. Həssas bitkinin bir yarpaqcığı qıcıqlandırılarsa, öncə həmin yarpaqcıq reaksiya verir, daha sonra yandakı yarpaq və bu yolla bütün yarpaqcıqlar ardıcıllıqla qatlanır. Qıcıqlanma nöqtəsində yaranan siqnal təxminən 1 cm/saniyə sürəti ilə hərəkət edərək yayılır. Yarpağa elektrodlar bərkidib eyni sürətdə hərəkət edən elektrik impulsunu ölçmək mümkündür. **Fəaliyyət potensialları** adlanan bu impulslar heyvanlardakı sinir impulslarına oxşayır (baxmayaraq ki, bitkilərdəki fəaliyyət potensialları heyvanlardakından minlərlə dəfə daha yavaşdır.). Fəaliyyət potensialları bir çox yosun və bitkilərdə kəşf olunmuşdur və ehtimal olunur ki, bu impulslardan daxili kommunikasiya məqsədilə istifadə olunur. Məsələn, milçəkqapanda (*Dionaea muscipula*) fəaliyyət potensialları tələdəki hissi tükcüklərdən, tələnin

ELMİ BACARIQ MƏŞĞƏLƏSİ

Sütun Qrafikindən Təcrübə Nəticələrini Anlamaq

Quraqlıq Stresinə Məruz Qalmış Bitkilər Bu Halı Qonşularına Çatdırırlarmı? Tədqiqatçılar bitkilərin məruz qaldıqları quraqlıq stresi ilə bağlı məlumatı qonşuluqdakı bitkilərə ötürüb-ötürmədiyini və ötürürlərsə, yeraltı, yoxsa yerüstü yollarla ötürdüklərini öyrənmək istəyiblər. Bu məşğələdə stoma dəliklərinin enini göstərən sütun qrafiklərini analiz edərək quraqlıq stresi xəbərinin bitkidən-bitkiyə yayılıb-yayılmadığını öyrənəcəksiniz.

Təcrübə necə aparılmışdır? Dibçəkdə böyüyən on bir noxud bitkisi (*Pisum sativum*) bir cərgədə eyniməsafəli şəkildə yerləşdirilib. 6-11-ci bitkilərin kök sistemləri kimyəvi maddələrin torpağa keçmədən birbaşa bir bitkinin kök sistemindən digərinə keçməsinə icazə verən borularla əlaqələndirilib. 1-6-cı bitkilərin kök sistemləri isə bir-birilə əlaqələndirilməyib. 6-cı bitki borulu bitkilərdə quraqlıq stresini təqlid etmək üçün istifadə olunan təbii şəkər mannitol ilə osmotik şoka məruz qalıb.



6-cı bitkiyə osmotik şok tətbiq etdikdən sonra tədqiqatçılar bütün bitkilərin yarpaqlarında stoma dəliklərinin enini ölçüblər. Mannitol əvəzinə 6-ci bitkiyə suyun əlavə olunduğu kontrol təcrübəsi də aparılmışdır.

DATANI ŞƏRH ET

1. 6-8 və 9-10-cu bitkilərin stoma dəliklərinin eni təcrübədəki digər bitkilərdən necə fərqlənir? Bu 6-8-ci və 9-10-cu bitkilərin halı ilə bağlı nəyi göstərir? (Qrafikləri oxumaqla bağlı məlumat üçün Əlavə F-dəki Elmi Bacarıqların Xülasəsinə nəzər salın.)

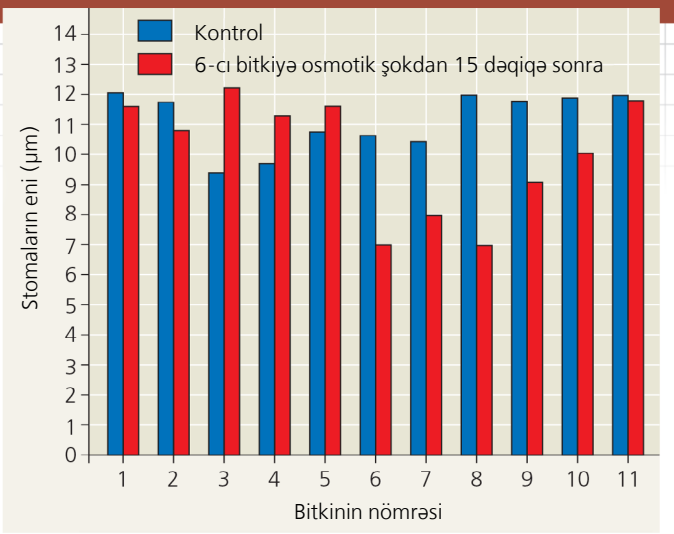
2. Bu data bitkilərin quraqlıq xəbərini qonşularına ötürə bildiyi ideyasını dəstəkləyirmi? Əgər belədirsə, bu xəbərləşmə zoğ sistemi, yoxsa kök sistemi üzərindən aparılır? Cavab verərkən datada xüsusi yerlərə istinad edin.

3. Kimyəvi maddələrin bitkidən-bitkiyə torpaq yolu ilə keçidinin qarşısını almaq niyə vacib idi?

4. Təcrübə 15 dəqiqə yox, 1 saat aparıldıqda nəticələr eyni olmuşdur, lakin bu dəfə 9-11-ci bitkilərin göstəriciləri 6-8-ci bitkilərə bənzər olmuşdur. Bunun səbəbi nə ola bilər?

5. Kontrol təcrübəsində 6-cı bitkiyə nəyə görə mannitol əvəzinə su əlavə olunmuşdur? Kontrol təcrübəsinin nəticələri nəyi göstərir?

Təcrübə datası



Data mənbəyi. O. Falik et al., Rumor has it . . . : Relay communication of stress cues in plants, *PLoS ONE* 6(11):e23625 (2011).

bağlanmasına səbəb olan hüceyrələrə ötürülür (Şəkil 37.16). *Mimosa pudica*-nın misalında daha güclü qıcıq bitkidəki bütün yarpaq və yarpaqcıqların qapanmasına səbəb olur. Bitkinin bir bütün olaraq reaksiya verməsi üçün siqnal molekulları zədələnmiş bölgədən zoğun digər hissələrinə hərəkət edə bilməlidir.

Mühit Stresləri

Daşqın, quraqlıq və ya ekstrim temperatur kimi mühit stresləri bitkinin həyatda qalması, böyüməsi və çoxalmasına qarşı dağıdıcı effektə sahib olur. Təbii ekosistemlərdə mühit streslərinə dözə bilməyən bitkilər ya məhv olur, ya da başqa bitkilərlə rəqabəti uduzur. Buna görə də mühit stresləri bitkilərin coğrafi arealını təyin edən əsas faktorlardan biridir. Bu fəslin son hissəsində bitkilərin tez-tez rast gəldiyi otyeyənlər və patogenlər kimi **biotik** (canlı) streslərdən bəhs edəcəyik. Burada isə bitkilərin qarşılaşdığı əsas **abiotik** (cansız) stresləri nəzərdən keçirəcəyik. Bu abiotik faktorlar məhsuldarlığı təyin edən əsas faktorlardan olduğuna görə, hal-hazırda qlobal iqlim dəyişikliyinin məhsuldarlığa necə təsir edəcəyini təxmin etməyə böyük maraq var **(Məşğələ)**.

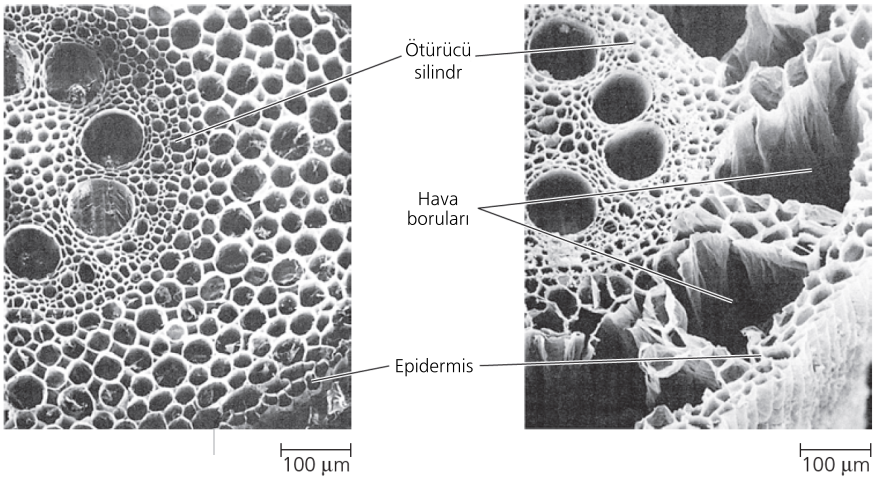
Quraqlıq

Günəşli quru bir gündə bitki torpaqdan udduğundan daha artıq miqdarda suyu transpirasiya ilə itirdiyinə görə büzüşə bilər. Sözsüz ki, uzunmüddətli quraqlıq bitkini öldürə bilər, lakin bikilərin daha az kəskin su çatışmazlığına dözmək üçün idarə mexanizmləri var.

Bitkinin su çatışmazlığına verdiyi reaksiyaların bir çoxu bitkiyə transpirasiya yolu ilə su itkisini azaltmağa kömək edir. Su çatışmazlığı stomaların bağlanmasına və beləliklə, transpirasiyanın kəskin azalmasına səbəb olur (Şəkil 36.14). Su çatışmazlığı absis turşusunun istehsal və ifrazını tətikləyir; bu hormon qoruyucu hüceyrə membranlarına təsir edərək stomaları qapalı saxlamağa kömək edir. Yarpaqlar su çatışmazlığına bir sıra yollarla cavab verir. Məsələn, ot yarpaqları su itirəndə boruyabənzər şəkildə burularaq daha az yarpaq səthinin quru hava və küləyə məruz qalmasına imkan verir və transpirasiyanı azaldır. Digər bitkilər isə, məsələn, *Fouquieria splendens*, mövsümi quraqlığa cavab olaraq

yarpaqlarını tökür. Bu yarpaq reaksiyaları su itkisini azaltsa da, eyni zamanda fotosintezi də azaldır. Quraqlığın məhsuldarlığı azaltmasının səbəblərindən biri budur. Bitkilər hətta başqa bitkilərdən gələn kimyəvi siqnalları qəbul edib özlərini başlamaq üzrə olan quraqlığa hazır vəziyyətə gətirə bilir (**Elmi Bacarıq Məşğələsi**).

Şəkil 39.25 Qarğıdalı köklərinin daşqına və oksigen çatışmazlığına reaksiyası. **(a)** Havalandırılmış hidroponik mühitdə böyüyən kontrol kökün eninə kəsiyi. **(b)** Havalandırılmamış hidroponik mühitdə böyüyən kök. Etilenlə tətiklənən apoptoz (proqramlaşdırılmış hüceyrə ölümü) hava boruları yaradır (SEM-lər).



a) Kontrol kök (havalandırılmış) **b) Təcrübəvi kök (havalandırılmamış)**

Daşqın

Həddən artıq su da bitki üçün zərərlidir. Ev bitkisinin torpağı həddən artıq sulananda köklərin hüceyrə tənəffüsü üçün lazımi oksigeni ehtiva edən hava cibcikləri yoxa çıxdığından, bitki boğula bilir. Bəzi bitkilər struktur baxımından yaş habitatlara uyğunlaşıb. Məsələn, sahilyanı bataqlıqlarda yaşayan manqrovun sualtı kökləri oksigenlə təmasda olan hava köklərinə bitişib (Şəkil 35.4). Bəs su ilə doymuş torpaqlarda yaşamaq üçün ixtisaslaşmamış bitkilər oksigen azlığının öhdəsindən necə gəlir? Oksigen çatışmazlığı etilen istehsalını tətikləyir, bu isə kök korteksindəki bəzi hüceyrələrin ölümünə səbəb olur. Bu hüceyrələrin məhvi su altında qalmış köklər üçün "şnorkel" kimi işləyən hava boruları yaradır **(Şəkil 39.25)**.

Duz Stresi

Torpaqda natrium xlorid və ya digər duzların artıqlığı bitkilər üçün iki baxımdan təhlükə daşıyır. Birincisi, duz torpaq məhlulunun su potensialını azaldaraq, suyun bolluğunda belə köklərdə su çatışmazlığına yol açа bilər. Torpaq məhlulunun su potensialı daha da mənfiləşdikcə, torpaqdan köklərə olan su potensialı qradiyenti aşağı düşür və suyun udulması azalır (Şəkil 36.12). Duzlu torpaqlarla bağlı digər problem odur ki, natrium və digər bəzi ionların qatılıqlarının çox olması bitkilər üçün zəhərlidir. Bir çox bitkilər yuxarı qatılıqda zəhərli olmayan həllolan istehsal edərək orta torpaq duzluluğuna dözə bilir. Çoxu üzvi birləşmə olan bu həllolanlar hüceyrənin su potensialını torpaqdan daha mənfi saxlamağa imkan verir və zəhərli miqdarda duz qəbulunun qarşısını alır. Buna baxmayaraq, bitkilərin çoxu duz stresinə qarşı uzun müddət tab gətirmir. İstisna olaraq, duza dözümlü, halofit sayılan bitkiləri göstərmək olar: bu bitkilərdə yarpaq epidermisindən duzu çölə vuran duz vəziləri kimi adaptasiyalar olur.

İstilik Stresi

Həddən artıq istilik bitkinin enzimlərini denaturasiya edərək zədələyə və hətta öldürə bilər. Transpirasiya yarpaqları buxarlanma yolu ilə soyuma vasitəsilə sərinləşdirir. Məsələn, isti bir gündə yarpağın daxili temperaturu xaricindəki havanın temperaturundan 3-10°C daha aşağı olur. İsti, quru hava bir çox bitkiləri dehidrasiya edir; bu stresə cavab olaraq stomaların bağlanması su itkisini azaltsa da, buxarlanma yolu ilə soyumanı da dayandırır. Bu problem üzündən çox isti və çox quru günlər bir çox bitkilərin tələf olmasına səbəb olur.

Bir çox bitkilərdə istilik stresinə qarşı ehtiyat cavab mexanizmi də olur. Müəyyən bir temperaturun üzərində (mülayim regionlarda yaşayan bir çox bitkilər üçün təxminən 40°C-də) bitki hüceyrələri **istilik şoku proteinləri** istehsal etməyə başlayır ki, bu molekullar digər proteinləri istilik stresindən qoruyur. Bu reaksiyanı istiliyə məruz qalmış heyvan və mikroorqanizmlər də nümayiş etdirir. Bəzi istilik şoku proteinləri streslənməmiş hüceyrələrdə digər proteinlərin funksional formaya bükülmələri üçün müvəqqəti çərçivə rolunu oynayır. Ehtimal ki, bu molekullar istlik şoku proteinləri olaraq fəaliyyət göstərdikdə başqa proteinlərə bağlanıb onların denaturasiya olmasının qarşısını alır.

Soyuq Stresi

Mühit temperaturu aşağı düşdükdə bitkilərin üzləşdiyi problemlərdən biri hüceyrə membranının axıcılığındakı dəyişmədir. Membran müəyyən kritik nöqtədən artıq soyuyanda tərkibindəki lipidlər kristal strukturunda möhkəmlənərək axıcılığı azaldır. Bu hal membran üzərindən həllolan nəqliyyatına təsir edir və membran proteinlərinin işləyişini zəiflədir. Bitkilər soyuğa cavab olaraq membranın tərkibini dəyişdirir. Məsələn, membran lipidlərindəki doymamış yağ turşularının nisbəti artır. Doymamış yağ turşularının quruluşu membranı aşağı temperaturlarda axıcı saxlamağa imkan verir. Membranın bu şəkildə dəyişməsi saatlar və günlər ala bilir, buna görə də qeyri-adi dərəcədə soyuq temperatur bitkilər üçün temperaturun mövsümə bağlı olaraq dəyişməsindən daha stresli olur.

Donma soyuq stresinin başqa bir növüdür. Donma temperaturunun altında bir çox bitkilərin hüceyrə divarı və hüceyrədaxili hissələrində buzların əmələ gəlməsinə səbəb olur. Sitozolda həllolanların miqdarı onu əhatə edən hüceyrə divarındakına nisbətən daha çox olduğuna və həllolanlar məhlulun donma temperaturunu azaltdığına görə, təbiətdə rastlanan soyuma sürətlərində sitozol donmur. Hüceyrə divarında buzun əmələ gəlməsinə bağlı olaraq maye suyun azalması hüceyrəxarici su potensialını azaldır və bu sitoplazmadan suyun çıxmasına gətirib çıxarır. Bunun nəticəsində, sitoplazmadakı ion qatılığının artması zərərlidir və hüceyrənin ölümünə yol aça bilər. Hüceyrənin həyatda qalıb-qalmaması onun dehidrasiyaya qarşı nə qədər yaxşı müqavimət göstərməsindən asılıdır. Qışın soyuq keçdiyi yerlərdə böyüyən yerli bitkilər donma stresinə qarşı yaxşı uyğunlaşmış olur. Məsələn, donmaya davamlı növlər qış başlamazdan əvvəl sitoplazmada şəkər kimi müəyyən həllolanların qatılığını artırır. Bu həllolanların yüksək qatılığı bitki üçün o qədər zərərli deyil və onlar, eyni zamanda hüceyrəxarici donmaya bağlı olaraq suyun itirilməsinin qarşısını alır. Bu bitkilərdə doymamış membran lipidlərinin də miqdarı artaraq lazımi membran axıcılığı qorunur.

TƏKAMÜL Müəyyən onurğalılar, göbələklər, bakteriyalar və bir çox bitki növləri də daxil olmaqla bir sıra orqanizmlər buz kristallarının böyüməsinin qarşısını alaraq canlını donmanın vurduğu zədədən qoruyan proteinlərə malikdir. İlk dəfə 1950-ci illərdə Arktik balıqlarda aşkarlanan bu *antidonma proteinlər* 0°C-dən aşağı temperaturlarda yaşamağa imkan verir. Bu proteinlər kiçik buz kristallarına bağlanaraq onların böyüməsinin və bəzi bitkilərdə olduğu kimi, buzun kristallaşmasının qarşısını alır. Beş əsas sinfə ayrılan antidonma proteinləri aminturşu ardıcıllığı baxımından bir-birindən fərqlənsə də, üçölçülü struktur baxımından oxşar olub, konvergent təkamülə işarə edir. Təəccüblüdür ki, qış çovdarındakı antidonma proteinləri anti-göbələk müdafiə proteinləri ilə homoloq olsa belə, göbələk patogenlərə qarşı deyil, soyuq temperatura və qısa günlərə cavab olaraq istehsal olunur. Təsərrüfat bitkilərinin genomlarına antidonma proteinləri kodlayan genlər əlavə edərək onların donmaya müqavimətini artırmaq üzrə aparılan çalışmalarda irəliləyişlərə nail olunub.

YOXLAMA 39.4

1. Termal şəkil əşya tərəfindən saçılan istiliyin fotosudur. Tədqiqatçılar həddən artıq absis turşusu istehsal edən mutantları təyin etmək üçün termal görüntülərdən istifadə ediblər. Bu bitkilərin normalda stressiz sayılan şəraitdə yabanı tip bitkilərdən daha isti olmaları nə ilə bağlıdır?
2. İstixana işçisi müəyyən edir ki, dibçəkdəki payızgülləri cərgənin kənarlarında yerləşəndə ortadakılara nisbətən daha qısa olur. Bağçılıqda tez-tez qarşılaşılan bu "kənar effektini" izah edin.
3. **ƏGƏR ➤** Kökün üsküyünü kəsib çıxardıqda kök hələ də cazibə qüvvəsi istiqamətində böyüyərmi? Cavabınızı izah edin.

BAŞLIQ 39.5

Bitkilər patogen və otyeyənlərin hücumlarına cavab verir

Bitkilər təkamül prosesində icmalarındakı digər orqanizmlərlə bir sıra qarşılıqlı əlaqələri inkişaf etdirib. Bəzi növlərarası əlaqələr qarşılıqlı faydalı olur, məsələn, bitkilərlə mikoriza göbələkləri (Şəkil 37.15) və ya tozlandırıcılar (Şəkil 38.4 və 38.5) arasındakı kimi. Buna baxmayaraq, bitkilərin bir sıra orqanizmlərlə əlaqəsi bitkilərə fayda vermir. Bitkilər birincili istehsalçılar olaraq bir çox qida zəncirlərinin ən aşağı pilləsində olub fərqli növ otyeyən heyvanların hücumuna məruz qalır. Bundan əlavə, bitkilər müxtəlif növ virus, bakteriya və göbələklərə yoluxur ki, bu da toxumaların zədələnməsinə, hətta bitkinin məhvinə belə səbəb ola bilir. Bitkilərdə bu təhlükələrə qarşı inkişaf etmiş müdafiə mexanizmləri heyvanları uzaq tutur, yoluxmaların qarşısını alır və patogenlərə qarşı mübarizə aparır.

Patogenlərə Qarşı Müdafiə

Bitkilərin yoluxmaya qarşı birinci müdafiə xətti epidermis və peridermis tərəfindən təşkil olunan fiziki səddir (Şəkil 35.19). Lakin bu müdafiə xətti keçilməz deyil. Məsələn, yarpaqların otyeyənlər tərəfindən zədələnməsi patogenlərin bitki bədəninə daxil olması üçün girişlər açır. Hətta bitki toxumaları sağlam olanda belə virus, bakteriya, göbələk spor və hifləri epidermisdəki təbii girişlər olan stomalardan bitkiyə daxil ola bilir. Fiziki müdafiə xətti dəlindikdən sonra bitkinin iki növ immun reaksiyasından ibarət müdafiə xətti var: PAMP-la tətiklənən immunitet və effektorla tətiklənən immunitet.

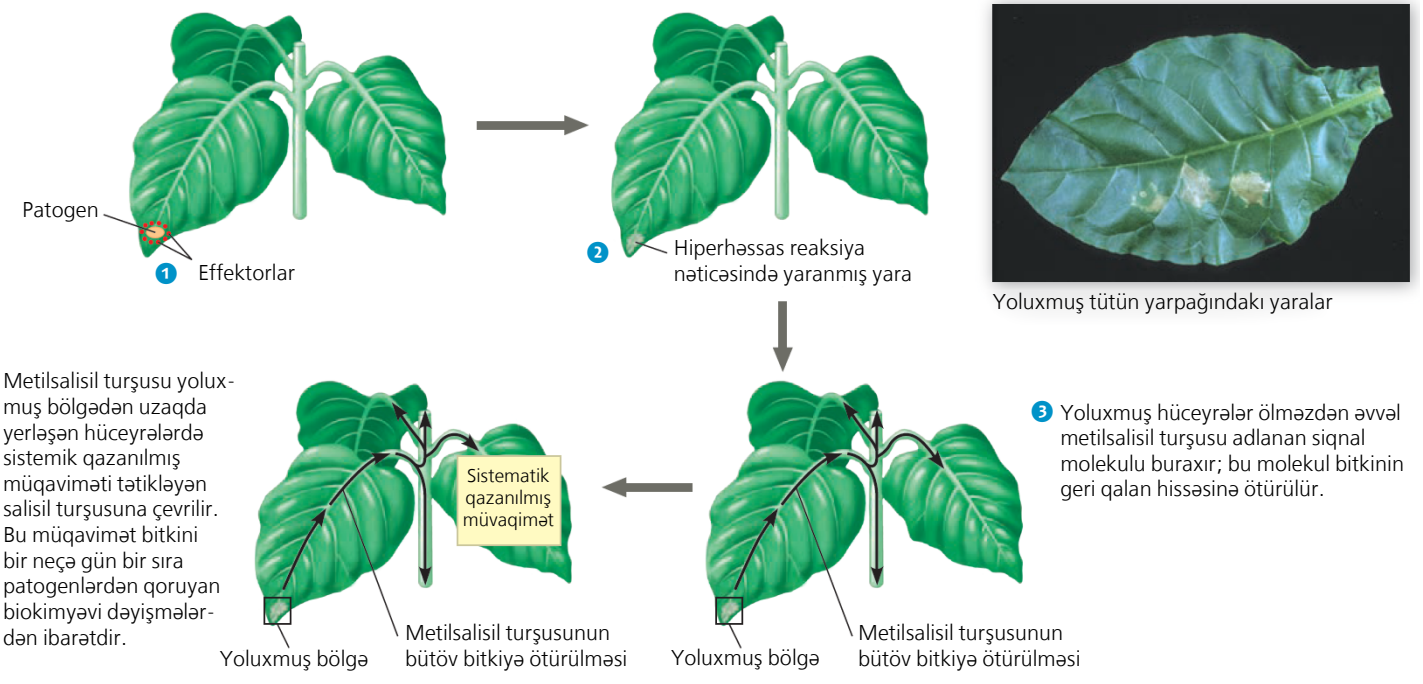
PAMP-la Tətiklənən İmmunitet

Patogen ev sahibi bitkini işğal etməyə nail olanda bitki nəticədə patogeni təcrid edib onun yoluxma bölgəsindən kənara yayılmasının qarşısını alan iki immun müdafiə xəttindən birincisini işə salır. *PAMP-la tətiklənən immunitet* adlanan bu ilkin immun müdafiə xətti bitkinin **patogenlə əlaqəli molekulyar naxışları** (ing. *pathogen-associated molecular patterns*, PAMP) tanıma qabiliyyətindən asılır. PAMP-lar patogenə xas molekulyar ardıcıllıqdır. Məsələn, bakteriyaların qamçılarındakı *flagellin* adlanan protein bir PAMP-dır. Bir çox torpaq bakteriyaları, o cümlədən bəzi patogen olan çeşidləri yağış dənələri ilə bitkinin zoğuna düşür. Bu bakteriyalar bitkiyə daxil ola bilərsə, flagellindəki xüsusi aminturşu ardıcıllığı Toll-kimi reseptor tərəfindən duyulur; Toll-kimi reseptorlar heyvanlarda da mövcuddur, onlarda anadangəlmə immun sistemində fəaliyyət göstərir (Başlıq 43.1). Anadangəlmə immun sistemi təkamül baxımından qədim müdafiə mexanizmi olub, bitki, göbələk, həşərat və ibtidai çoxhüceyrəlilərdə əsas immun sistemi rolunu oynayır. Onurğalılardan fərqli olaraq bitkilərdə adaptiv immun sistemi olmur: Bitkilər antici-

Şəkil 39.26 Patogenlərə qarşı müdafiə reaksiyaları. Bitkilər çox vaxt hiperhəssas reaksiya verərək infeksiyanın bütün bədənə yayılmasının qarşısını ala bilir. Bu reaksiya yoluxma bölgəsi ətrafında "ölüm həlqələri" adlanan yaralar yaradaraq patogeni təcrid edir.

1 Patogenlər, adətən, sağlam yarpaq hüceyrələrinə hücum edir və PAMP-la tətiklənən immunitetdən yayınan protein effektorlar ifraz edir.

2 Effektorlara cavab olaraq yoluxma bölgəsində və onun ətrafındakı hüceyrələrdə hiperhəssas reaksiya yaranır: Hüceyrələr mikrobəleyhinə molekullar istehsal edir, hüceyrə divarlarınıdəyişdirərək yoluxmuş bölgələri təcrid edir və sonda özlərini məhv edir. Bu məhəlli reaksiya patogeni qidalardan məhrum edən ölü toxumadan ibarət yaraların formalaşmasına səbəb olur və beləliklə, yoluxmuş yarpağın geri qalan hissəsini qoruyur.



sim və ya T hüceyrə reaksiyaları yarada bilmir, patogenləri tapıb onlara hücum edən hərəkətli hüceyrələrə malik deyil.

PAMP-ın tanınması bitkilərdə son nəticə olaraq geniş spektrli antimikrobial kimyəvi maddələr olan fitoaleksinlərin istehsalı ilə nəticələnən siqnallaşma hadisələrinə yol açır. Fitoaleksinlər bakteriyaəleyhinə və göbələkəleyhinə təsirlərə malikdir. Bitkidə hüceyrə divarı da, eyni zamanda sərtləşir və patogenin keçidini çətinləşdirir. Bunun kimi, lakin daha da güclü müdafiə bitkidə ikinci immun reaksiyası olan effektorla tətiklənən immunitet tərəfindən ortaya qoyulur.

Effektorla Tətiklənən İmmunitet

TƏKAMÜL Təkamül tarixi boyunca bitkilər və patogenlər silah yarışına çıxıblar. PAMP-la tətiklənən immunitetdən yayınmaq üçün bitkilər tərəfindən təsbit oluna bilməyən patogenlərin təkamülü kifayətdir. Bu patogenlər bitkinin anadangəlmə immunitet sistemini iflic hala salan, **effektor** adlanan proteinləri birbaşa bitki hüceyrəsinə daxil edir. Məsələn, bəzi bakteriyalar bitki hüceyrələrinin flagellini tanımasına mane olan effektorlar ötürür. Bu yolla patogen ev sahibinin metabolizmini öz xeyrinə istifadə etmək üçün istifadə edə bilir.

Patogen effektorları vasitəsilə PAMP-la tətiklənən immunitetin dayandırılması *effektorla tətiklənən immunitetin* təkamülünə gətirib çıxarmışdır. Minlərlə fərqli effektor olduğundan bu bitki müdafiə sistemi, adətən, yüzlərlə xəstəlik müqavimət (ing. *resistance*, R) genindən ibarət olur. Hər R geni müəyyən effektorla aktivləşən bir R proteinini kodlayır. Daha sonra aktivləşən siqnalötürmə yolları *hiperhəssas reaksiya* adlanan məhəlli müdafiə və *sistemik qazanılmış müqavimət* adlanan ümumi müdafiə reaksiyası kimi bir sıra müdafiə reaksiyalarına səbəb olur. Patogenlərə qarşı məhəlli və sistemik reaksiyalar hüceyrəvi resursların ətraflı şəkildə genetik olaraq yenidən planlanmasını tələb edir. Buna görə də bitki bu müdafiə xəttini yalnız patogeni duyandan sonra aktivləşdirir.

Hiperhəssas Reaksiya Hiperhəssas reaksiya yoluxma bölgəsinə yaxın məhəlli hüceyrə və toxuma ölümünə deyilir. Bəzi hallarda hiperhəssas reaksiya patogenin yayılmasının qarşısını alsa da, digər hallarda sadəcə ümumi müdafiə reaksiyasının parçası olaraq baş verir. **Şəkil 39.26**-da da göstərildiyi kimi, hiperhəssas reaksiya effektorla tətiklənən immunitetin bir hissəsi olaraq başlayır. Hiperhəssas reaksiya patogenin hüceyrə divarını dağıdan, metabolizmi və çoxalmasını pozan kimyəvi maddə və enzimlərin istehsalından ibarət mürəkkəb müdafiənin bir hissəsidir. Effektorla tətiklənən immunitet həm də liqnin formalaşmasına yol açır, bitki hüceyrə divarındakı molekullar arasındakı çarpaz bağlanmanı artırır ki, bu da patogenin

bitkinin digər bölgələrinə keçməsinə mane olur. Şəklin yuxarı sağ hissəsində göstərildiyi kimi, hiperhəssas reaksiya yarpaqda məhəlli xəsarətə səbəb olur. Bitki nə qədər "xəstə" görünsə də, həyatda qalacaq və onun verdiyi müdafiə reaksiyası bitkinin geri qalan hissəsini qoruyacaq.

Sistemik Qazanılmış Müqavimət Hiperhəssas reaksiya məhəlli və spesifikdir. Lakin yuxarıda da qeyd etdiyimiz kimi, patogen işğalı bütöv bitki üçün həyəcan siqnalı rolunu oynayan siqnallaşma molekulların istehsalına da gətirib çıxarır. Ortaya çıxan **sistemik qazanılmış müqavimət** bütün bitki boyu müdafiə genlərinin ekspressiyasından yaranır. Bu reaksiya qeyri-spesifik olub bitkini müxtəlif patogenlərə qarşı günlərlə müdafiə edə bilər. Yoluxma bölgəsi ətrafında istehsal olunan metilsalisil turşusu adlanan siqnal molekulu floema yolu ilə bütün bitkiyə ötürülür və yoluxma bölgəsindən uzaqda **salisil turşusuna** çevrilir. Salisil turşusunun aktivləşdirdiyi siqnalötürmə yolu müdafiə sistemini növbəti yoluxmaya cəld reaksiya vermək üçün hazır hala gətirir (Şəkil 39.26-dakı 4-cü mərhələ).

1840-cı illərdə baş vermiş İrland kartof aclığına səbəb olan kartof xəstəliyi (Başlıq 28.6) kimi bitki xəstəliyi epidemiyaları ölçüsüz insan iztirabına yol aça bilir. Şabalıd xəstəliyi (Başlıq 31.5) və ani palıd ölümü (Başlıq 54.5) kimi xəstəliklər də biosenoz strukturunu böyük ölçüdə dəyişdirə bilir. Bitki epidemiyaları çox vaxt yoluxmuş bitkinin bilinmədən dünyanın fərqli yerlərinə aparılmasından ortaya çıxır. Qlobal ticarət artdıqca belə epidemiyalar daha tez-tez baş verəcək. Belə partlayışlara hazır olmaq üçün bitki bioloqları təsərrüfat bitkilərinin yabanı qohumlarına aid toxumları xüsusi ehtiyat müəssisələrində toplayırlar. Alimlər ümid edirlər ki, yabanı qohum bitkilərdəki genlər növbəti bitki epidemiyasının qarşısını almağa imkan verəcək genlərə sahibdir.

Otyeyənlərə Qarşı Müdafiə

Otyemə, yəni bitkilərin heyvanlar tərəfindən yeyilməsi bitkilərin bütün ekosistemdə qarşılaşdığı streslərdən biridir. Otyeyənlərin səbəb olduğu mexaniki zədə bitkinin ölçüsünü kiçildərək onun resurs qəbuletmə qabiliyyətini azaldır. Bir çox növlərdə bitki enerjisinin bir hissəsini otyeyənlərə qarşı müdafiə üçün istifadə etdiyindən otyemə böyüməni məhdudlaşdıra bilir. Bu, eyni zamanda virus, bakteriya və göbələklərin bitkini yoluxdurması üçün girişlər açır. Bitkilər həddən artıq otyemənin qarşısını almaq üçün bioloji quruluşun bütün səviyyələrini əhatə edən metodlardan (Fəslin Xülasəsindən əvvəl, **Şəkil 39.27**) istifadə edir: tikan və trixom (Şəkil 35.9) kimi fiziki müdafiə metodlarından tutmuş, xoşagəlməz və ya zəhərli birləşmələr kimi kimyəvi müdafiəyə qədər.

YOXLAMA 39.5

1. Sahəni ümumi həşəratöldürücülərlə sulamaq nə kimi səbəblərdən problemlidir?
2. Çeynəyən həşəratlar bitkini mexaniki olaraq zədələyir və yarpağın fotosintez üçün yararlı səth sahəsini kiçildir. Bundan əlavə, bu həşəratları bitkini patogen işğalına qarşı da daha həssas hala salır. Bunun səbəbini izah edin.
3. Bir çox patogen göbələklər qidalarını bitkinin qida maddələrini hüceyrəarası məkana ifraz etməsinə səbəb olaraq əldə edir. Bitkinin bütün qidalı maddəsini bu şəkildə itirməsinə səbəb olmaq göbələk üçün faydalı olarmı?
4. **ƏGƏR ➤** Fərz edin ki, alimlər müəyyən ediblər ki, bitkinin daha küləkli yerdə yaşayan bir populyasiyası həşəratlar tərəfindən otyeməyə daha çox məruz qalır, nəinki eyni növün daha qorunmuş bölgədə böyüyən populyasiyası. Bu müşahidəni izah edən bir hipotez irəli sürün.

▼ Şəkil 39.27 **ƏLAQƏ QUR**

Bitkilərdə Otyeyənlərə Qarşı Müdafiə Səviyyələri

Otyemə, yəni bitkilərin heyvanlar tərəfindən yeyilməsi, təbiətdə geniş yayılıb. Bitkilərin otyeyənlərə qarşı müdafiə sistemləri müxtəlif quruluş səviyyələrində (molekul, hüceyrə, toxuma, orqan, orqanizm, populyasiya və icma səviyyələrində) təşkilatlanmış bioloji proseslərə bir nümunədir. (Şəkil 1.3)



Yuxu xaşxaşı meyvəsi

Molekul Səviyyəsində Müdafiə

Molekulyar səviyyədə bitkilər otyeyənləri uzaq tutan kimyəvi maddələr istehsal edir. Bu birləşmələr, adətən, terpenoid, fenolik və alkaloidlərdir. Bəzi terpenoidlər həşərat hormonlarını təqlid edir və həşəratın vaxtından əvvəl qabıqdan çıxıb ölməsinə səbəb olur. Fenoliklərin bir növü tanninlərdir; bu qrup maddələrin xoşagəlməz dadı olur və protein həzminə mane olur. Bitkiyə edilən hücum çox vaxt onların sintezini gücləndirir. Yuxu xaşxaşı (*Papaver somniferum*) morfin, heroin və kodein kimi narkotik alkaloidlərin mənbəyidir. Bu dərmanlar latisifer adlanan və bitki zədələndikdə ağ südəbənzər maye ifraz edən hüceyrələrdə toplanır.

Hüceyrə Səviyyəsində Müdafiə

Bəzi bitki hüceyrələri otyeyənləri çəkindirmək üçün ixtisaslaşıb. Yarpaq və gövdələrin üzərindəki trixomlar çeynəyən həşəratlara manea olur. Latisiferlər və daha ümumi olaraq, bitki hüceyrəsinin mərkəzi vakuolu otyeyənləri çəkindirən kimyəvi maddələr üçün anbar rolunu oynayır. İdioblastlar bir çox növlərin, o cümlədən taronun (*Colocasia esculenta*) yarpaq və gövdələrində yerləşən ixtisaslaşmış hüceyrələrdir. Bəzi idioblastlarda *rafidlər* adlanan iynəyəbənzər kalsium oksalat kristalları olur. Bu strukturlar dil və damaqdakı yumşaq toxumanı dələrək dodaq, ağız və boğazın şişməsinə gətirib çıxaran və bitki tərəfindən istehsal olunan qıcıqlandırıcı maddələrin heyvan bədəninə nüfuz etməsinə kömək edir. Kristallar qıcıqlandırıcılar üçün daşıyıcı rolu oynayır və bu maddələrin otyeyənin toxumalarına daha dərindən yayılmasına xidmət edir. Qıcıqlandırıcılar bişirildikdə məhv olur.



Taro bitkisində rafid kristalları



Toxuma Səviyyəsində Müdafiə

Bəzi yarpaqlar qalın, möhkəmləşmiş sklerenxima toxumasında ekstensiv böyümə nəticəsində otyeyənlər üçün çox çətin çeynənən hala gələrək otyeyənləri bitkidən uzaq tutur. Zeytun (Olea europea) yarpağının əsas damarının eninə kəsiyində görünən qalın hüceyrə divarına sahib parlaq qırmızı hüceyrələr möhkəm sklerenxima lifləridir.

Orqan Səviyyəsində Müdafiə

Bitki orqanlarının forması otyeyənlərdə ağrıya səbəb olaraq və ya bitkini xoşagəlməz göstərərək bitkini qoruya bilir. İynə (şəkildəyişmiş yarpaqlar) və tikanlar (şəkildəyişmiş gövdələr) otyeyənlərə qarşı mexaniki müdafiə təşkil edir. Bəzi kaktus iynələrinin üstündəki tükcüklər çıxarıldıqda əti yırta bilir. Qar dənəsi bitkisinin (*Trevesia palmata*) yarpaqları sanki qismən yeyilmiş formada olub, bitkini otyeyən üçün daha az cəlbedici göstərə bilir. Bəzi bitkilər yarpaqlarında həşərat yumurtasının olmasını təqlid edərək həşəratların ora yumurta qoymasının qarşısını alır. Məsələn, qonaqotunun bəzi növlərində yarpaq vəziləri *Heliconius* kəpənəklərinin parlaq sarı yumurtalarını təqlid edir.



Kaktus iynələrində tükcüklər



Qar dənəsi bitkisinin yarpağı



Qonaqotu yarpağında yumurta təqlidi

Orqanizm Səviyyəsində Müdafiə

Otyeyənlər tərəfindən yetirilmiş mexaniki xəsarət bitkinin bütün fiziologiyasını dəyişdirərək əlavə hücumların qarşısını ala bilir. Məsələn, yabanı tütün növü olan *Nicotiana attenuata* otyemə nəticəsində çiçəklərini açma vaxtını dəyişdirir. Bitki normalda gecə vaxtı çiçək açır və tozlandırıcıları olan qırğı güvələrini cəlb edən benzil aseton ifraz edir. Bitkinin bəxtindən güvələr çiçəkləri tozlandırdıqca eyni zamanda yarpaqların üzərinə yumurtalar qoyur və yumurtalardan çıxan sürfələr otyeyən olur. Bitkinin üzərində həddən artıq sürfə yarananda bitki cəlbedici kimyəvi maddəni ifraz etməyi dayandırır və şəfəq vaxtı, güvələr olmayanda çiçək açır. Bu vaxt onlar kalibri quşları ilə tozlandırılır. Tədqiqatlar göstərir ki, yarpaqları çeynəyən sürfənin ağzından ifraz olunan maddələr çiçəklərin açılma vaxtında əhəmiyyətli dəyişmələrə yol açır.



Yabanı tütün bitkisini tozlandıran kalibri

Populyasiya Səviyyəsində Müdafiə

Bəzi bitkilərdə populyasiya səviyyəsində koordinasiyalı davranış otyeyənlərə qarşı müdafiə təşkil edir. Bəzi bitkilərdə hücuma məruz qalmış bitki ətrafda yaşayan eyni növə aid bitkilər üçün xəbərdarlıq siqnalı ifraz edir. Məsələn, hörümçək klyoşu tərəfindən hücuma məruz qalmış *Phaseolus lunatus* bu "xəbəri" hücuma məruz qalmamış bitkilərə çatdırmaq üçün kimyəvi maddə kokteyli ifraz edir. Qonşuluqdakı bitkilər buna cavab olaraq hücuma qarşı daha dayanıqlı olmalarına imkan verən biokimyəvi dəyişmələr keçirir. Populyasiya səviyyəsindəki müdafiənin başqa bir növü bəzi növlərdə mastinq adlanan və populyasiyanın uzun müddətdən sonra eyni vaxtda böyük miqdarda toxum istehsal etməsindən ibarət bir metoddur. Daxili saat mühit şəraitindən asılı olmayaraq populyasiyadakı hər bir fərdə çiçəklənmə vaxtı olduğunu "deyir". Məsələn, bambuk populyasiyaları onilliklər boyu vegetativ böyüyür və birdən-birə kütləvi şəkildə çiçəklənir, toxum istehsal edir və ölür. Bu zaman hər hektara 80 000 kq-a qədər bambuk toxumu istehsal olunub saçılır. Bu daha çox gəmiricilərdən ibarət yerli otyeyənlərin yeyə biləcəyindən qat-qat artıqdır. Buna görə də bəzi toxumlar otyeyənlərin diqqətindən yayına, cücərə və böyüyə bilir.



Çiçəklənən bambuk bitkiləri

İcma Səviyyəsində Müdafiə

Bəzi bitki növləri ətyeyən heyvanları cəlb edərək otyeyənlərə qarşı müdafiə olunur. Məsələn, parazitoid eşşək arıları bitkilərlə qidalanan tırtılların bədəninə yumurta qoyur. Sürfələr tırtılın daxilində yumurtadan çıxır və üzvi konteynerlərini içəridən çölə doğru yeyir. Sürfələr ev sahibi bitkinin üstündə barama formalaşdırıb sonda yetkin eşşək arıları olaraq çıxır. Bitki bu dramada aktiv rol oynayır. Tırtıllar tərəfindən zədələnmiş yarpaqlar eşşək arılarını cəlb edən kimyəvi birləşmələr ifraz edir. Bu reaksiya üçün qıcıq rolunu oynayan şey tırtılın çeynəməsi nəticəsində yarpaqda yaranan fiziki xəsarətlə birlikdə, tırtılın ağız şirəsindəki spesifik birləşmələrdir.



Tırtıl üzərindəki parazitoid eşşək arısı baramaları



Baramadan çıxan yetkin eşşək arısı

ƏLAQƏ QUR ➤ *Bitkilərin otyeyənlərə qarşı müdafiəsində olduğu kimi, digər bioloji proseslər də müxtəlif quruluş səviyyələrində təşkil oluna bilir (Şəkil 1.3). Molekul (Başlıq 10.4), toxuma (Başlıq 36.4) və orqanizm (Başlıq 36.1) səviyyələrində əmələ gələn ixtisaslaşmış fotosintetik adaptasiyaların örnəklərini müzakirə edin.*

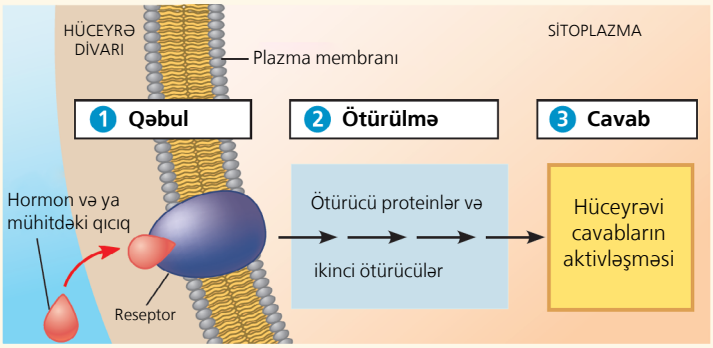
39 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 39.1

Siqnalötürmə yolları siqnalın qəbulunu ona verilən cavabla əlaqələndirir

(səh. 843-845)



? *Siqnalötürmə yolları tərəfindən müəyyən enzimlərin fəaliyyətini artırmanın iki əsas yolu hansıdır?*

BAŞLIQ 39.2

Bitki hormonları böyümə və inkişafın koordinasiyasında və qıcıqlara verilən reaksiyalarda iştirak edir

(səh. 846-855)

- **Hormonlar** hüceyrələrin bölünmə, uzanma və başqalaşmasına təsir edərək bitkinin böyümə və inkişafını tənzimləyir. Bəzi hormonlar bitkilərin mühitdəki qıcıqlara verdiyi reaksiyalarda da iştirak edir.

Bitki hormonu	Əsas effektləri
Auksin	Hüceyrə uzanmasını tətikləyir; budaqlanmaya və orqanların bükülməsinə nəzarət edir
Sitokininlər	Bitki hüceyrəsinin bölünməsini tətikləyir; tumurcuq böyüməsini gücləndirir; orqan ölümünü yavaşladır
Gibberellinlər	Gövdə uzanmasını gücləndirir; toxumların fəaliyyətsizlik fazasından çıxıb ehtiyatı istifadə etmələrinə kömək edir
Absis turşusu	Quraqlığa cavab olaraq stomaları bağlanmasını tətikləyir; toxum fəaliyyətsizliyini dəstəkləyir
Etilen	Meyvə yetişməsində və üçqat cavabda iştirak edir
Brassinosteroidlər	Kimyəvi olaraq heyvanlardakı cinsiyyət hormonlarına oxşardır; hüceyrə uzanması və bölünməsini tətikləyir
Jasmonatlar	Bitkinin otyeyən həşəratlara qarşı müdafiəsində iştirak edir; bir sıra fizioloji reaksiyaları idarə edir
Striqolaktonlar	Apikal dominantlığını, toxumun cücərməsini və mikoriza əlaqələrini tənzimləyir

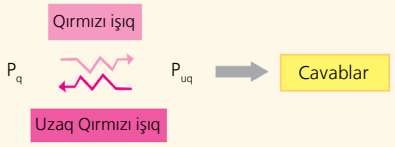
? *"Bir xarab alma bütün torbanı pozar" zərb-məsəlində həqiqət varmı? Cavabınızı izah edin.*

BAŞLIQ 39.3

İşığa verilən cavablar bitki üçün həyati dərəcədə vacibdir

(səh. 856-861)

- **Mavi işıq reseptorları** hipokotilin uzanması, stomaların açılması və fototropizmi tənzimləyir.
- **Fitoxromlar** kölgədən yayınmanı və bir çox toxum növlərinin cücərməsini tənzimləyən molekulyar açar rolunu oynayır. Qırmızı işıq fitoxromu "yandırır", uzaq-qırmızı isə "söndürür".



- Fitoxromun çevrilməsi, eyni zamanda gündüz uzunluğu (fotoperiod) və buna bağlı olaraq fəsillər haqqında məlumat verir. **Fotoperiodizm** bir çox bitkilərdə çiçəklənmənin vaxtını təyin edir. **Qısa gün bitkiləri** çiçəklənmə üçün müəyyən kritik gecə uzunluğundan daha uzun gecələrə ehtiyac duyur. **Uzun gün bitkiləri** isə kritik gecə uzunluğundan daha qısa gecələrə məruz qaldıqda çiçəklənir.
- Bitki davranışındakı bir çox ritmlər daxili sirkadian saatı ilə idarə olunur. Sərbəst **sirkadian ritmləri** təxminən 24 saat uzunluğunda olsa da, tam 24 saat olmaq üçün şəfəq və gün batımının fitoxrom üzərindəki təsirindən asılıdır.

? *Bitki bioloqları nəyə görə çiçəklənməni tətikləyən hərəkətli molekulun (florigen) mövcud olduğunu irəli sürüblər?*

BAŞLIQ 39.4

Bitkilər işıqdan başqa növ qıcıqlara da cavab verir *(səh. 861-866)*

- **Qravitropizm** cazibə qüvvəsinə cavab olaraq əyilmədir. Köklər müsbət, gövdələr isə mənfi qravitropizm nümayiş etdirir. Nişasta ilə dolu plastidlər olan **statolitlər** köklərə cazibə qüvvəsini duymağa kömək edir.
- **Tiqmotropizm** təmasa cavab olaraq böyümədir. Cəld yarpaq hərəkətləri elektrik impulslarının ötürülməsindən asılıdır.
- Bitkilər quraqlıq, daşqın, yüksək duzluluq və ekstrim temperatur kimi mühit streslərinə qarşı həssasdır.

Mühit stresləri	Əsas reaksiyalar
Quraqlıq	Stomaların bağlanmasına yol açan ABT istehsalı
Daşqın	Köklərə oksigen çatışmazlığına dözməyə imkan verən hava borularının yaranması
Duzluluq	Osmozla su itkisinin qarşısını almaq üçün yüksək qatılığına dözülə bilən həllolanların istehsalı
İstilik	Yüksək temperaturlarda proteinlərin denaturasiyasının qarşısını alan istilik şoku proteinlərinin istehsalı

Mühit stresləri	Əsas reaksiyalar
Soyuq	Membran axıcılığının tənzimlənməsi; osmotik su itkisindən yayınma; antidonma proteinlərinin istehsalı

? *Quraqlığa qarşı dözümlü olan bitkilər çox vaxt donmaya qarşı da dözümlü olur. Bunun səbəbi nə ola bilər?*

BAŞLIQ 39.5

Bitkilər patogen və otyeyənlərin hücumlarına cavab verir

(səh. 866-870)

- **Hiperhəssas reaksiya** yoluxma bölgəsini bağlayır və ərazidəki patogen və ev sahibi hüceyrələrini məhv edir. **Sistemik qazanılmış müqavimət** yoluxma bölgəsindən uzaqdakı orqanlarda verilən ümumi müdafiə reaksiyasıdır.
- Tikan və trixom kimi fiziki müdafiə vasitələrinə əlavə olaraq bitkilər həm də xoşagəlməz və ya zəhərli birləşmələr, otyeyənləri məhv edən heyvanları cəlb edən maddələr də istehsal edir.

? *Həşəratlar bitkilərin patogenlərə qarşı müdafiəsini necə zəiflədir?*

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Bitkilərin quraqlığa dözməsinə imkan verən hormon hansıdır?
   A) auksin.
   B) absis turşusu.
   C) sitokinin
   D) etilen
2. Auksin aşağıdakı yollardan hansı ilə hüceyrə uzanmasını *gücləndirmir*?
   A) həllolan udulmasını artıraraq.
   B) gen aktivləşdirərək.
   C) hüceyrə divarı proteinlərini turşularla denaturasiya edərək.
   D) hüceyrə divarını boşaldaraq.
3. Charles və Francis Darwin aşağıdakılardan hansını kəşf etmişlər?
   A) fototropik əyilmə auksin sayəsində baş verir.
   B) zoğ fototropizmi üçün ən effektiv işıq qırmızı işıqdır.
   C) işıq auksini məhv edir.
   D) işıq koleoptilin ucları ilə duyulur.
4. Bitki *kəskin* istilik stresinə qarşı hansı yolla reaksiya verə bilər?
   A) buxarlanma ilə soyumanı artırmaq üçün yarpaq istiqamətini dəyişdirərək.
   B) havanın ventilyasiyası üçün hava boruları formalaşdıraraq.
   C) bitki proteinlərini denaturasiyadan qoruyan istilik şoku proteinləri istehsal edərək.
   D) hüceyrə membranında doymamış yağ turşularının nisbətini artırıb, membran axıcılığını azaldaraq.

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

5. Aşağıdakılardan hansına məruz qaldıqda, çiçəklənməni tətikləyən siqnal molekulu uzun gün bitkisində normalda olduğundan daha tez buraxıla bilər?
   A) gecə vaxtı uzaq-qırmızı işığa
   B) gecə vaxtı qırmızı işığa
   C) gecə vaxtı birinci qırmızı, daha sonra uzaq-qırmızı işığa
   D) gündüz vaxtı uzaq-qırmızı işığa
6. Uzun gün bitkisinin kritik gecə uzunluğu 9 saatdırsa, hansı 24 saatlıq dövrə bu bitkinin çiçəklənməsinin qarşısını alar?
   A) 16 saat işıq/8 saat qaranlıq
   B) 14 saat işıq/10 saat qaranlıq
   C) 4 saat işıq/8 saat qaranlıq/4 saat işıq/8 saat qaranlıq
   D) 8 saat işıq/8 saat qaranlıq/ani işıq/8 saat qaranlıq
7. Normal qravitropik əyilmə nümayiş etdirən, lakin plastidlərində nişasta toplamayan bitki mutantı _____-ın qravitropizmdəki rolunun yenidən nəzərdən keçirilməsinə yol aça bilər.
   A) auksin
   B) kalsium
   C) statolitlər
   D) diferensial böyümə
8. **TƏSVİR ET** Hər bir şəraitdə veriləcək reaksiyanı müvafiq xanaya düz böyüyən və ya üçqat reaksiya verən fidan çəkərək göstərin.(cərgələr)

	Kontrol	Etilen əlavə olunmuş	Etilen əlavə olunmuş
Yabanı tip			
Etilenə qeyri-həssas (*ein*)			
Həddən artıq etilen istehsal edən (*eto*)			
Dəyişməz üçqat cavab (*ctr*)			

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

9. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Işığa bağlı cücərmə kiçik toxumların cücərməsində daha vacib rol oynayır. Bunu açıqlayan bir səbəb təklif edin.
10. **ELMİ TƏDQİQAT** Bir bitki bioloqu sürfələrin hücumuna məruz qalmış tropik kol bitkisində qəribə bir qanuna-uyğunluq müşahidə edib. Sürfə yarpağı yedikdən sonra yaxınlıqdakı yarpaqlara toxunmur, daha uzaqdakı yarpaqları yeyir. Bioloq həşərat tərəfindən zədələnən yarpağın yaxınlıqdakı yarpaqlara kimyəvi siqnal göndərdiyindən şübhələnir. Tədqiqatçı bu hipotezi hansı yolla sınaqdan keçirə bilər?
11. **ELM, TEXNOLOGİYA VƏ CƏMİYYƏT** Bitkilərdəki tənzimləmə sistemləri ilə bağlı bildiklərimizin kənd təsərrüfatı və ya bağçılıqda necə tətbiq olunduğunu izah edin.
12. **ESSE ƏLAQƏLƏR** Qısa bir esse ilə (100-150 söz) zoğun işığı qəbul etmə qabiliyyətini artırmaq üçün böyüməsində fitoxromun oynadığı rolu izah edin.
13. **SİNTEZ**



Şəkildəki qatır maralı bir kolun zoğ uclarını yeyir. Bu davranışın bitkinin fiziologiyası, biokimyası, strukturu və sağlamlığını necə dəyişdirdiyini izah edin və prosesdə hansı hormon və digər kimyəvi maddələrin iştirak etdiyini təyin edin.