

N.A.Qasimov, N.Ş.Əliyeva, S.M.Tahirli,
S.M.Abduyeva-İsmayılova

BİTKİ ANATOMİYASI

Ali məktəblər üçün dərslik

**Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirinin
30.12.2009-cu il 1507 №-li əmri ilə dərslik
kimi təsdiq edilmişdir**

BAKİ – 2010

Redaktor: b.e.n., dos. Q.Ə.Rzayev

Rəyçilər: b.e.n. prof.Y.Əhmədov
b.e.n., dos. S.İ.Mustafayev
581.1
b.e.n., dos. L.N.Mehdiyeva
b.e.n. R.T.Abdiyeva

+ B69

Dərslikdə bitki anatomiyası sahəsində əldə olunan müasir məlumatlar verilmişdir.

Kitabda aşağıdakı fəsillər vardır: 1) Bitki hüceyrəsinin anatomik quruluşu; 2) Bitki toxumaları; 3) Bitkilərin vegetativ orqanlarının anatomik quruluşu; 4) Bitkilərin reproduktiv orqanlarının anatomiyası.

Kitab məzmunu və həcmində görə nəinki universitet tələbələri, aspirant və müəllimlər üçün, həm də biologiyanın müxtəlif sahələrində çalışan mütəxəssislər üçün də faydalıdır.

1906000000-01
Q ----- 2010
658(07)



© «Bakı Universiteti» nəşriyyatı, 2010

Ön söz

Bitki orqanizmlərinin daxili quruluşunu öyrənən elm-bitki anatomiyası XIX əsrдə bitki fiziologiyası ilə demək olar ki, bir dövrdə botanikanın yeni bölməsi kimi formalaşmışdır. Bitki anatomiyasının fizika, kimya, biofizika, biokimya, genetika və s. elmlərlə qarşılıqlı əlaqələri sayəsində yeni elm sahələri: sitologiya, histologiya, histokimya və s. sürətlə inkişafa başladı.

Bitkilərin anatomik mövqedən öyrənilməsində mikroskopiya (ışıl, lüminesent, fazatəzadlı, rentgen, elektron, video-kompyuter və s.), ultranazik kəsiklər hazırlanması texnikasının (ultramikrotomlar), həmçinin daha mükəmməl təsbitləşdirici (fiksəedici) və rəngləyici vasitələrin geniş tətbiqi, bitki orqanizminin ayrı-ayrı komponentlərinin ultraquruluşunu daha dərindən öyrənməyə imkan vermişdir.

Tədris planına müvafiq olaraq, bitki anatomiyası aşağı kurslarda, bitki fiziologiyası, biokimya, mikrobiologiya, histologiya və s. fənnlərdən əvvəl keçilir. Bu halda tələbələr bitkilərin hüceyrə, toxuma və orqanlarının quruluş təşkilinə dair ardıcıl və mükəmməl məlumatlar alıqdan sonra fiziologiya, funksional biokimya, genetika və s. elmlərə xas olan bilikləri daha düzgün və asanlıqla mənimsemək imkanına malik olurlar.

Qeyd etmək lazımdır ki, bitki anatomiyasına dair müasir məlumatlar, bir sıra xarici (rus, ingilis, alman və s.) dillərdəki dərslik və dərs vəsaitlərində kifayət qədər geniş şərh edilmişdir.

Bu sahədə Azərbaycan dilində də bir çox nəşrlər vardır. Belə ki, akademik V.X.Tutayuqun 1967-ci ildə çap olunmuş «Bitki anatomiyası və morfolojiyası», İ.M.Bünyadovun 1972-ci ildə yazdığı «Bitki anatomiyası», Z.İ.Hümbətovun 2002-ci ildə nəşr edilən «Bitki morfolojiyası və anatomiyası» kitabları uğurlu dərslik və dərs vəsaiti olmalarına baxmayaraq, onların nəşrindən xeyli vaxt keçmiş, mövcud məlumatlar zənginləşmiş və yenilənmişdir.

Odur ki, bitki anatomiyasına dair azərbaycan dilində latin qrafikası ilə yazılmış müasir dərslik və dərs vəsaitinə çox böyük ehtiyac vardır.

Oxoculara təqdim olunan «Bitki anatomiyası» dərsliyi universitet programı əsasında müəllif kollektivi tərəfindən yazılmışdır (ön söz, giriş və I fəsil – prof.N.A.Qasımov, II fəsil-dos.N.Ş.Əliyeva, III fəsil-dos.S.M.Tahirli, IV fəsil-dos.S.M.İsmayılova).

Dərslikdə bitki hüceyrəsinin, toxumalarının, vegetativ və generativ orqanlarının anatomik quruluşu barəsində ətraflı və müasir məlumatlar verilmişdir. Kitabda mətnin daha səmərəli mənimsənilməsi üçün bütün fəsillərdə xeyli miqdarda sxem və foto (o cümlədən, elektron) şəkillər təqdim olunmuşdur.

Kitab bir neçə müəllif tərəfindən yazıldığından üslub və ifadə tərzində fərqlilik mümkündür. Buna görə kitabda rast gəlinən nöqsanlar barəsində tənqid qeydlərini, arzu və təkliflərini bildirən oxoculara əvvəlcədən təşəkkür edirik.

Əməkdar elm xadimi, prof.N.A.Qasımov

*Bakı Dövlət Universitetinin 90, bitki
fiziologiyası kafedrasının 75 illiyinə
həsr olunur*

GİRİŞ

BİTKİ ANATOMİYASI, ONUN PREDMETİ VƏ İNKİŞAF TARİXİ

Yer kürəsində mövcud olan varlıqlar iki böyük komponentdən (tərkib hissəsindən) - cansızlar və canlılar aləmindən ibarətdir. Cansızlar aləmi, qeyri-üzvi və üzvi olmaqla özü də iki yarımaləmə bölünür. Qeyri-üzvi yarımaləmə: dağlar, müxtəlif minerallar, dənizlər, okeanlar, çaylar və s.... üzvi yarımaləmə isə bitki, heyvan, göbələk, mikroorqanizmlərin qalıqları, daş kömür, viruslar, neft, üzvi tərkibli qazlar (metan, etan, propan və s.) daxildir.

Canlılar aləmi də iki yarımaləmdən ibarətdir: prokariotlar və eukariotlar. Cansızlardan fərqli olaraq, canlılar aləmi ayrı-ayrı səltənətlərə bölünür (bitkilər, heyvanlar, göbələklər, bakteriyalar və s.). Bunun əsas səbəbi odur ki, canlılar olduqları mühitdə çox fəal qarşılıqlı münasibətlər yaradırlar. Buna bioloji münasibətlər də deyilir. Mahiyyətinə görə canlı sistemlər bioloji münasibətlərin məcmusundan ibarətdir.

Bütün elm sahələrində olduğu kimi, biologiyada da mürəkkəb sistemləri öyrənərkən iki prinsipdən istifadə olunur: 1) ümumi sistemin ayrı-ayrı xüsusiylərə parçalanması (diferensial və ya analitik yol); 2) ayrı-ayrı xüsusiylər əsasında ümumi sistemin öyrənilməsi (inteqrativ yol).

Bütövlükdə biologiyada, o cümlədən, botanikada da analitik yol üstünlük təşkil etmiş və edir ki, bunun da sayəsində hazırda bir çox yeni elm sahələri (anatomiya, sitologiya, histologiya, embriologiya və s...) meydana gəlmişdir. *Anatomeo* – yunanca kəsmək deməkdir. Bu sözün etimologiyasına görə «anatomiya» müxtəlif komponentləri müəyyən etmək üçün onları bir-birindən ayırmaq və bütün organizmin təcrid olunmuş hissəsi kimi öyrənməyi nəzərdə tutur. Bennet (1956) yazırdı: «tədqiqatçılara cərrahi mövqedən yanaşma anatomianın bütün bölmələrinin əsas xüsusiyyətidir».

Bitki anatomiyasının predmeti bitki orqanizminin daxili quruluşunun (hüceyrə, toxuma və s.) öyrənilməsindən ibarətdir və özündə sitologiya və histologiyani, həmçinin də, histokimyani birləşdirir.

Bitki orqanizminin anatomič cəhətdən öyrənilməsinə hələ XVII əsrədə başlanılmışdır. Bu dövrdə bitkilərin fiziologiyası və anatomiyası sahəsində ilk tədqiqatlar Van-Helmont (1577-1644) və ingilis fiziki Robert Huk (1635-1703) tərəfindən aparılmışdır. R. Huk mikroskopu təkmilləşdirikdən sonra, bir çox kiçik əşyaları, o cümlədən, bitkilərin ayrı-ayrı hissələrini mikroskop altında müşahidə etdi. O, 1665-ci ildə ilk dəfə olaraq bitkilərin hüceyrəvi quruluşu barəsində aldığı mikroskopik nəticələri nəşr etdirdi və «Cellula» (hüceyrə) terminini elmə daxil etdi. Bunun ardınca 1671-1682-ci illərdə italyan tədqiqatçısı Marçello Malpiqi (1628-1694) və inigilis Neemiya Qryu (1641-1712) bir-birindən asılı olmayaraq demək olar ki, eyni vaxtda bitki anatomiyasına dair aldıqları nəticələri çap etdirmişdir. Bu tədqiqatlarda onlar bitkilərin nəinki müxtəlif orqanlarının hüceyrə və toxumalarını təsvir etmiş, həm də, bu quruluşların əhəmiyyətini də izah etməyə çalışmışlar.

Bitkilərin anatomiyası və fiziologiyası XIX əsrədə botanikanın yeni bölməsi kimi tam formalaşdırılar. Bu dövrdə, həm də, orqanizmlərin hüceyrəvi quruluşu və Yer üzərində canlılar aləminin inkişafı və təkamülü haqqında ümumiləşmiş nəzəriyyələrin yaradılması da uzun müddət mövcud olan qədim və orta əsr mistikasına son qoydu. Bütünlükdə isə bunlar dialektik təfəkkürün geniş inkişafına zəmin yaratdı.

Orqanizmlərin hüceyrəvi quruluşu barəsində olan nəzəriyyənin mahiyyəti ondan ibarətdir ki, «bütün bitkilər və heyvanlar, həyatın quruluş elementi kimi hüceyrələrdən ibarətdir və hər bir orqanizm inkişafını bir hüceyrədən başlayır».

Hüceyrəvi quruluşun 1665-ci ildə R. Huk tərəfindən aşkar edilməsinə baxmayaraq, orqanizmlərin hüceyrəvi quruluşu barəsindəki nəzəriyyə yalnız 170 ildən sonra meydana gəldi. Belə uzun bir müddətin olmasının əsas səbəblərdən biri də Huk və bitki anatomiyasının banilərinin malik olduqları fərziyyələrlə əlaqədardır. Onlar belə güman edirdilə ki, bitki orqanizmi hüceyrədən başqa, digər elementlərdən – boruşəkilli damarlardan, liflərdən, quruluşuz selikdən təşkil olunmuşdur. Bu alımların fikrincə, hüceyrə bitki orqanizmi üçün heç də universal quruluş elementi deyildir. Heyvan orqanizmi isə, daha da mürəkkəb olub, sümükdən, qığırdaqlardan,

əzələlərdən, qandan və digər toxumalardan təşkil olunmuşdur ki, bunların da hüceyrəvi quruluşu o zamanlar aşkar edilməmişdir. Güman olunurdu ki, heyvanların bədəni bitkilərinkindən tamamilə başqa cür qurulmuşdur. Odur ki, bitki və heyvan orqanizmlərinin hüceyrəvi quruluşa malik olmalarını sübut etməyə çox vaxt sərf olundu.

Nəhayət, 1838-ci ildə M. Sleyden (1804-1881) müəyyən etdi ki, hüceyrə bitki orqanizmi üçün universal vahiddir. Bundan bir qədər sonra T. Şvan (1810-1882) geniş tədqiqat işləri sayəsində sübut etdi ki, heyvan orqanizmi üçün də hüceyrə universal quruluş vahididir. Beləliklə də, hüceyrəvi qurulus prinsipi bütün canlı varlıqlara şamil edildi və orqanizmlərin vahid hüceyrəvi quruluş nəzəriyyəsi tam formalasdı.

Hüceyrə nəzəriyyəsi bioloqların diqqətini hüceyrənin və quruluş təşkilinin daha ətraflı öyrənilməsinə yönəltdi.

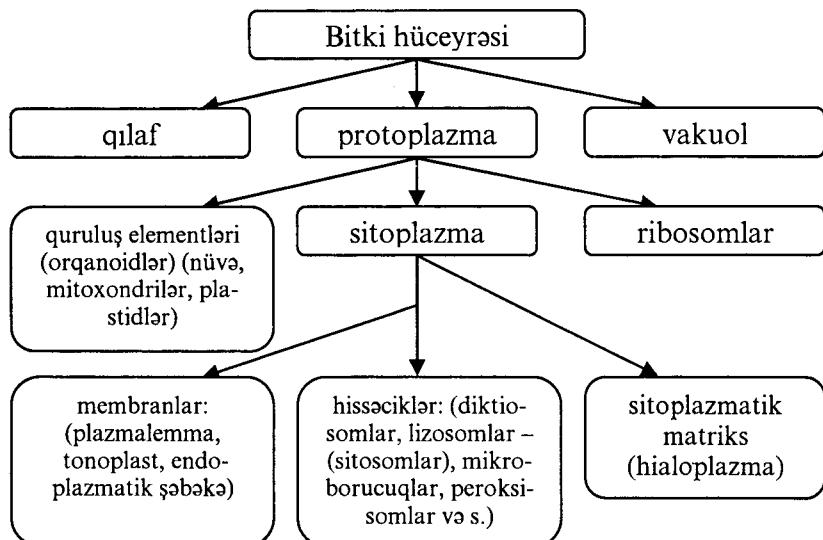
XIX əsrə qədər hüceyrənin qılıfını ən vacib, hissə kimi qəbul edirdilər. Lakin XIX əsrin 30-40-ci illərində müəyyən edildi ki, həyatın əsas daşıyıcıları hüceyrənin nüvəsi və protoplazmadır. Həmin əsrin 70-ci illərində çox mühüm bioloji elm-sitologiya formalaşmağa başladı. Bu sahənin sonrakı inkişafına spektral və optiki cihazların, mikroskoplar üçün (ışık, lüminesent, elektron və s.) preparatların hazırlanması texnikasının daha da təkmilləşməsi güclü təkan verdi.

Anatomik tədqiqatlarda elektron mikroskoplarının və ultranazik kəsiklər hazırlanmasının yeni metodlarının (tozlama və s...) tətbiqi bitkilərin ultraquruluşunu daha dərindən öyrənməyə imkan yaratdı. Elektron mikroskopiyası, biokimya və biofizika, yeni bir elmin - molekulyar biologiyanın yaranmasına səbəb oldu. XX əsr-dən başlayaraq, anatomik tədqiqatlar, fiziologiya, biokimya, sitologiya, histologiya və s. sahələrlə birlikdə inkişaf etdi.

I FƏSİL

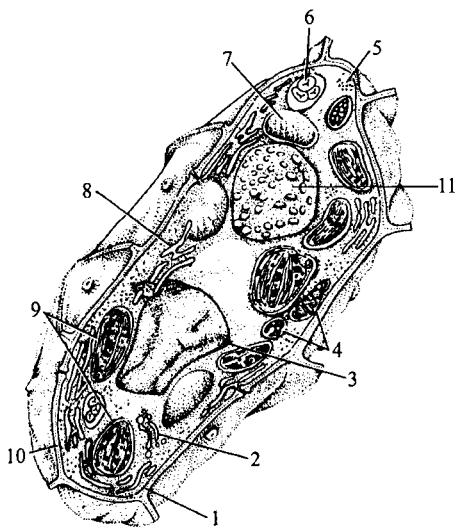
BİTKİ HÜCEYRƏSİNİN TƏSNİFATI VƏ QURULUŞ TƏŞKİLİ

Rənglənməmiş bitki hüceyrəsinə işıq mikroskopunda baxdıqda, adətən üç əsas hissəni: 1) hüceyrəni mühitlə məhdudlaşdırın sərt və möhkəm hüceyrə qılafını; 2) hüceyrənin canlı möhtəviyyatını - protoplazmanı; 3) hüceyrənin mərkəzində yerləşən sahəni – vakuolu daha asanlıqla aşkar etmək mümkündür. Ən yaxşı halda, mikroskop altında nüvə, xloroplastlar və mitoxondriləri müşahidə etmək olur. Əgər hüceyrə azca rənglənsə və ya fazatəzadlı mikroskopla baxılsa onun xeyli dərəcədə mürəkkəb quruluşlu olduğu görünür. Müşahidə üçün elektron mikroskopundan və ultranazik kəsiklər hazırlanması texnikasından (ultramikrotomlardan) istifadə edilərsə, hüceyrənin ən kiçik qurulus komponentlərini (ultraquruluşunu) belə görmək olar (şəkil 1). Bitki hüceyrəsinin təsnifatını ümumi halda aşağıdakı kimi göstərmək məqsədəyğundur.



Bitki hüceyrələrində qılaf və vakuoldan fərqli olaraq, protoplazma (protoplast) olduqca mürəkkəb törəmə olub, özündə diferensiasiya olunmuş müxtəlif qurulus komponentlərini birləşdirir. Bu qurulus

komponentlərinin bəzilərinin ölçüləri və sayından başqa həm də onların bitki hüceyrələrində iştirakı mütləq vacibdir. Belə quruluş elementləri, özləri spesifik zülləller və ATP sintez etməyə, müstəqil genetik sistemə, xüsusi ribosomlara, plazmaya (matriksə) və bölünmə qabiliyyətinə malikdirlər (nüvə, mitoxondrilər, xloroplastlar). Bu quruluş elementlərini hüceyrənin **orqanoidləri**, yerdə qalan törəmə quruluş elementlərini isə (peroksisom, sitosom, Holci kompleksi, plazmalemma, mikroborucuqlar və s.) **orqanellalar** kimi adlandırmaq daha məqsədə uyğundur. Hüceyrənin orqanoidləri ölçülərinə və funksiyalarına görə də orqanellardan xeyli fərqlənlərlər. Belə ki, nüvənin diametri – 5-20 mk, xloroplastlarındakı – 5-20mk, mitoxondrilərindəki – 1-5mk olduğu halda, ribosomlarındakı – 0,02mk, diktiosomlardakı – 0,2-1,5mk bərabərdir. Ölçülərindən asılı olaraq hüceyrənin quruluş elementlərini müxtəlif tipli mikroskoplarla aşkar etmək mümkündür. İşıq mikroskoplarında – 1000 nm-dək, rentgen mikroskoplarında 200 nm-dək, poliarizasiyalı və elektron mikroskoplarında isə 1-0,4 nm-dək obyektləri müşahidə etmək olar.



Şəkil 1. Bitki hüceyrəsinin quruluşu. 1 - plazmalemma; 2 - Holci aparati; 3 - tonoplast; 4 - mitoxondrilər; 5 - ribosomlar; 6 - leykoplastlar; 7 - xloroplast; 8 - endoplazmatik şəbəkə; 9 - qranların xloroplastlarda yerləşməsi; 10 - aralıq lövhə; 11 - nüvə.

Bütün orqanoidlər və orqanellalar protoplazmanın (hialoplazma) içərisində yerləşir ki, bu da onların qarşılıqlı təsirdə olmalarına imkan verir.

Protoplazma nüvədən, mitoxondri və xloroplastlardan başqa, qalan quruluş elementləri ilə birlikdə **sitoplazma** adlanır.

Sitoplazmanın tərkibindəki quruluş elementlərini çıxdıqda yerdə qalan hissə isə **sitoplazmatik matriks** (hialoplazma) adlandırılır.

Hialoplazma hüceyrənin sulu, fasiləsiz kolloid fazası olub, müəyyən özlülüyə malikdir.

Müxtəlif bitki və heyvan hüceyrələrində quruluş elementləri (orqanoid və orqanellalar) molekulyar təşkilinə və kimyəvi tərkibinə görə oxşardır ki, bu onların yerinə yetirdikləri funksiyaların oxşarlığı ilə əlaqədardır. Bu onu göstərir ki, bitki və heyvanların həyat fəaliyyəti proseslərinin əsasında bir ümumilik mövcuddur. Bitki hüceyrələrinin özünəməxsusluğu, onlarda sərt qılafin, plastidlərin, mərkəzi vakuolun və hüceyrələrarası plazmodesmaların olması ilə əlaqədardır.

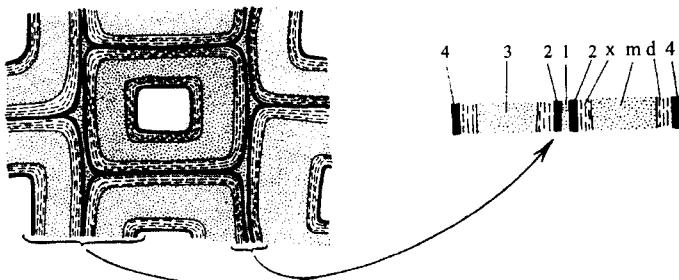
Bitkilərin mənsub olduğu cinsin xüsusiyyətlərindən və hüceyrənin tipindən asılı olaraq hüceyrənin ölçüləri xeyli dəyişilə bilir. Ali bitkilərdə hüceyrələrin diametri adətən 10-100mkm (daha çox 15-60mkm) çatır. Daha iri hüceyrələr, suyu və qida maddələrini ehtiyat halında saxlayanlardır (məsələn, kartof yumrularının parenximi, şirəli meyvələrin hüceyrələri və s.). Qarpızın, limonun, portağalın meyvələrinin lətli hissələri o qədər iri hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur ki, onları hətta gözlə də görmək mümkündür. Kətan liflərindəki hüceyrələrin uzunluğu 40 mm-dək, gicitkanda isə hətta 80 mm-ə çatır, amma bù hüceyrələrin en kəsiyi mikroskopik hüduddan kənarra çıxmır.

Ali bitkilərdə hüceyrələrin sayı astronomik qiymətə çatır. Onu demək kifayətdir ki, ağac yarpağında orta hesabla 100 milyondan çox hüceyrə olur.

Bitki hüceyrələrinin forma və ölçüləri çox müxtəlifdir və bitki orqanizmində yerləşmə vəziyyətindən, həmçinin də, hüceyrələrin yerinə yetirdikləri funksiyalardan aslıdır. Hüceyrələr adətən, çoxtərəfli formada olurlar ki, bu da onların qarşılıqlı təzyiqləri ilə əlaqədardır. Çox nadir hallarda hüceyrənin bütün tərəflərinin uzunluğu bir-birinə bərabər olur. Sərbəst böyüyən hüceyrələr kürəşəkilli, ulduzvari, silindrik, kürəkvəri və s... formalarda ola bilirlər.

BİTKİ HÜCEYRƏSİNİN QILAFI

Bitki hüceyrəsinin quruluşunun öyrənilməsinə onun qılafindan (və ya hüceyrə divarından) başlamağın əsas səbəblərindən biri də, onun ilk «hüceyrə» quruluşu kimi hələ 1665-ci ildə ingilis tədqiqatçısı Robert Huk tərəfindən aşkar edilməsi və hazırda ən çox öyrənilmiş sitoloji obyekt olmasıdır. Bitki hüceyrələrində möhkəm qılafin olması, onları heyvan hüceyrələrindən fərqləndirən xüsusiyyətlərdən biridir. Qılaflar hər şeydən əvvəl, hüceyrəyə konkret forma verir və onun canlı kütləsi-protoplazmani və plazmalemmani xarici təsirlərdən və hüceyrədaxili yüksək turqor təzyiqindən (hidrostatik təzyiq) qoruyur. Ali bitkilərin hüceyrələrini xüsusi qidalı mühitdə becərdikdə və onlardakı qılafları fermentativ yolla ayırdıqdan sonra, hüceyrələr həmişə sferik (kürəvari) forma alır. Hüceyrənin qılafları adətən, rəngsiz və şəffaf olduğundan Günəş şüalarını asanlıqla buraçdır. Qılaflar vasitəsilə su və onda həll olmuş alçaq molekullu maddələrə daşına bilir (apoplastik yol). Hər bir hüceyrənin öz qılafları vardır və qonşu hüceyrələrin qılafları bir-birilə, «aralıq lövhə» adlandırılan hüceyrələrarası maddə vasitəsilə yapışırlar. Odur ki, qonşu hüceyrələr bir-birindən iki qılaflar və aralıq lövhə ilə ayrırlar ki, belə quruluş törəməsini «hüceyrə divarı» kimi də qəbul edirlər. Hüceyrənin qılafları protoplazma tərəfindən qurulduğundan, odur ki, o, ancaq protoplazma ilə təmasda olduqda böyümə qabiliyyətinə malikdir. Çox hallarda hüceyrənin qılafları, protoplazmaya nisbətən daha uzun müddət qala bilir (hüceyrənin plazması əvvəlcə ölürlər) ki, bu da hüceyrənin quruluş vahidi kimi mövcudluğuna mane olmur. Belə hüceyrələr formalarını saxlayırlar (Şəkil 2).



Şəkil 2. Hüceyrə qılaşının quruluşu. 1 – aralıq lövhə; 2 – ilk qılaf; 3 – ikinci qılaf (xarici, mərkəzi və daxili təbəqələrlə); 4 – üçüncü qılaf.

Buna görə də, bitki hüceyrəsi öldükdən sonra da məhlulların ötürülməsi və mexaniki dayaq kimi mühüm funksiyaları yerinə yetirə bilir. Bitkilərin bir çox hüceyrələri – lif, traxeidlər, boru bugumları, mantar hüceyrələri yaşılı vəziyyətdə yalnız hüceyrə qilaşından ibarətdir. Oduncaq əsasən ölmüş hüceyrələrin qilaşlarından əmələ gəlir. Hüceyrələrin qilaşları da, özləri kimi müxtəlif cürdür. Qilafin quruluşu və tərkibinə görə müxtəlif tipli hüceyrələrin mənşəyi və funksiyası barədə fikir yürütülmək olar. Belə ki, qazıntı halında tapılan bitkilərin quruluşunu, əsas etibarilə, onların hüceyrə qilaşlarını tədqiq etməklə öyrənirler.

Embrional hüceyrələr qilafla təchiz olunurlar. Odur ki, hüceyrə bölünərkən, qilafl yenidən əmələ gəlməlidir. Belə quruluş elementi, aralıq lövhə kimi yaranır. Aralıq lövhə mərkəzdənqaçma istiqamətində böyükür və ana hüceyrənin qilaflı ilə birləşir. Beləliklə, əmələ gələn iki hüceyrə bir-birindən ayrılır. Aralıq lövhə hər iki hüceyrə üçün ümumi təbəqə hesab edilir. Aralıq lövhə yaranan kimi, hər bir cavan hüceyrənin protoplazması daxili tərəfdən özünə məxsus qilaflı törədir. Cavan (yenicə əmələ gəlmiş) hüceyrələr dərhal uzanma fazasına keçir və onların ölçüləri osmotənzimlənmə vasitəsilə on dəfələrlə artır. Bu zaman, həm də hüceyrənin quruluş elementləri üçün lazımlı olan komponentlərin də sintezi sürətlənir və beləliklə də, qilaflın qalınlığı demək olar ki, dəyişmir.

Bölnən və böyükən hüceyrələrin qilaflı «ilk qilafl» adlanır. Onun tərkibində suyun miqdarı çoxdur (60-90%). Qilaflın quru maddəsinin xeyli hissəsi amorf polisaxaridlər – hemisellüloza və pektin təşkil edir, ilk qilaflda sellüloza 30%-dən çox deyildir, zülallar isə bir neçə faizdir. İlk qilaflın qalınlığı çox azdır (0,1-0,5mkm) və o, suyu və həllolmuş maddələri özündən asanlıqla keçirir. İlk qilafl sellüozadan ibarət mikrofibrillərdən təşkil olunduğundan ikiqat şüasındırma qabiliyyətinə malikdir.

İlk qilafldakı mikrofibrillər (tikinti blokları) həm qısa olurlar, həm də amorf matriks içərisində qarmaqarışlıq halda yerləşirlər. Bu isə qilafla plastik xassə verir. Mikrofibrillərin tərkibində olan sellülozada təxminən 2000 qlükoza qalığı vardır. Mikrofibrillərin matriksdə səmtlənməsi, hüceyrənin formasından asılı olaraq, protoplazma tərəfindən müəyyən olunur. Qilaflın böyüməsi prosesində səthdə mikrofibrillərin səmtlənməsi, adətən periodik olaraq dəyişilir ki, bu da ilk qilaflda ince təbəqələşmənin yaranmasına səbəb olur.

İlk qılaſda ekstensiv adlı zülal vardır və hüceyrədəki oksiprolinin təxminən 95%-i bu zülaſının tərkibinə daxildir.

Bir çox hüceyrələrdə ilk qılaſın və böyümənin eyni vaxtda dayanması baş verir. Belə hüceyrələr, həyatının sonuna dək nazik qılaſla əhatə olunur. Lakin digər hüceyrələrdə isə qılaſın qalınlaşması, onun yetkin hala çatmasından dək davam edir. İlk qılaſ üzərində, hüceyrənin daxilinə doğru gedən qalınlaşma nəticəsində ikinci qılaſ formalaşır. Bəzi tip hüceyrələr üçün (lif, su borularının bugumları, traxeidlər) ikinci qılaſın əmələ gəlməsi, onların protoplazmalarının əsas funksiyasıdır. Belə ki, ikinci qılaſın formalaşması başa çatdıqdan sonra, həmin tip hüceyrələrin protoplazmaları məhv olur. Lakin güclü ikinci qılaſı olan digər tip hüceyrələr (oduncığın parenxim hüceyrələri, iynəyarpaqlıların floeması) həm də fəaliyyətdə olan protoplazmaya da malikdir. İkinci qılaſ, əsas etibarilə, mexaniki dayaq funksiyasını yerinə yetirir və onlarda mikrofibrillər həm uzun olur, həm də bir-birinə paralel yerləşir ki, bu da qılaſa möhkəmliklə yanaşı, elastiki xassə də verir. İkinci qılaſda sellüloza 40-50%, qlükoza qalığının miqdarı isə 14000-ə çatır. Bəzən odunlaşmamış ikinci qılaſda məsələn, pambıq lifində sellüloza 95% ola bilir. İkinci qılaſda, ilk qılaſ kimi güclü işıqsındırma qabiliyyətinə malikdir. İkinci qılaſı kifayət qədər yaxşı inkişaf etmiş hüceyrələrdə qalılığına, kimyəvi tərkibinə və fiziki xassələrinə görə fərqlənən üç konsentrik təbəqə aşkar edilir. İkinci qılaſın xarici, nazik qatı, bilavasitə ilk qılaſla temasda olur, orta qat daha qalındır, üçüncü qat isə nazik olub hüceyrə daxilindəki plazmalemma ilə yanaşı yerləşir. Lakin qılaſı zəif inkişaf etmiş hüceyrələrdə, ikinci qılaſdakı qatların sayı, orta qatın olmamasına görə ikiyədək azalır. Bəzi hallarda isə, ikinci qılaſda təbəqələşmə getmir və o, nazik bir qat kimi görünür. İkinci qılaſın orta qatı, sellüloza ilə daha zəngindir və o, ikinci qılaſın xassələrini müəyyən edir. Bu qatda mikrofibrillərin, liqninin miqdarı və səmtlənməsi, qatın qalılığı (1-10mkm) müxtəlif ağac cinslərində oduncığın xassələrini müəyyənləşdirir. Belə ki, uzunsov hüceyrələrdə ikinci qılaſın orta qatındaki mikrofibrillər ya paralel, ya həmin hüceyrələrin uzununa oxu boyunca perpendikulyar, yaxud da müəyyən bucaq altında yerləşirlər. Birinci halda «həlqəvi tekstura» ikinci halda «uzun və ya lifli tekstura», üçüncü halda isə spirallı «tekstura» əmələ gəlir. Həlqəvi tekstura suötürücü spiralli hüceyrələr üçün (su borularının bugumları) səciyyəvidir. Belə tekstura hüceyrəyə öz oxu boyunca plastik uzanmaq imkanı verməklə, həm

də qılafa eninə istiqamətdə möhkəmlik yaratmaqla yanaşı hüceyrələrin yanlardan sixilmasının da qarşısını alır.

Spiralli tekstura (quruluş) bir sıra bitkilərin lifləri (məsələn, pambıqda) üçün səciyyəvi hesab olunur. Belə teksturalı hüceyrələr, sixılmağa və dartinmağa qarşı davamlı və həm də elastiki olur.

Uzunsov və ya lifli tekstura, mexaniki funksiya yerinə yetirən liflər üçün səciyyəvi sayılır. Belə teksturalı hüceyrələr, uzununa istiqamətdə yüksək mexaniki xassələrlə bərabər, həm də eninə doğru elastiki dartinmaq qabiliyyətinə də malik olurlar.

Qılaflın daxili qatı (üçüncü qılafl) çox nazikdir ($0,1\text{mkm-dək}$) və onda hemisellüozanın miqdarı çoxdur. Əgər hüceyrə qılaflın quruluş elementlərinin sintezini dayandırır və ölürsə (ötürücü və mexaniki torxumaların hüceyrələri), bu halda üçüncü qılafl üzərində yenə bir nazik qat meydana gəlir. Bu qatda sferik formada ziyyillər aşkar edilir.

Qılaflın ikinci qalınlaşması çox hallarda odunlaşmaya məruz qalır. Qılaflın odunlaşması, onun matriksində protoplazma tərəfindən sintez olunan liqinin toplanması ilə əlaqədardır. Liqinin toplanması adətən, ikinci qalınlaşma başlayanda meydana çıxır və əvvəlcə ilk qılafta baş verir. Sonradan bu proses aralıq lövhəyə və hüceyrə-daxili sahəyə - ikinci qılafta doğru yayılır. İlk qılaflın liqininləşməsi sayəsində bəzən onu aralıq lövhədən fərqləndirmək olmur. Odur ki, ilk qılafl və aralıq lövhəni birlikdə «orta qat» kimi də göstərirler. İkinci qılafl, heç də həmişə bərabər qalınlaşdır. Bəzi ixtisaslaşmış hüceyrələrdə (əsasən suötürücü borulardakı) ikinci qılafl, ayrı-ayrı halqalar və ya fasılısız spiral-lent kimi yaranır. Bir sıra hüceyrə tiplərində isə, ikinci qılafl çox sayılı submikroskopik çıxıntılar – protuberanslar şəklində quruluş əmələ gətirir. Bəzən qılaflın ikinci qalınlaşması zamanı bu protuberanslar bir-birilə birləşərək «qılafl labirinti» adlanan quruluş yaradırlar.

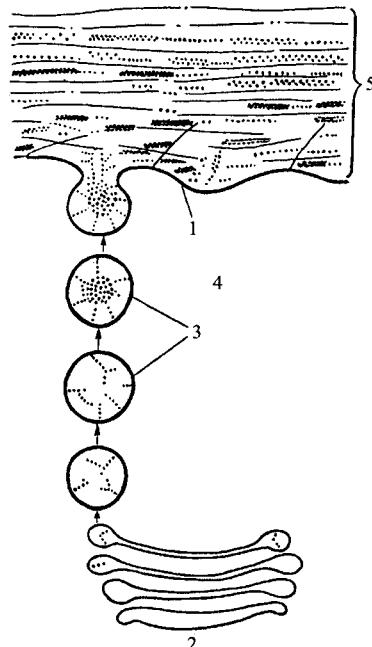
Hüceyrə qılaflının bütün komponentləri, onun öz protoplazması tərəfindən sintez olunur, başqa sözə, qılafl, protoplazmanın həyat fəaliyyətinin məhsuludur və protoplazmanın xarici membranı - plazmalemma ilə ondan ayrılır. Qılaflın əmələ gəlməsində əsas rol, Holci aparatı və plazmalemma oynayır. Bu membran sistemləri, polisaxarıdların sintezini həyata keçirən ferment komplekslərinə malikdir. Qılaflın matriks polisaxarıdlarının sintezi diktiosomların sisternlərində başlayır və Holci qovuqcuqlarında davam edir. Sisternlərdən qopan qovuqcuqlar protoplazmanın səthinə doğru hərə-

köt edərək plazmalemmaya yaxınlaşırlar. Sonra qovuqcuqların membranı plazmalemmada düzülür və onun vasitəsilə polisaxarid matriks qilafla birləşir (Şəkil 3).

Bələliklə də, Holci aparatı liqinin, həmçinin də qlikoproteidlərin sintez olunduğu və daşındığı yerdir.

Qılf üçün lazımlı olan sellülozanın və mikrofibrillərin sintezi və səmtlənməsi plazmalemma vasitəsilə həyata keçirilir. Lakin, bunun üçün lazımı fermentlər və sələflər plazmalemmaya Holci qovuqcuqları tərəfindən göndərilir. Mikrofibrillərin səmtlənməsində, onlarla paralel yerləşən mikroborucuqlar mühüm rol oynayır.

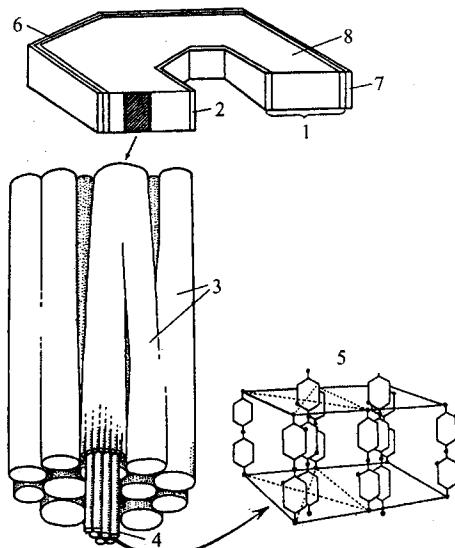
Hüceyrənin qıfları təkcə quruluşca yox, həm də kimyəvi tərkibinə görə də mürəkkəbdir. Bütövlükdə qılf əsasən polisaxaridlərdən təşkil olunmuşdur. Bunların monomerləri ksiloza, mannoza, qlükoza və s... ola bilər. Qılfın polisaxaridləri oynadıqları rola görə iki qrupa: skelet maddələr və matriks maddələrinə bölünür. Skelet maddələrə sellüloza aid edilir, kimyəvi tərkibcə β -1,4-D-qlükandan



Şəkil 3. Böyükən hüceyrədə qılf komponentlərinin əmələ gəlmə sxemi. 1 - plazmalemma; 2 – diktiōsom; 3 – Holci qovuqcuqları; 4 – hialoplazma; 5 – hüceyrə qıfları.

ibarətdir. Sellüloza molekulundakı qlükoza qalıqlarının sayı, müxtəlif bitki qilaflarında müxtəlifdir. Sellülozanın sapvari molekulları qilafla çox sayda qruplaşaraq uzunsov üçölçülü şəbəkə əmələ gətirir ki, belə quruluş da kristallara xasdır. Belə kristalik qruplaşmaların yaranmasında kovalent və hidrogen rabitələri iştirak edir. Bu cür qruplaşmış sellüloza molekulları, qilafla karkas və ya armatur rolunu oynayan nazik lıslərin – mikrofibrillərin əsasını təşkil edir. Mikrofibrillərdəki sellüloza molekullarının kristalik hali sayesində hüceyrə qilaflı iki-qat şüasındırma qabiliyyətinə malik olur. Mikrofibrillərin diametri, müxtəlif hüceyrələrdə dəyişilə bilir və adətən 10-30 nm hündüdündə olur (Şəkil 4).

Mikrofibrillər ayrı-ayrı qruplar halında birləşərək qalınlığı 0,4-0,5 mkm olan quruluşlar yaradırlar. Sellüloza suda və üzvi turşularда, hətta qatı qələvilərdə də həll olmur, kimyəvi baxımdan olduqca etalətlidir və şismə qabiliyyətinə malik deyildir. Maraqlıdır ki, göbələklərin əksəriyyətinin hüceyrə qilaflarında mikrofibrillərin tərkibi sellülozadan deyil, xitindən ibarətdir. Xitin isə, polimer kimi qlükozanın qalıqlarından təşkil olunur.



Şəkil 4. İkinci qalınlaşma ilə birlikdə hüceyrə qilaflının quruluşu. 1 – ikinci qilafl; 2 – ikinci qilaflın daxili təbəqəsi; 3 – makrofibrillər; 4 – mikrofibrillər; 5 – sellüloza molekulu; 6 – ikinci qilaflın xarici təbəqəsi; 7 – ilkin qilafl; 8 – ikinci qilaflın mərkəzi təbəqəsi.

Mikrofibrillər amorf (optiki izotrop) matriksin içərisində yerləşirlər. Matriks su ilə doymuş plastik geldən ibarətdir. Matriksin tərkibinə daxil olan maddələr güclü şışmə, suyu və onda həll olmuş maddələri asanlıqla buraxmaq qabiliyyətinə malikdir. Skelet maddələrdən fərqli olaraq, qılafin matriksi polimer birləşmələrin mürəkkəb qarışığından təşkil olunmuşdur. Kimyevi və fiziki xassələrinə görə matriksdəki polisaxaridləri şərti olaraq iki qrupa – pektin maddələri və hemisellülozaya bölmək olar.

Pektin maddələri suda güclü şışır, bəziləri isə həll olur. Onlar qəlevi və turşuların təsirində asanlıqla parçalanırlar. Ən geniş yayılmış pektin maddəsi suda həll ola bilən α -1,4-poliqalakturon turşusudur. Buna həm də pektin turşusu və ya protopektin də deyilir. Pektinlərin tərkibinə arabinoza, fukoza və s. daxil olur.

Matriksin digər qrup polisaxaridləri hemisellülozalarıdır. Bu polisaxaridlər çətin hidroliz olunan, suda zəif şışən maddələrdir. Çılpaqtoxumlarda ən çox rast gəlinən hemisellüloza – qlüko- və qalaktomannandır. Örtülütoxumlarda isə ksilan və ksiloqlukanlardır. Bəzi hemisellülozalar (qlükomannan) toxum hüceyrələrinin qılaflarında ehtiyat qida maddəsi kimi toplanır və sonradan hidroliz olunmaqla böyük rüşeym tərəfindən istfiadə olunur. Bəzi hallarda, qılafta pektin və hemisellülozadan başqa, həm də xüsusi amorf polisaxarid – kalloza da iştirak edir. Matriksdəki polisaxaridlər qisa fibriliyar komplekslər əmələ götirə bilirlər, amma bunlar sellülozadakı kimi kristalik quruluşda olmurlar. Qılafin matriksi, sadəcə olaraq, sellüzoza mikrofibrilləri arasındaki sahəni doldurmur, əksinə onun makromolekülləri bir-birilə həmçinin də, mikrofibrillərlə müxtəlif tipli rabitələr (qlükozid, kovalent, hidrogen) əmələ götirməklə qılafin möhkəmliyini təmin edirlər. Matriksin hidrofilliyi sayəsində su və onda həll olmuş molekul və ionlar hüceyrədən hüceyrəyə qəridiyent üzrə diffuziya vasitəsilə asanlıqla keçə bilirlər.

Matriks polimerlərinin molekullarındaki karboksil qruplarının olması sayəsində hüceyrə qılafi, ətrafdakı məhlulla kation mübadiləsi aparmağa qabildir. Matriksdə polisaxaridlərdən başqa xüsusi quruluş zülalı aşkar edilmişdir. Bu zülalin miqdarı bir neçə faizdən çox deyildir. O, arabinoza şəkərinin qalığı ilə birləşdiyində odur ki,

qlikoproteid hesab olunur. Matriksin digər qeyri karbohidrat tərkibli komponenti liqnidir. Onun miqdarı kifayət qədər yüksəkdir (30%-dək). Liqnid qılaşın böyüməsinin sonuna toplanır. Onun toplanması prosesi qılaşın liqnləşməsi və ya odunlaşması adlanır. Tərkibinə görə liqnid, fenol sıralı qarışiq amorf polimerdir və suda həll olmur. O, mamırlar istisna olmaqla, yalnız ali bitkilərin hüceyrə qılaflarında rast gəlinir. Liqnləşmə nəticəsində hüceyrə qılaşdı elastikliyini itirir, möhkəmliyi artır, su üçün keçiriciliyi azalır.

Bəzi tip hüceyrələrin qılaflarının matriksində çoxlu miqdarda mineral maddələrə, o cümlədən, oksalat və kalsium karbonata rast gəlinir. Bunlar, çöküntü verməklə kristallaşırlar. Bu maddələr qılafa möhkəmlik və kövrəklik verir.

Bir sıra hüceyrələrdə mum, kutin və suberin şəklində lipidlər də olur. Bu maddələr ayrıca qat əmələ gətirir və matriksin hidrofil hissəsinə qarışmırlar. Onlar kimyovi cəhətdən bir-birlərinə yaxın olub, doymuş və doymamış yağ turşularının efirlərindən ibarətdir. Mum üzvi həlledicilərlə asanlıqla ayrılır və tezliklə əriyərək kristallar əmələ gətirir.

Kutin və suberin isə ərimir, amorf olurlar və üzvi həlledicilərdə həll olmurlar. Qılafta kutin və suberin adətən mumla birlikdə toplanır və növbələşən paralel qatlar əmələ gətirir. Kutikula təbəqə hələndə açıq səthdə xarici tərəfdə (məsələn, yarpaqda), suberin isə daxili tərəfdə – plazmalemmaya doğru toplanır və suyu, qazları keçirmir. Odur ki, suberinli qat olan hüceyrələr tezliklə məhv olurlar.

PROTOPLAZMA (PROTOPLAST)

Protoplazma dedikdə, ilk baxımdan bitki və heyvan hüceyrələrinin canlı kütləsini (möhtəviyyatını) təşkil edən, hüceyrə qılaşdı məhdudlaşan, fizki halına görə kolloid sistemlərə bənzədilən, müxtəlif maddələrin kompleksi başa düşülür.

«Protoplazma» termini ilk dəfə çex bioloqu Y. Purkinye (Y.E. Purkinye, 1839) tərəfindən heyvan rüşeymini göstərmək üçün təklif edilmişdir. 1846-cı ildə isə alman botaniki K. Mol (G. Mol) bitki

hüceyrəsinin yaşamaq qabiliyyətinə malik olan özlü kütləsinə «protoplazma» adlandırmışdır.

Hazırda «protoplazma» və «protoplast» terminləri bəzən sinonim kimi də işlədir. Hər iki termin yunanca eyni mənani bildirir (protos – ilk, plasma – tərtib olunan, yapılan, plastos – yapılan, yaradılan). Protoplasm – fərdi hüceyrənin protoplazması, bitki hüceyrəsində isə – hüceyrə qılıfı ilə məhdudlaşan protoplazma, yəni yalnız sitoplazma və nüvədən ibarət olan törəmə kimi nəzərdə tutulur. Protoplasm termini hələ Hansteyn (1822-1886) tərəfindən təklif olunmuş və hüceyrənin bütün canlı kütləsini bildirir.

Lakin hüceyrə üçün «sitoplazma», «plazmalemma və ya plazmatik membran», «nukleoplazma» və s... terminlərin işlədilməsi «protoplazma»nın daha məqsədə uyğun olmasına əsas verir.

XIX əsrin axırlarından başlayaraq protoplazmanın quruluşu haqqında müxtəlif nəzəriyyələr irəli sürülmüşdür. Belə ki, 1875-ci ildə A. Froman (A. Froman) belə güman edirdi ki, protoplazma fibrilyar tordan ibarətdir. 1882-ci ildə A. Fleminq (A. Fleming) də, fiksə (təsbit) edilmiş və rənglənmış materialların öyrənilməsinə əsasən protoplazmanın fibrilyar təbiətdə olmasını yenidən qeyd etdi.

R. Altman isə amöb hüceyrəsinin və bir çox dəniz heyvanlarının yumurtalarının dənəvərliyinə əsaslanaraq protoplazmanın qranulyar nəzəriyyəsini irəli sürdü. Lakin sonradan məlum oldu ki, belə təsəvvür də, hələlik tam deyil.

Nəhayət, 1925-ci ildə V. Vilson (E. Wilson) protoplazmanın kolloid nəzəriyyəsini verdi. Bu nəzəriyyə hazırda da tədqiqatçılar tərəfindən qəbul edilir.

Aparılan tədqiqatlarla müəyyənləşdirildi ki, protoplazma çox mürəkkəb sistemdir. O, müxtəlif zülallardan, nuklein turşularından, yağlardan, karbohidratlardan, sudan və bir çox kiçikmolekullu üzvi birləşmələrdən və mineral duzlardan təşkil olunmuşdur. Beləliklə də, «sulu-duzlu mühitlə sıx əlaqə şəraitində fəaliyyət göstərə bilən spesifik liponukleoproteid kompleksi, prototoplazmanın birinci, yaxud da kimyəvi əlaməti hesab edilir». Lakin iş təkcə protoplazmanın spesifik kimyəvi tərkibə malik olmasında deyil, həm də onun qurulus təşkilindən də asılıdır. Bu baxımdan «həm hüceyrənin özünü, həm də onun ayrı-ayrı elementlərinin mürəkkəb tərtibatını

yaradan polimer törəmələrinin spesifik xarakteri protoplazmanın ikinci və ya fiziki əlaməti» sayıyla bilər.

Müasir təsəvvürlərə görə, protoplazma haqqında mövcud olan anlayışlar (onun kolloid sistem olması), ondakı böyük molekullu komponentlərin fiziki hallarını heç də tamam əks etdirmir. Lakin nə kimyəvi, nə də fiziki əlamət, həm ayrı-ayrılıqda, həm də birlikdə protoplazma barəsinə ümumi anlayış yarada bilmir.

Protoplazmanın üçüncü – bioloji əlaməti «hüceyrə sisteminde iki tip kimyəvi proseslərin istiqamətcə bir-birinin əksinə, lakin vəhdətdə və fasiləsiz gedisiyi nəzərdə tutur. Bu proseslərdən biri assimiliyasiya, digəri isə dissimiliyasiyadır». Beləliklə, müasir təsəvvürlərə görə protoplazma dedikdə: «molekuldan böyük olan, müxtəlif quruluş elementləri əmələ gətirən və fasiləsiz yeniləşmə istiqamətinində duzlu məhlullarla sıx əlaqə şəraitində fəaliyyət göstərən olduqca mürəkkəb liponukleoproteid kompleksi» başa düşülməlidir. Bu tərifdə göründüyü kimi, protoplazmanın kimyəvi, fiziki və bioloji əlamətləri birləşdirilmişdir.

Məlumdur ki, hüceyrə qılıfı və mərkəzi vakuol ancaq bitki hüceyrəsinə xas olan törəmələrdir. Kimyəvi tərkibinə görə, hüceyrə qılıfı (əsas komponent – sellüozadır), protoplazma (əsas komponent – zülaldır) və vakuol (əsas komponent – sudur) bir-birindən fərqlənir.

Ən ibtidai quruluşlu orqanizmlərdə (bakteriyalarda, göy-yaşlı yosunlarda – sianobakterlərdə) nüvə membranı olmadığından, nüvə maddəsi protoplazma ilə ya bilavasitə təmasda olur və ya onunla qarışır. Protoplazmanın ayrı-ayrı orqanoidləri bu tip hüceyrələrdə nəzərə çarpmır. Belə orqanizmlərə prokariotlar (yunanca protos – ilk, karion – nüvə deməkdir) deyilir. Formalaşmış nüvəyə və aydın şəkildə ifadə olunan protoplazma orqanoidlərinə malik orqanizmləri isə eukariotlar (yunanca – «eu» yaxşı deməkdir) adlandırırlar.

Protoplazmanın məkanca mürəkkəb təşkili, onun hüceyrədə yüksək dərəcədə biokimyəvi aktivliyini təmin edir. Protoplazmanın quruluş baxımından mürəkkəb təşkilinin öyrənilməsi, yalnız onun quruluş elementlərinin funksiyası ilə sıx əlaqə şəraitində mümkün olur. Nəzərə almaq lazımdır ki, submikroskopik səviyyədə quruluşla funksiya arasında hədd silinir.

PROTOPLAZMANIN QURULUS ELEMENTLƏRİ- ORQANOİDLƏRİ

NÜVƏ VƏ NÜVƏCİK

Bitki hüceyrəsinin ən mühüm orqanoidlərindən biri nüvədir. Nüvə kürəvari və ya ovalvari yarımsəffaf törəmədir. Endoplazmatik şəbəkənin elementləri vasitəsilə, nüvə membranı, hüceyrənin digər komponentləri ilə birləşir (şəkil 1).

Nüvə aşağıdakı əsas funksiyaları yerinə yetirir: 1) genetik informasiyanın saxlanması; 2) informasiyanın hüceyrədən-hüceyrəyə ötürülməsi (nüvənin və hüceyrənin bölünməsi, çıxalma, irsiyyət və s.). Bu halda informasiyanın ötürülməsi özündə həmin informasiyanı saxlayan mütləq identik DNT-nin sintezi ilə həyata keçirilir; 3) informasiyon (həm də mesencer) RNT-nin sintezi vasitəsilə informasiyanın sitoplazmaya verilməsi.

Qeyd etmək lazımdır ki, informasiyani daşıyan DNT molekulunu nəinki təkcə nüvədə, həmçinin də xloroplastlarda, mitokondrilərdə və sitoplazmanın hələlik tam öyrənilməmiş bəzi quruluş elementlərində də vardır. Canlı hüceyrələrdə DNT-dən başqa, informasiya daşıyan başqa bir molekul məlum deyildir. Viruslarda bu funksiyani RNT molekulunu yerinə yetirə bilər. Özünün elektron – optiki xüsusiyyətlərinə görə homogen olan nüvə plazması (nukleoplazma və ya kariolimfa) sitoplazmatik matriksə oxşayır. Lakin ondan sıxlığının böyüküyünə və daha güclü işıqsındırma qabiliyyətinə görə fərqlənir.

Hüceyrənin nüvəsində, tərkibində DNT olan xromosomlar və RNT olan nüvəcik vardır. Hüceyrə bölünərkən xromosomlar, onlar üçün səciyyəvi olan qalınlaşmış formada («nəqliyyat forması»), interfazada isə «işçi» formasında olur. Nüvədə xromosomlar əsas rəngləyicilərlə rəngləndikdən sonra kifayət qədər formasız, şışmış xromatin toplusu şəklində nəzərə çarpır. Xromosomların bu vəziyyəti onların «funksional» forması adlanır.

Xromosomların tərkibi ~35% DNT-dən, ~40% histon adlanan zülaldan, ~12% RNT-dən, ~10% ferment və digər zülallardan, az miqdarda lipidlərdən, polisaxaridlərdən, metal ionlarından və s.. ibarətdir.

Xromosomların, xromatin və ya funksional formadan, nəqliyyat formasına keçməsi hüceyrə nüvəsinin bölünmə prosesinin əvvəlində başa çatır və xromatidlərin superspirallaşması kimi nəzərdə tutulur.

Müasir məlumatlara görə, xromosomlarda DNT ilə zülalar arasında əlaqə ən kiçik molekullu RNT olan xromosom RNT-si vasitəsilə həyata keçirilir. Nüvəcik yüksək dərəcədə sıxlığa malik olan dairəvi törəmədir. Bu da onun tərkibində suyun az olduğunu göstərir. Nüvənin bölünməsi zamanı nüvəcik həll olur və bölünmə qurtardıqdan sonra yenidən xromosomların müəyyən sahəsində meydana çıxır.

Nüvənin ikiqat membranı öz quruluşuna görə digər membranlardan fərqlənir (şəkil 16).

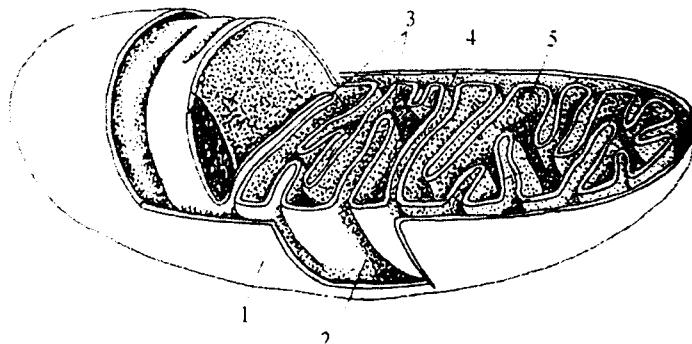
Nüvəcikdə 80%-dən çox zülal və 15%-dək RNT (əsasən ribosom RNT-si) vardır.

Digər tərəfdən, nüvəcikdə çoxlu miqdarda ribosom subvahidi, xüsusilə 60S fraksiyası olduğu halda, bütün ribosomlar azdır. Nüvəcikdə RNT molekülləri onların yalnız sitoplazmaya çıxması ərəfəsində toplanır. Bundan başqa, nüvəcik zülalın sintezində və ribosomların əmələ gəlməsində də mühüm rol oynayır. Nüvəcikdə çoxlu miqdarda ribosom zülalı, müxtəlif histonlar və həmçinin də, hüceyrə nüvəsinin digər zülalları sintez olunur.

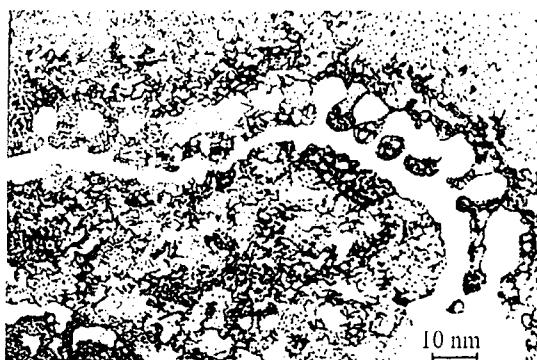
MİTOXONDRİLƏR

Mitoxondrilər dairəvi və uzunsov formada olur. Hər birinin eni 0,5-1,0 mkm, uzunluğu 1-5 mkm arasında dəyişir. Mitoxondrilərin ikiqat membranı vardır: xarici və daxili. Daxili membranın quruluşu və xassələri, xaricinkindən fərqlənir. Belə ki, daxili membran borucuq və ya kristlər şəklində çıxıntılar əmələ gətirir. Daxili membran vasitəsilə hüdudlanan sahəyə mitoxondrinin daxili matriksi deyilir. Xarici və daxili membran arasında, həmçinin də kristlər və borucuqların daxilindəki sahəni isə mitoxondrinin xarici matriksi adlandırırlar. Özünün parametrlərinə görə xarici və daxili membranlar elementar membrana müvafiq gəlir (qalınlığı 7-8 nm).

Mitoxondrinin daxili membranının içəriyə doğru olan hissəsinin səthi sıx şəkildə göbəlyəbənzər hissəciklərlə örtülür. Bunlara Qrin hissəciyi və ya oksisomlar deyilir (şəkil 5a, 5b). Bu hissəcikləri bəzi hallarda mitoxondriləri təcrid edərkən yaranan artefakt¹ hesab edirlər.



Şəkil 5a. Mitoxondrinin quruluşu. 1 – xarici membran, 2 – daxili membran, 3- kristlər, 4 – xarici matriks, 5 – daxili matriks.



Şəkil 5b. Göbələkvari hissəciklə örtülmüş krist membranı sahəsinin elektron mikrofotoşəkli

Mitoxondrinin əsas funksiyası, hüceyrənin fəaliyyəti üçün onu enerji ilə təmin etməkdir. Mitoxondrinin daxili membranı ilə bir sırada mühüm bioenergetik reaksiyalar, o cümlədən, ATP-in sintezi, elektronların oksigenə daşınması və s... əlaqədardır.

¹ Artefakt – zədələnməmiş hüceyrələrdə olmayan qurulus və birləşmə.

Lakin ATP-nin sintezinin göbələyəbənzər hissəciklə, elektronların oksigenə verilməsinin isə membranın oturacağı ilə əlaqələndirilməsinə baxmayaraq, hazırda mitoxondrinin daxili membranının quruluşu barəsində ümumqəbul olunmuş hər hansı təsəvvür hələlik yoxdur.

Mitoxondrinin daxili membranı onun xarici membranından ferment sistemlərinə görə də fərqlənir. Xarici membran tək quruluşuna görə yox, funksiyasına əsasən də daxili membrana oxşamır. Belə ki, xarici membran bir sıra maddələr üçün yaxşı keçirici olduğu halda, həmin maddələr daxili membrandan ya heç keçmir, ya da fəal mexanizm vasitəsilə keçir.

Mitoxondrilərin matriksində tənəfüs substratının kimyəvi çevrilməsi baş verir. Lakin bu proseslərdə enerji bilavasitə ayrılmır. Bundan başqa, lipidlərin biosintezi də matriksdə həyata keçirilir. İonların matriksdə toplanması ilə əlaqədar olaraq, mitoxondrilər hüceyrələrdə, ümumiyyətlə, ionların daşınmasında fəal iştirak edir.

Hüceyrənin nüvəsindən asılı olmayaraq, mitoxondrilər zülal sintez etməyə qabildir, onların matriksində DNT, RNT və ribosomları olan genetik sistemləri vardır.

Mitoxondrilərin yaşama qabiliyyəti bir neçə gün davam edir, bundan sonra onlar bölünmə və ya tumurcuqlanma yolu ilə çoxalır. Mitoxondrilərin nüvədən, endoplazmatik şəbəkədən, və həmçinin də hüceyrənin digər quruluş elementlərindən əmələ gəlməsi haqqında olan fikirlər inandırıcı deyildir. Beləliklə də, mitoxondrilər eninə bölünərək, əvvəlcə promitoxondriyə, sonra isə yetkin mitoxondrilərə çevrilir. Cinsiyətli çoxalma zamanı promitoxondrilər yumurta hüceyrəsi vasitəsilə nəslə ötürülür.

PLASTİDLƏR

Embrional bitki hüceyrələrində proplastidlər olur. Bu törəmələr toxumanın tipindən asılı olaraq, rəngsiz leykoplastılara, karotinoidlərin olması hesabına xromoplastlara və ya xlorofil və karotinoidlərin sayəsində xloroplastlara çevrilə bilər. Plastidlərin ən qədim forması xloroplastlardır. Belə hesab edilir ki, xromoplastlar və leykoplastlar xloroplastlardan əmələ gələn ikinci formalardır.

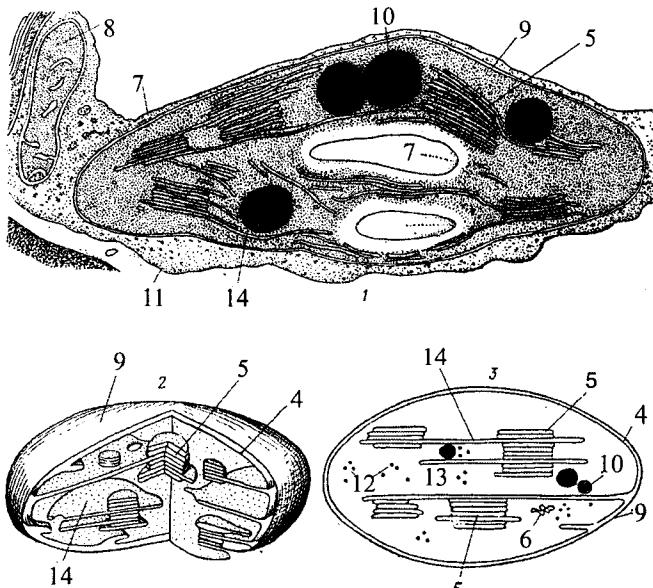
Mitoxondrilər kimi, xloroplastlar da enerjinin çevrilmə mərkəzidir. Onların da ikiqat membranı vardır (şəkil 6). Xloroplastların daxili quruluşu qalınlaşmış ikiqat membran sistemindən – tilakoidlərdən əmələ gelir. Mitoxondrilərdə olduğu kimi, xloroplastlarda da

tilakoidlər organoidin daxili membranından törəyir. İşiq kvantlarının udulmasından başlayaraq enerjinin çevriləməsi - fotokimyəvi proseslər xloroplastlarda tilakoid membranında, biokimyəvi reaksiyalar isə tilakoidlərarası sahədə - stromada və ya xloroplastların matriksində həyata keçirilir. Bu cəhətdən də xloroplastlarla mitoxondrilər arasında oxşarlıq nəzərə çarpır. Tilakoid membranı özündə funksional kompleksi – kvantosomları birləşdirir. Məlumdur ki, işiq enerjisinin potensial kimyəvi enerjiyə çevriləməsi prosesləri kvantosomlarla əlaqədardır. Bunu ümumi halda belə ifadə etmək olar:



Bu prosesdə Xla, Xlb, karotinoidlər və digər pigmentlər fəal iştirak edir.

Elektoron mikroskopunda tilakoidlərin əmələ gətirdiyi törəmələri – qranları aydın görmək olur.



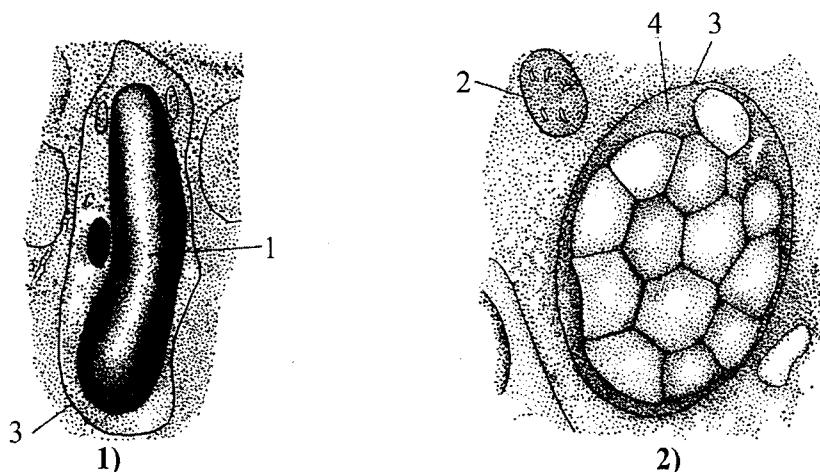
Şəkil 6. Xloroplastin quruluşu. 1 – yarpağın mezofil hüceyrələrində xloroplast və mitoxondrilərin elektron mikroskopunda sxematik görünüşü; 2 – xloroplastin quruluşunun həcmli sxemi; 3 – xloroplast kəsiyinin quruluş sxemi; 4 – xloroplastın daxili membranı; 5 – qran; 6 – plastid DNT-si; 7 – nişasta dənəsi; 8 – mitoxondri; 9 – xloroplastın xarici membranı; 10 – plastoqlobul; 11 – plazmalemma; 12 – xloroplast ribosomu; 13 – stroma; 14 – qranlararası tilakoid.

Tilakoid membranında xlorofil və karotinoidlər olduğundan onlar düşən işığı intensiv udur və adətən, işiq mikroskopunda qranlar tünd rəngdə görünür.

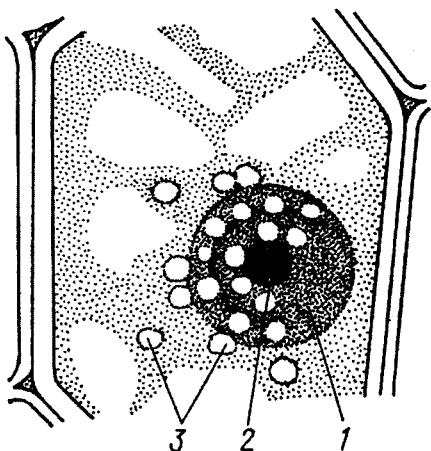
Xloroplastların matriksində tərkibində lipidlər və xinonlar olan qlobullara rast gəlinir. Bundan başqa, matriksdə həmçinin nişasta dənəcikləri də olur (ilk nişasta).

Qeyd etmək lazımdır ki, xloroplastların həm tilakoid, həm də matriksi (stroması) fermentlrlə zöngindir, xloroplast zülallarının 25%-i məhz fermentlərin payına düşür.

Xloroplastların xarici membranının kənar səthi nazik özlü sitoplazma təbəqəsi – peristromiumla örtülmüşdür. Bu təbəqə, görünür, xloroplastların sitoplazmada amöbvari hərəkətində müyyəyen əhəmiyyətə malikdir. Xloroplastlar kimi, leykoplastlar da prolamelyar cisimdən əmələ gəlirlər. Onlarda tilakoidlərin meydana gəlməsi genetik cəhətdən inaktiv (qeyri-aktiv) olduğundan, odur ki, nəzərə çarpmır. Tipik leykoplastlarda (amiloplastlar), şəkərlərin daşınma forması – saxaroza, ehtiyat karbohidratlara – nişastaya çevrilir ki, bu da nişasta dənələrinin formalaşması ilə müşayiət olunur (Şəkil 7a, 7b).

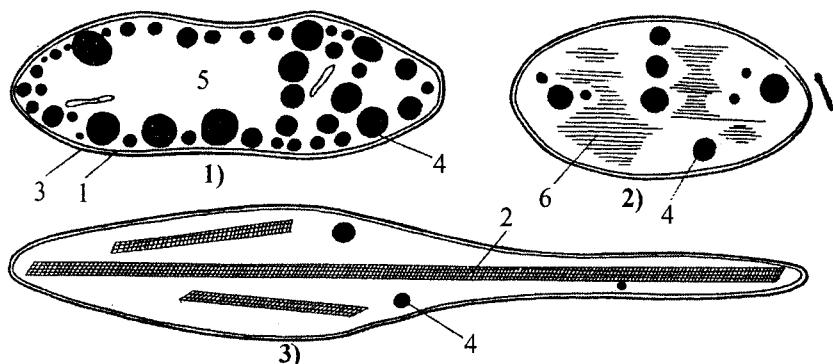


Şəkil 7a. Amiloplastların elektron mikroskopunda görünüşü. 1) – sadə nişasta dənələri ilə; 2) – mürəkkəb nişasta dənələri. 1 – nişasta dənəsi; 2 – mitoxondri; 3 – amiloplast membranı; 4 – stroma.



Şəkil 7b. Tradeskansianın epidermal hüceyrələrinin nüvəsi ətrafında leykoplast qruplaşması. 1 – nüvə; 2 – nüvəcik; 3 – leykoplastlar.

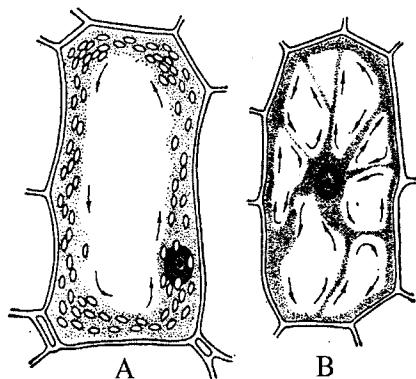
Plastidlərin digər tipi olan xromoplastlar, xloroplastlardan və ya leykoplastlardan əmələ gəlirlər. Xromoplastların formalasması zamanı xloroplast tilakoidlərinin dağılması və matriksdə karotinoidlə zəngin qlobulların toplanması müşahidə edilir (şəkil 8).



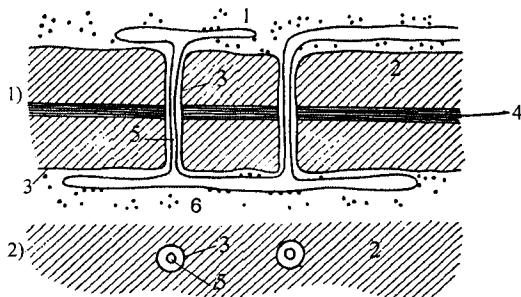
Şəkil 8. Elektron mikroskopunda xromoplastların görünüşü (sxem). 1) - qlobulyar; 2) – fibriliyar; 3) – kristalik tiplər. 1 – xromoplastın daxili membrani; 2 – karotinoid kristalları; 3 – xromoplastın xarici membrani; 4 – plastoqlobul; 5 – stroma; 6 – fibrillər.

SİTOPLAZMA VƏ ONUN QURULUŞ ELEMENTLƏRİ – ORQANELЛАLARI

Sitoplazma (hüceyrə plazması) mürəkkəb törəmə olub, sitoplazmatik matriksdən (hialoplazma) və törəmə quruluş elementlərindən - organellardan ibarətdir. Organelalar özü də membran və hissəciklərdən təşkil olunmuşdur. Sitoplazmatik matriks, elektron – optiki homogen sistem olub, sitoplazmanın əsasını yaradır. İlk baxışda, matriksə zülalların kolloid məhlulları kimi baxmaq olar. Qlobulyar zülallar, sitoplazmada gedən mühüm metabolik prosesləri kataliz edir (məsələn, qlikolizi). Sitoplazmatik matriks hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir (şəkil 9). Belə hərəkətə protoplazmanın bütün quruluş komponentləri də cəlb olunur. Lakin hərəkət yalnız endoplazmaya xasdır, sitoplazmanın ən kənar nazik təbəqəsi – ektoplazması hərəkət etmir. Bunlara elektron mikroskopu ilə baxdıqda bir-birilə və qonşuluqda olan hüceyrələr arasında bir neçə yerdə körpücükler nəzərə çarpir. Bu cür körpücüklərə plazmodesmalar deyilir. Beləliklə də, plazmodesmalar vasitəsilə qonşu hüceyrələrin sitoplazması plazmatik membranların köməyiylə fasılısız sistem əmələ gətirir. Buna da simplast deyilir. Bitki hüceyrəsinin qılaflı və hüceyrəarası törəmələri vasitəsilə əmələ gələn sistemini apoplast adlandırırlar. Hüceyrələr arasındaki belə fasılısız əlaqə, tərkibində qida maddələri olan məhlulların hüceyrələrarası dövranını təmin edir. Digər tərəfdən, plazmodesmaların olması, bitki hüceyrəsində osmotik təzyiqin saxlanmasında da mühüm əhəmiyyətə malikdir (şəkil 10).



Şəkil 9. Sitoplazmanın hərəkəti: A – sırlanma; B – axıntılı.

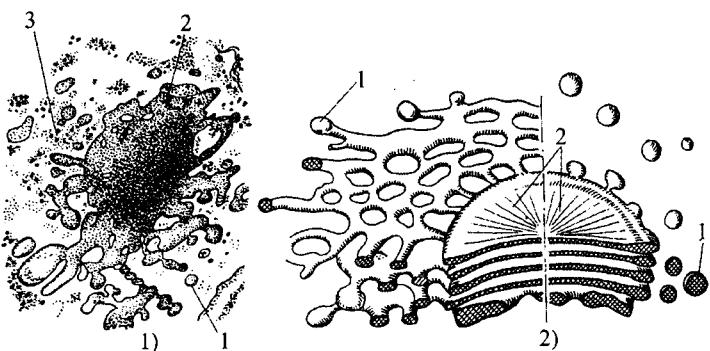


Şəkil 10. Plazmodesmanın elektron mikroskopu ilə böyüdülmüş sxemi. 1) – uzunu-na kəsikdə; 2) – eninə kəsikdə. 1 – hialoplazma; 2 – hüceyrə qılıfı; 3 – plazmalemma; 4 – aralıq lövhə; 5 – plazmodesmanın mərkəzi oxu (desmaborucuq); 6 – endoplazmatik şəbəkə (retikulum).

Sitoplazmanın ən mühüm hissəciklərindən (organellalarından) biri diktiosomlardır. Diktiosomlar və ya Holci cisimciyi ikiqat membranla əhatə olunmuş pəncəşəkilli quruluş törəməsi olub, 3-12 diskdən – Holci sisternlərindən (çənlərdən) əmələ gəlmişdir. Bu sisternlər, yan tərəflərdən çoxlu miqdarda qabarıçıqlarla əhatə olunur (Şəkil 11). Sisternlər diktiosomun ancaq sekresiya hasil edən tərəfində yaranır və qabarıçıqlar əmələ göldikcə onlar itir. Diktiosomun digər tərəfində (regenerativ) yeni sisternlər yaranır. Həm sisternlər, həm də onlardan əmələ gələn qabarıçıqların membranı elementar membrandan ibarətdir. Sisternlər arasında boruşəkilli törəmələr (kanalçıqlar) aşkar edilir. Diktiosomların diametri 0,2-1,5 mkm-ə çatır. Hüceyrədəki diktiosomların məcmusu (onların sayı bəzən bir neçə minə çatır) Holci kompleksi adlanır.

Diktiosomların funksiyası şirə sintez və ifraz etməkdən ibarətdir (məsələn, efir yağları və ya kök üsküyü hüceyrələrindəki selik ifrazi və s.). Diktiosomun regenerativ tərəfində yeni sisternlər formalasında sekret (şirə) əmələ gəlir. Sisternlər ətrafında qabarıçıqlar yarandıqda isə (sekretor tərəfdə) şirə ifraz olunur.

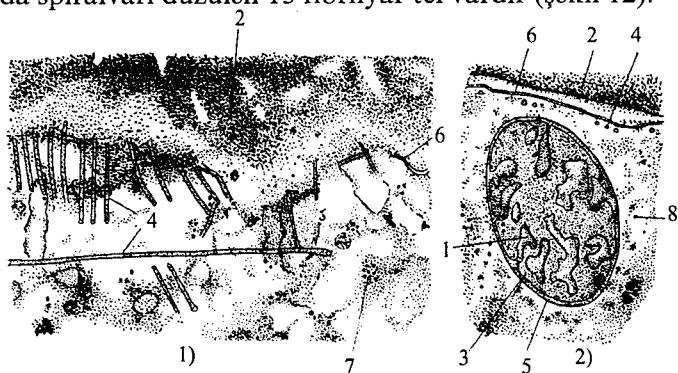
Hüceyrədə nüvənin bölünməsindən sonra qılafin formalaması zamanı Holci qabarıçıqları hüceyrənin yenidən əmələ gəlmiş sərhədinə toplanır və bir-birilə qarşılaşaraq hüceyrə qılafinin ilk (rüşeym) quruluşunu yaradır, qabarıçıqların daxilindəki kütlə isə (turş karbohidratlar) hüceyrə qılafinin ilk quruluşu üçün başlanğıc material hesab olunur. Qabarıçıqların membranı, endoplazmatik şəbəkənin müəyyən sahəsi ilə birlikdə plazmolemmaya çevrilir. Bitkinin böyümə zonasındaki hüceyrələrdə minlərlə diktiosomlar yığılın.



Şəkil 11. Diktiosomlar. 1) azfəal diktiosom; 2) diktiosomun üçölçülü quruluş sxemi. 1 – Holci qovuqcuğu; 2 – diktiosomun sisternləri (çənləri); 3 – polisom.

Diktiosomlar, şübhəsiz ki, bölünmə yolu ilə çoxalır. Diktiosomlar bölgündüyü zaman onun sisternləri, nüvənin bölünməsi ilə同步 şəkildə dağılmır. Diktiosomların yenidən əmələ gəlməsi prosesində hüceyrədəki endoplazmatik şəbəkə iştirak edir.

Sitoplazmatik hissəciklərə diametri 18-30 nm olan mikroborucuqlar da aiddir. Adətən, onlar hüceyrə qılafına paralel halda ektoplazmada plazmolemmadan təxminən 10 nm məsafədə yerləşir. Bu quruluş elementləri, bitki və heyvan hüceyrələrində rast gəlinən qamçıların liflərinə bənzəyir. Hər bir mikroborucuqda mərkəzi ox ətrafında spiralvari düzülən 13 fibriliyə tel vardır (şəkil 12).



Şəkil 12. Elektron mikroskopu altında mikroborucuqlar və mitokondrinin görünüşü (sxem). 1) ağızçıq hüceyrələrinin uzununa kəsiyində mikroborucuqlar; 2) mikroborucuqlar eninə kəsikdə. 1) mitokondrinin kristləri; 2 – hüceyrənin qılafı; 3 – mitokondri; 4 – mikroborucuq; 5 – mitokondrinin xarici membranı; 6 – plazmalemma; 7 – polisom; 8 – ribosom.

Qamçı lifləri bütöv hüceyrəni, vətər sapları isə nüvənin bölünməsi zamanı xromosonları hərəkətə gətirir. Ümumiyyətlə, güman edilir ki, mikroborucuqlar müxtəlis cür istiqamətlənmiş hərəkətlərin yerinə yetirilməsinə kömək göstərir.

Heyvan, həmçinin bir sıra yosun və göbələk hüceyrələrində vətər sapları sentriollardan inkişaf edir.

Sentiollar (bir hüceyrədə ikisi olur) diametri təxminən 70 nm-ə çatan yumaqdan və onuñ içərisində yerləşən ikispirallı DNT-dən ibarətdir. Onlar hər dəfə nüvə bölündükdə ikişir. Lakin bitki hüceyrələrinin əksəriyyətində sentiollar, ümumiyyətlə olmur. Sentiollar hialoplazma (sitoplazmatik matriks) ilə əhatə olmuşdur. Onlar ibtidai bitkilərdə və çılpaqtoksumlarda aşkar edilmişdir.

Mikrosomlar – ölçüləri 20-40 nm olan hissəciklərdir. Hazırda belə güman edilir ki, mikrosomlar endoplazmatik şəbəkənin elementlərindən biridir.

Mikrosomlar hüceyrənin nüvəsində əmələ gəlir və oradan sitoplazmaya keçir. Mikrosomlar aşağıdakı tərkib hissələrindən ibarətdir: 1) qranullar, 2) membranlar, 3) membranlararası sahədəki kütlə. Xüsusi metodlar vasitəsilə mikrosomlardan qranulyar fraksiyonu – ribosomları ayırmak mümkündür.

Ribosomlar diametri $15 \cdot 10^{-7} - 35 \cdot 10^{-7}$ sm olan sferik törəmələrdir. Hazırda müəyyən edilmişdir ki, ribosom qranullarına nüvədə, mitokondrilərdə, xloroplastlarda və protoplazmanın endoplazmatik şəbəkəsində rast gəlinir və onlar zülalın sintezini həyata keçirirlər.

Lizosomlar (sitosomlar) dairəvi formali olub, ölçüləri müxtəlisidir (2mkm-dək). Onlar birqat membranla əhatə olunmuş və tərkiblərində pH-1 turş sahədə yerləşən fermentlər (turş fosfataza və digər hidrolazalar) vardır.

Lizosomların funksiyası hüceyrədaxili həzm prosesini yerinə yetirməkdir. Bundan başqa, lizosomlar həm də, hüceyrə daxilində sitoplazmanın funksiyasız komponentlərinin parçalanmasında da iştirak edir. Bu halda lizosom membranının olması hesabına «həyat üçün təhlükəli» proseslər sitoplazmanın normal funksiyaedici sahələrindən məkanca ayrılır.

Lizosomlar Holci kompleksindəki qabarciqlardan inkişaf edə bilir. Bu hissəciklər üçün ferment zülalları ribosomlarda sintez olunur, oradan endoplazmatik şəbəkə vasitəsilə diktiosomlara keçir. Holci kompleksindəki sisternlərdə onlar birləşərək tam lizosom ferment sistemini əmələ gətirir.

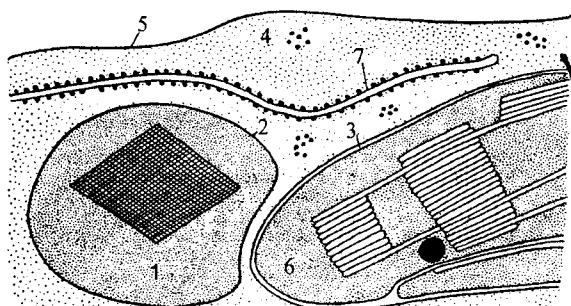
Son vaxtlar sitoplazmatik hissəciklərdən peroksisom və qlioksisomlar aşkar olunmuşdur. De Duv tərəfindən 1965-ci ildə heyvan obyektlərindən alınmış və qranulyar quruluşa malik, qalın membranlı orqanellalara peroksisom adı verilmişdir. Bu quruluş elementinin bitki hüceyrələrində olması 1968-ci ildə Tolbert tərəfindən müəyyən edilmişdir. Onlar ölçülərinə əsasən mitoxondrilərə yaxın olur, quruluşlarına görə isə onlardan fərqlənir.

Peroksisomlar diametri 0,5-1,0 mkm olan qabarcıq şəkilli törmələr olub, birqat membranla əhatə olunur.

Peroksisomların əsas funksiyası «fototənəffüs» prosesində iştirak etməkdir. Məlumdur ki, fototənəffüs zamanı qlikol turşusunun oksidləşməsi baş verir. Bu tənəffüsün, adı tənəffüsə bilavasitə əlaqəsi yoxdur. Bir hüceyrəli yosunlarda hələlik peroksisomlar aşkar edilməmiş, lakin onlarda da qlikol turşusunun oksidləşməsi həyata keçirilir.

Peroksisomlar sitoplazmada endoplazmatik şəbəkə (retikulum) ilə əlaqədardır. Bitkilərin meristem və diferensiasiya zonasındaki hüceyrələri peroksisomlarla daha zəngindir. Bu hüceyrələrdə peroksisomların miqdarı, mitoxondrilərinkinin 30-35%-i qədər olur və protoplazmadaki zülalların ümumi miqdarının təxminən 1-1,5%-ni peroksisomlar təşkil edir (şəkil 13).

Qlioksisomlar – yaqlarla zəngin olan toxumların cürcərməsinin ilk dövrlərində böyük sürətlə sintez olunan orqanellalardır. Onların hüceyrədəki funksiyası, ilk növbədə, yağı turşularının şəkərlərə çevrilməsində iştirak etmələridir.



Şəkil 13. Peroksisom (mikrocismicik və ya mikrosom) və xloroplastın anatomik quruluşu. 1 - peroksisomun matriksi; 2 - peroksisomun birqatlı membranı; 3 - xloroplastın ikiqat membranı; 4 - hialoplazmadakı polisom; 5 - tonoplast; 6 - xloroplast; 7 - qranulyar endoplazmatik şəbəkənin sisterni.

Qlioksisomlar da peroksisomlar kimi endoplazmatik şəbəkə ilə six əlaqədar olub, birqat membranla əhatələnir.

Hüceyrənin ən ümumi submikroskopik quruluş elementi (orqanellası) yarımkəncirici membran hesab olunur. Membran, molekuluar səviyyə ilə molekuldan böyük səviyyə (epimolekuluar) arasında keçid mərhələsini təşkil edir. Hüceyrə membranlarında əsas metabolik tsikillər; tənəffüs, oksidləşdirici fosforlaşma, fotosintez, nuklein turşularının, zülalların, yağ turşularının, steroidlərin, polysaxaridlərin və s.... biosinteqzi gedir. Protoplazmanın quruluşsuz hissəsi katalitik funksiya daşıdır, ancaq qanın plazması kimi, əsas etibarilə, bufer rolunu oynayır. Son zamanlar müəyyən edilmişdir ki, qlikoliz prosesi də möhz membranla əlaqədardır. Beləliklə də, membranlar hüceyrə üçün nəinki təkcə arakəsmə rolunu oynayır, onlar həm də, maddələr mübadiləsinin getməsi üçün başlıca mərkəz hesab edilir.

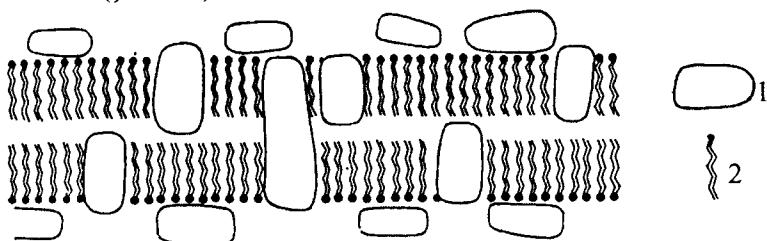
Nəhayət, membran autoreproduksiya funksiyasına da malikdir. İrsi məlumatların verilməsi zamanı matriks üzərində nuklein turşularının funksiyası ilə əlaqədar sintetik proseslər də membranda həyata keçirilir. Buradan da aydın olur ki, membran bioloji quruluşun ən sadə formasıdır və burada metabolizmin katalitik prosesləri ilə biosintez və reproduksiya prosesləri müəyyən bir vəhdət təşkil edir. Bu nöqtəyi-nəzərdən membran hüceyrədə çox mühüm integrativ (ümumləşdirici) rol oynayır. Membranın integrativ funksiyası aşağıdakı sistemlərlə əlaqədardır: 1) enerjinin yarandığı; 2) nəqliyyat; 3) autoreproduksiya.

Təcrid olunmuş quruluş elementləri üzərində müşahidələr göstərir ki, hər üç sistem arasında six əlaqə və qarşılıqlı təsir mövcuddur. Belə ki, sistemlərdən birinin fəaliyi digərlərindən asılıdır.

Hüceyrədə kompartimentləşmə (ayrı-ayrı sahələrdə yerləşmə) üçün membranın əhəmiyyəti xüsusilə böyükdür. Membranlara: hüceyrəni xarici mühitlə məhdudlaşdırın plazmalemmanı, vakuolu məhdudlaşdırın tonoplastı, nüvənin, mitokondrilərin, plastidlərin, hissəciklərin membranlarını və sitoplazmadaxili membranı – endoplazmatik şəbəkəni aid edirlər.

Membranların dinamikliyi haqda mövcud təsəvvürlərə müvafiq olaraq, mitokondri və plastidlərin membranından (organoïdlərin) başqa, qalan membranların (organelələrin) bir-birinə qarşılıqlı çevrilməsini qəbul etmək olar. Membranlar əsasən, zülallar və lipidlər dən təşkil olunmuşdur.

Elektron mikroskopunda bütün membranlar üçtəbəqəli törəmə kimi görünür: iki tünd hidrofil təbəqə arasında açıq rəngli təbəqə yerləşir. Bu cür «elementar membranın» ümumi qalınlığı 6-10 nm-ə bərabərdir (şəkil 14).



Şəkil 14. Bioloji membranın molekulyar təşkili. 1 – zülal molekulu; 2 – fosfolipid molekulu.

Elementar membranın mühüm quruluş komponentlərindən biri də lipidlərdir. Lipid molekulunda hidrofob və hidrofil hissələr vardır. Membranda lipidlərin əmələ gətirdiyi bimolekulyar təbəqənin daxili tərəfi molekulun hidrofob hissələrindən təşkil olunur. Lipid molekulunun xaricə doğru çevrilən hidrofil hissəsi zülal molekulları ilə birləşərək membranın kənar təbəqələrini əmələ gətirir.

Elektron mikroskopunda plazmalemma və tonoplast üçtəbəqəli törəmə kimi görünür, başqa sözlə, onlardan hər biri elementar membran tiplidir. Lakin plazmalemma və tonoplast keçiriciliklərinə görə fərqlənir. Tonoplastın keçiriciliyi bir qədər zəifdir. Bu da onların quruluşu arasındaki müxtəlifliklə əlaqədardır.

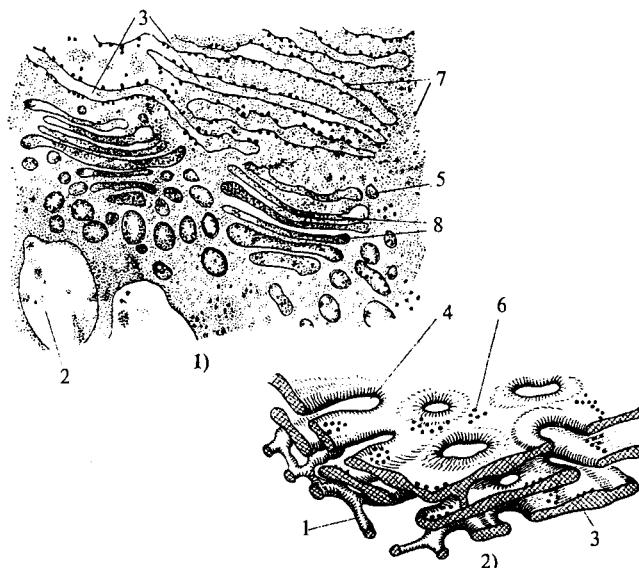
ENDOPLAZMATİK ŞƏBƏKƏ

Sitoplazma membranlarına endoplazmatik şəbəkə də aiddir. Endoplazmatik şəbəkə elementar membranla əhatə olunmuş sistemlər sistemindən ibarətdir. Endoplazmatik şəbəkənin membranları sitoplazmaya keçir.

Endoplazmatik şəbəkənin boşluğunu əmələ gətirən iki elementar membran bir-birilə elə birləşə bilir ki, aralarında boşluq qalmır, bəzən isə, boşluq daha da böyüyrək qovuqcuğa çevrilir yaxud uzanıb kanalçıqlar əmələ gətirir. Endoplazmatik şəbəkədəki membranlar nüvə membranı, bir sıra hallarda isə plazmalemma ilə əlaqədar olur. Qonşu hüceyrələr arasında mövcud olan körpüçük'lər – plazmadesmalar, endoplazmatik şəbəkənin kanalçıqlarından əmələ gəlir. En-

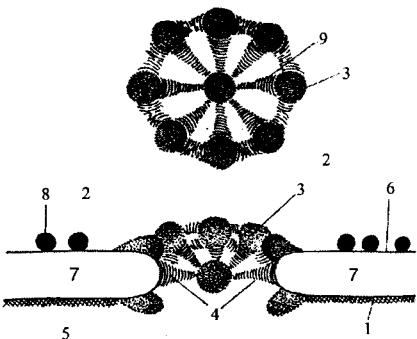
doplazmatik şəbəkənin membranları, adətən, ribosomlarla sıx örtülü olur (şəkil 15).

Endoplazmatik şəbəkə membranlarına hüceyrə nüvəsinin membranı da aid edilir. Hüceyrənin bölünməsi başa çatdıqdan sonra endoplazmatik şəbəkənin membranı nüvə ətrafında qapanaraq yeni nüvə membranını əmələ getirir, lakin endoplazmatik şəbəkə ilə əlaqəsini itirmir. Beləliklə də, nüvə membranı iki elementar membrandan təşkil olunmuş ikiqat membrandır.



Şəkil 15. Endoplazmatik şəbəkə (retikulum) və Holci aparatı. 1) qranulyar şəbəkənin sisternləri; 2) qranulyar sisternlərin və aqranulyar şəbəkənin borucuqlarının üçölcülü sxemi. 1 – aqranulyar endoplazmatik şəbəkənin borucuğu; 2 – vakuol; 3 – qranulyar endoplazmatik şəbəkənin sisterni; 4 – retikulyar sisterndəki pəncərə; 5 – Holci qovuqcuğu; 6 – polisom; 7 – ribosom; 8 – diktiosomun sisternləri.

Elektron mikroskopu altında nüvə membranında iri məsamələr görünür. Onların diametri 30-100 nm, sayıları isə təxminən bir nüvə üçün 1000-dir. Bu cəhətdən nüvə membranı digər membranlardan fərqlənir. Məsamələrin diametri kifayət qədər böyükdür, ondan makromolekullar, hətta ribosomlar da asanlıqla keçə bilir (şəkil 16).



Şəkil 16. Nüvə membranlarında məsamə kompleksinin quruluş sxemi. 1 – nüvənin daxili membrani; 2 – hialoplazma; 3 – məsamə kompleksinin qranulu; 4 – məsamənin diafraqması; 5 – nukleoplazma; 6 – nüvənin xarici membrani; 7 – membranalarası sahə; 8 – ribosomlar; 9 – məsamə kompleksinin fibrilləri.

SİTOPLAZMATİK MATRİKS (HİALOPLAZMA)

Sitoplazmatik matriks və ya hialoplazma dedikdə, hüceyrənin müəyyən özlülüyə malik, sulu, fasılısız kolloid fazası nəzərdə tutulur.

Protoplazmadakı quru maddənin 2/3 hissəsi züllələr və onların birləşmələrindən ibarətdir. Protoplazmada züləllərin çox hissəsi digər üzvi birləşmələrlə əlaqədə olur (lipoproteidlər, nukleoproteidlər, qlikoproteidlər, xromoproteidlər və s....).

Zülləllərlə yanaşı protoplazmada quru maddənin təxminən 1/5 hissəsini lipofil maddələr (lipidlər, fosfatidlər və s..) təşkil edir.

Canlı bitki hüceyrəsinin protoplazmasında suyun miqdarı orta hesabla 75-85%, vakuolda isə 98%-ə qədər ola bilər.

Bitkilərdə suyun rolu, hər şeydən əvvəl, onun fiziki-kimyəvi xüsusiyyətləri ilə təyin olunur. Suyun mühüm xassələrindən biri onun molekulunun polyarlığıdır (qütblüyüdür). Polyarlıq su molekulunda hidrogen və oksigen elektronlarının simmetrik yerləşməməsi, bununla da müsbət və mənfi yüklerin qeyri-bərabər paylanması meydana çıxır. Nəticədə su molekulu dipol əmələ gətirir.

Hidratlaşma hadisəsi – suyun müxtəlif ionlara, molekullara, kolloid mitsellərinə birləşməsi də, onun polyarlığı ilə əlaqədardır. Protoplazmanın mühüm xassələrindən olan özlülük isə bilavasitə hidratlaşmadan asılıdır.

VAKUOL

Vakuollar bitki hüceyrələrinin demək olar ki, hamısında olur. Onlar hüceyrədə boşluq kimi olub, içərisi sulu hüceyrə şirəsindən ibarətdir. Hüceyrə şirəsi, sitoplazmadan seçiciliyə malik olan vakuol membranı – tonoplast vasitəsilə təcrid olunur. Ali bitkilərin yetkin hüceyrələrinin əksəriyyəti üçün mərkəzi vakuolun olması səciyyəvidir və hüceyrə hacminin təxminən 70-90%-ni təşkil edir. Bu haldə protoplazma çox nazik təbəqə kimi, hüceyrə qılaflının yanında yerləşir və işiq mikroskopunda çox vaxt aydın görünmür. Mərkəzi vakuoldan başqa, protoplazmada da kiçik ölçülü vakuollar olur. Vakuolun daxilindəki hüceyrə şirəsi, protoplazmanın həyat fəaliyyəti nəticəsində yaranan müxtəlif maddələrin sulu məhlulundan ibarətdir (əsasən, erqastik maddələr). Kimyəvi tərkibinə görə hüceyrə şirəsi, protoplazmadan fərqlənir. Bu fərq, vakuol membranı – tonoplastın selektivliyi (seçiciliyi) ilə əlaqədardır. Canlı hüceyrələrdə hüceyrə şirəsi optik baxımdan şəffafdır və sanki daxili quruluşa malik deyildir. Lakin hüceyrə şirəsi təsbitləşdirici (fiksator) və rəngləyicilərin təsirinə məruz qaldıqda, onun müəyyən quruluşda olması aşkar edilə bilir.

Hüceyrə şirəsinin tərkibi olduqca müxtəlidir. Burada karbohidratlar (şəkərlər və polisaxaridlər), zülallar, üzvi turşular və onların duzları, aminturşuları, mineral ionları, alkolojdər, qlikozidlər, piqmentlər, tanninlər və suda həll olan digər birləşmələr rast gəlinir. Bunlardan bir çoxu erqastik maddələr qrupuna aiddir və hüceyrənin həyat fəaliyyətinin müəyyən dövründə əmələ gəlir və itə bilirlər. Hüceyrə şirəsindəki bəzi maddələr, yalnız bitki hüceyrələrində əmələ gəlir. Hüceyrə şirəsinin qatılığı və kimyəvi tərkibi, bitkinin növündən, orqanın, toxumanın tipindən və hüceyrənin funksional vəziyyətindən asılı olaraq dəyişilə bilir. Adları çəkilən maddələrdən bəziləri, müəyyən hüceyrələrdə ya heç olmur, ya da onların bir çoxu xeyli miqdarda toplanır. Hüceyrə şirəsində adətən, şəkərlərə, xüsusilə də, saxarozaya, həmçinin də, qlükoza və fruktozaya daha çox rast gəlinir. Onlar energetik və osmotik fəal maddə kimi hüceyrələrdə mühüm rol oynayırlar.

Yetişən toxumların hüceyrələri, vakuolda kolloid məhlul şəklinde çoxlu miqdarda züllələr topladıqlarından, onları zülallı vakuollar da adlandırırlar. Toxumlar quruduqda, zülalların hüceyrə şirə-

sindəki qatılığı kəskin artır və onlar möhkəm gel vəziyyətinə keçirlər.

Beləliklə də, yetişmiş toxumların dehidratlaşmış vakuolları, zülali cisim və ya aleyron dənəciyi adlanır. Qeyd etmək lazımdır ki, zülallı vakuollar təkcə toxum hüceyrələrində deyil, bitkinin digər hüceyrələrində də rast gəlinir.

Hüceyrə şirəsində, üzvi turşulardan ən çox rast gəlinəni, limon, alma, kəhraba və oksalatdır. Meyvələr yetişərkən, üzvi turşular, tənəffüs substrarı kimi istifadə olunduqlarından odur ki, meyvələrin turş dadi itir. Üzvi turşuların duzları, mineral ionlarla birlikdə hüceyrədə osmotik proseslərin tənzimlənməsində mühüm rol oynayırlar.

Hüceyrə şirəsinin tərkibinə çox hallarda aşı maddələri – tanninlər də daxil olur. Bunlar azotsuz tskilik birləşmələr (fenolların törəmələri) olub, büzücü dada malikdirlər. Bəzi bitkilərin (palid, söyüd, küknar) kök və gövdə qabığının, kal meyvələrin (fındıq) çay yarpağının və s... hüceyrələri taninnıl daha zəngin olurlar. Hüceyrələr məhv olduqda taninnıl oksidləşir və toxumlara tünd-narınçı rəng verirlər.

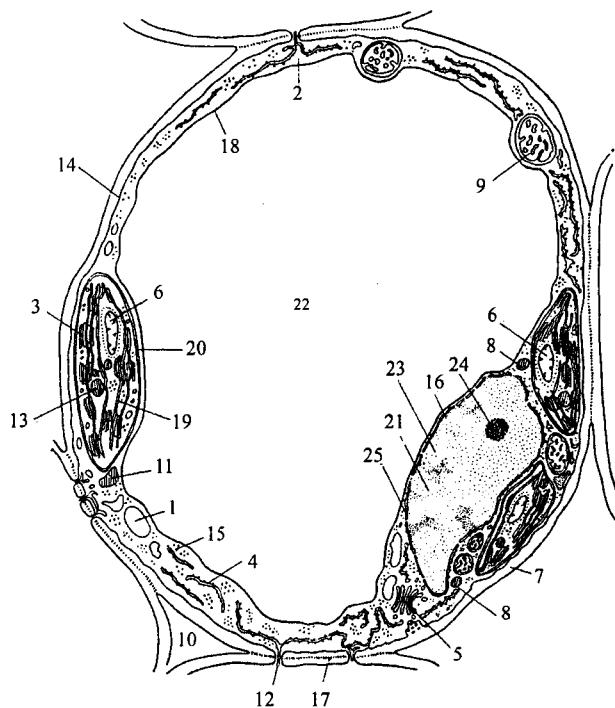
Alkaloidlər – kimyəvi baxımdan müxtəlif olub tərkibində azot olan heterotsiklik təbiətli birləşmələrdir. Onlar hüceyrə şirəsində toplandıqda acı dad verir və qələvi xassəyə malikdirlər. Hazırda 2000-dən çox alkaloid məlumdur. Bir çox bitki mənşəli zəhərlər də alkaloidlərə aiddir və müxtəlif bitkilərdə rast gəlinir. Məsələn, kofein (qəhvə toxumlarında), atropin (belladonların bütün orqanlarında), xinin (xinin ağacının qabığında), morfin, kodein (xaş-xaş meyvəsində) toplanır və bu maddələr tibbdə dərman vasitələri kimi istifadə olunurlar.

Hüceyrə şirəsində rast gəlinən maddələrdən qlikozidlər – şəkərlerin spirtlərlə, fenollarla, aldehidlər və s... ilə birləşmələrindən ibarətdir. Qlükozidlərə hüceyrə şirəsinin pigmentləri – flavonoidlər də aiddir. Flavonoidlərdən olan antosianlar hüceyrə şirəsinə qırmızı, göy və ya bənövşəyi, flavonlar isə sarı rəng verirlər. Bəzi bitkilərin çiçəklərindəki ləçəklərin sarı rəngi də onlardakı flavonlarla əlaqədardır.

Bitki hüceyrələrində vakuollar iki əsas funksiyani yerinə yetirirlər. Bunlardan biri ehtiyat maddələrin və tullantıların toplanması, digəri isə hüceyrədə turqor təzyiqinin saxlanmasıdır. Məlumdur ki,

turqor təzyiqi, bitki orqanlarının (yarpaq, gövdə) forma və vəziyyətini müəyyən edir.

Hüceyrənin mərkəzi vakuolu, böyümə və diferensiasiya prosesində embrional hüceyrələrdəki çoxlu sayda kiçik sitoplazmatik vakuolların bir-birilə birləşməsi yolu ilə əmələ gəlir. Güman edilir ki, sitoplazmatik vakuollar, qranulyar endoplazmatik şəbəkənin (retikulum) sisternlərindən (çənlərdən) yaranırlar (şəkil 17).



Şəkil 17. Yarpağın mezofil hüceyrəsinin elektron mikroskopunda görünüşü (sxematik). 1 - sitoplazmatik vakuol; 2 - hialoplazma; 3 - qranlar; 4 - endoplazmatik şəbəkənin qranulyar sistemi; 5 - diktiosom; 6 - nişasta dənəsi; 7 - hüceyrə qilafı; 8 - lipid daması; 9 - mitokondri; 10 - hüceyrəarası; 11 - mikrocisim; 12 - plazmodesma; 13 - plastoqlobul; 14 - plazmalemma; 15 - polisom; 16 - nüvə membranının məsəmə; 17 - aralıq lövhə; 18 - tonoplast; 19 - qranlararası tilakoid; 20 - chloroplast; 21 - xromatin; 22 - mərkəzi vakuol; 23 - nüvə; 24 - nüvəcik; 25 - nüvə membranı.

BİTKİ HÜCEYRƏSİNİN KONSTITUTİV VƏ ERQASTİK MADDƏLƏRİ

Hüceyrələrin müxtəlifliyindən asılı olmayaraq onların quruluş təşkilində və funksional fəaliyyətində (metabolizmdə) həmişə iştirak edən maddələri konstitutiv adlandırırlar. Bu maddələrin sintezi tənzim olunmur. Onların sintezini həyata keçirən genlərin ya repressorləri olmur və ya onlar bioloji baxımdan aktiv deyil. Konstitutiv maddələrin ən mühüm nümayəndələri bunlardır: nuklein turşuları, zülallar, karbohidratlar və lipidlər. Hüceyrə kütłəsinin çoxunun su olmasına baxmayaraq (75-85%), protoplazmanın əsas xassələrini bu birləşmələr müəyyən edir.

Nuklein turşuları yüksəkmolekullu birləşmələr olub, tərkibcə fosfor turşusunun qalığından, karbohidratlardan və həmçinin də, purin və pirimidin əsaslarından ibarətdir. Nuklein turşularının molekul çekiləri çox böyükdür (6 500 000 – 13 000 000). Nuklein turşuları iki cürdür: dezoksiribonuklein turşusu (DNT – daha düzgün DRNT) və ribonuklein turşusu (RNT). Nuklein turşuları protoplazmanın yaş kütłəsinin 1-2%-ni təşkil etmələrinə baxmayaraq, onların hüceyrələrdə rolü çox böyükdür. Belə ki, onlar hüceyrələrdə zülalların və digər maddələrin sintezi üçün zəruri olan informasiyaları saxlayır və ötürə bilirlər. Nuklein turşularından DNT xromosomlarda (nüvədə), xloroplastlarda və mitokondrilərdə, bəzi bitkilərdə (ibtidai və çılpaqtoxumlarda) sentriollarda da rast gəlindiyi halda, RNT isə hüceyrənin təxminən bütün quruluş komponentlərində olur.

Zülallar hüceyrənin bütün quruluş elementlərinin əsas komponentini təşkil edir. Digər tərəfdən fermentlər də zülal təbiətli olduqlarından onlar hüceyrənin təkcə quruluş yox, həm də funksional elementi kimi də mühüm rol oynayır. Zülallar polimer birləşmələrdən ibarətdir və onların makromolekulları aminturşularından təşkil olunmuşdur. Hüceyrənin üzvi birləşmələrinin əsas hissəsi zülalların payına düşür (10-20%). Kimyəvi baxımdan zülallar iki cürdür: sadə (proteinlər) və mürəkkəb (proteidlər). Sadə zülallardan fərqli olaraq, mürəkkəb zülallarda, nuklein, karbohidrat, lipid və s... kimi maddələr də olur.

Hüceyrənin həyat fəaliyyəti zamanı zülalların parçalanması ilə yanaşı, həm də onların sintezi də gedir. Odur ki, böyüməsi dayanmış hüceyrələrdə də quruluş elementlərinin yeniləşməsi baş verir.

Lipidlər suda həll olmayan, canlı hüceyrələrdən isə qeyri-polyar həllədicilər (xloroform, efir, benzol və s..) vasitəsilə ekstraksiya edilən üzvi maddələrdir. Orqanizmdə lipidlər aşağıdakı əsas funksiyaları yerinə yetirirlər: 1) onlar membranın quruluş komponentidir; 2) yüksək enerjili maddələrin ehtiyat halında hüceyrələrdə toplanma formasıdır; 3) yüksək enerjili maddələrin daşınma formasını təşkil edir; 4) müdafiə rolunu oynayır (ali bitkilərin yarpaqlarında və s...də). Lipidlərə aid edilən bir sıra maddələr (bəzi vitaminlər, onların sələfləri, hormonlar) yüksək bioloji fəallığa malikdir. Ali bitkilərdə olan lipidləri dörd əsas qrupa bölgürələr: A – neytral lipidlər; B – mumlar, V - qliserofosfatid və ya fitosfinqolipidlər, Q – qlikolipidlər.

Karbohidratlar hər bir hüceyrənin tərkibində ya sadə birləşmələr, ya da mürəkkəb maddələr şəklində rast gəlinir. Sadə birləşmələrə suda həll olan qlükoza, fruktoza, saxaroza aid edilir. Mürəkkəb karbohidratlara isə suda ya həll olmayan və ya zəif həll olan birləşmələr - polisaxaridlər (selluloza, nişasta) aid edilir. Digər maddələrlə birləşməklə karbohidratlar, DNT, RNT, qlükozidlərin, qlikoproteinlərin əmələ gəlməsində mühüm rol oynayır.

Qeyd etmək lazımdır ki, bitki hüceyrələrində karbohidratların tərkibi heyvan hüceyrələrininkindən daha çox müxtəlifliyə malikdir. Hər bir hüceyrə özü üçün lazım olan nuklein turşularını, zülalları, lipidləri, karbohidratları və s... maddələri sintez edir. Bu maddələr başqa hüceyrələrdən alınmir.

Canlı hüceyrələrdə metabolik proseslərin getməsi üçün əsas enerji mənbəyi ATP hesab olunur. Bundan başqa, hüceyrələrdə konstitutiv maddələrdən hesab edilən müxtəlif qeyri-üzvi ionlar (K^+ , Cl^- , Na^+ , Ca^{2+} və s...) mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Bunlar hüceyrələrdə osmotik təzyiqin tənzimlənməsində, fermentlərin aktivliyinin təmin olunmasında rol oynayırlar. Bitki hüceyrələrindəki duzların qatılığı, onların mühitdəki qatılığından xeyli fərqlənir. Bu cür fərq ayrı-ayrı hüceyrələr arasında da nəzərə çarpır.

Qeyd etmək lazımdır ki, bitki hüceyrələrində plastidlərdən (yaşıl xloroplastlar, narıncı və ya sarı xromoplastlar) başqa qalan quruluş komponentləri rəngsizdir.

Bitki hüceyrələrində metabolik proseslərdə müvəqqəti iştirak etməyən və ya hüceyrələrdə ehtiyat halında toplanan maddələri ümumi adla – erqastik maddələr adlandırırlar. Erqastik maddələr, hüceyrənin müxtəlif quruluş elementlərində lokal qatılığa malik olurlar. Belə ki onlar hialoplazmada, orqanoid və orqanellalarda, bəzən isə qılfadə da rast gəlinir. Maddələrin yüksək qatılıqda və metabolizmdən çıxması nəticəsində onlar, çox hallarda çöküntü və ya amorf kristallar şəklində toplanırlar. Belə maddələri bərk və ya maye halında mikroskop altında da müşahidə etmək mümkündür.

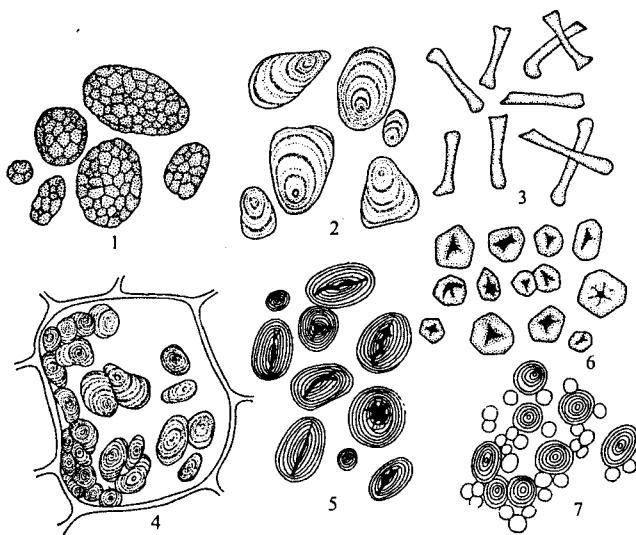
Ehtiyat halında olan erqastik maddələrə nişasta dənələrini, lipid damlaşmasını və zülal çöküntülərini aid edirlər. Metabolik proseslərin son məhsulu kimi erqastik maddələrə bəzi birləşmələrin kristalları da aid ola bilər.

Bitki hüceyrələrində ən geniş yayılmış ehtiyat qida maddələrinin dənələridir. Kimyəvi baxımdan nişasta polisaxarididir və sellülozaya oxşayır. Nişasta da sellüloza kimi, yüzlərlə qlükoz qaliğindən təşkil olunmuşdur. Nişasta nəinki bitki hüceyrələrində əsas ehtiyat qida maddəsidir. O, həm də, insanların və otlayan heyvanların da qidasının tərkib hissəsidir.

Nişasta dənələri leykoplastların törədici mərkəzlər adlandırılan sahələrində formalaşmağa başlayır. Törədici mərkəzin ətrafında aradılçıl şəkildə yeni nişasta təbəqələri yaranır və mikroskop altında bu təbəqələr aydın görünür.

Amiloplastlarda nişasta dənələrinin forması, ölçüləri və miqdarı bitkinin növü üçün spesifikdir. Nişasta dənələri unun əsas kütləsini təşkil etdiyindən, odur ki, unun hansı növ bitkidən alındığını və ya onun tərkibində digər bitkilərə xas olan un qarışığını müəyyənləşdirmək olar.

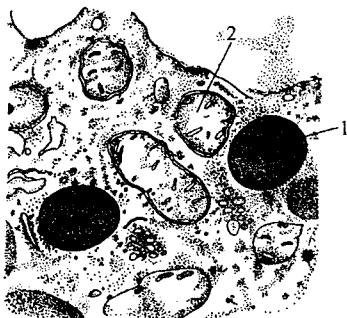
Nişasta dənələri sadə və mürəkkəb quruluşda ola bilir. Amiloplastlarda çox sayıda nişasta dənələri birlikdə mürəkkəb quruluşu yaradır (şəkil 18). Nişasta dənələrinin ən böyükü kartof yumrularında (100 mkm), ən kiçiyi isə buğda və darida (2-9 mkm) rast gəlinir.



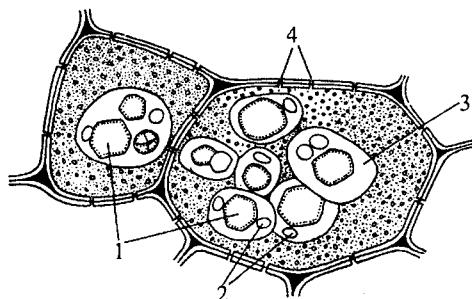
Şəkil 18. Nişasta dənələri. 1 – vələmirdə mürəkkəb quruluş; 2 – kartofda; 3 – südləyəndə; 4 – ətirşahda; 5 – lobyada; 6 – qarğıdalıda; 7 – buğdada.

Bitki hüceyrələrində erqastik maddələrdən biri də lipid damlalarıdır. Bu maddələrlə bitkilərin toxumları və meyvələri daha zəngin olur. Bəzi bitkilərin (günəbaxan, pambıq çiyidi, araxis) toxumlarında yaşıq miqdarı quru kütlənin təxminən 40%-ə qədərini təşkil edir. Lipid damlaları bir qayda olaraq hialoplazmada toplanır və sub-mikroskopik sferik cisim kimi görünür. İşıq mikroskopunda lipid damlaları çox güclü işıqsındırma qabiliyyətinə malik olurlar və onları formalarına görə bəzən sferosomlar da adlandırırlar (Şəkil 19).

Hüceyrənin müxtəlif quruluş elementlərində rast gəlinən erqastik maddələrdən biri də amorf və ya kristalik şəkildə çöküntü əmələ gətirən zülallardır. Bitki hüceyrələrində zülal kristalllarının ölçüləri bəzən 8-12 mkm-ə çatır. Bitkilərin bütün hüceyrələrində əmələ gelmələrinə baxmayaraq, zülal kristalları, quru toxumların ehtiyat hüceyrələrində aleyron dənələri - zülal cismi şəklində daha çox toplanırlar (Şəkil 20).



Şəkil 19. Elektron mikroskopu altında lipid daması (1) və mitoxondrilərin (2) quruluş sxemi.



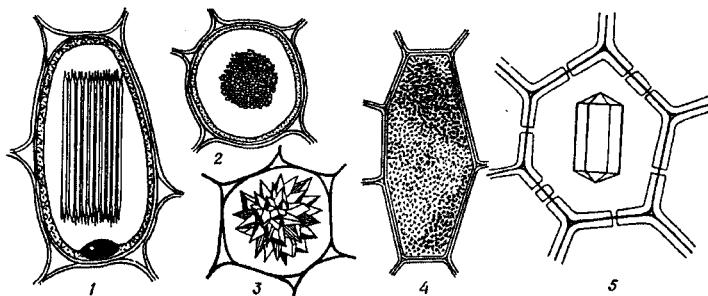
Şəkil 20. Zülal cismi (aleyron dənələri). 1 – zülal kristalları; 2 – qloboidlər; 3 – zülal cismi matriksinin amorf zülalları; 4 – hüceyrə qılıfının məsamələri.

Sükunətdə olan toxumlarda zülalların miqdarı quru maddənin 25%-ə bərabər olur və əsas etibarilə, zülal cismində (aleyron dənəsində) toplanır. Toxumlar cücərən zaman zülal cismi şisir və ondakı maddələr parçalanmağa məruz qalır. Nəticədə zülal cismi tipik vakuola çevrilir. Belə vakuollar bir-birilə birləşərək mərkəzi vakuolu əmələ getirir.

Ehtiyat zülallar toxumun inkişafı zamanı ribosomlarda sintez olunur və vakuolda toplanır. Toxum yetişdikdə susuzlaşma nəticəsində zülallı vakuollar quruyur və oradakı zülallar çöküntü halında yiğilir. Beləliklə də, yetişmiş və quru toxumlarda zülallı vakuollar aleyron dənələrinə çevrilirlər.

Bitki hüceyrələrində kalsium – oksalat kristallarına da tez-tez rast gəlinir. Belə kristallar yalnız vakuolda olur və onların formaları müxtəlifdir (Şəkil 21). Bunlar – rombedrik tək, oktaedrik və

uzunsov formalı kristallardır. Digərləri – kürəvari törəmələr – druzlar, iynəvari – rafidlər və ya kristalik qum şəklində nəzərə çarpırlar. Kristalların ən çox rast gəlinəni druzlardır.



Şəkil 21. Hüceyrələrdə kalsium-oksalat kristallarının formaları. 1, 2 – rafidlər (1-yandan, 2-eninə kəsikdə); 3 – druzlar; 4 – kristalik qum (kartofda); 5 – tək kristal.

Heyvanlardan fərqli olaraq, bitkilərin inkişaf etmiş ifrazat orqanları yoxdur. Odur ki, metabolik proseslərin son məhsullarından biri kimi oksalat kristalları bütövlükdə toxumalarda toplanır. Belə toxuma və ya orqanlar müntəzəm olaraq bitkilər tərəfindən atılır (yarpaqlar, qabıq və s...). Son vaxtlar müəyyən edilmişdir ki, kristallar hüceyrənin vakuolundan tədricən itirlər.

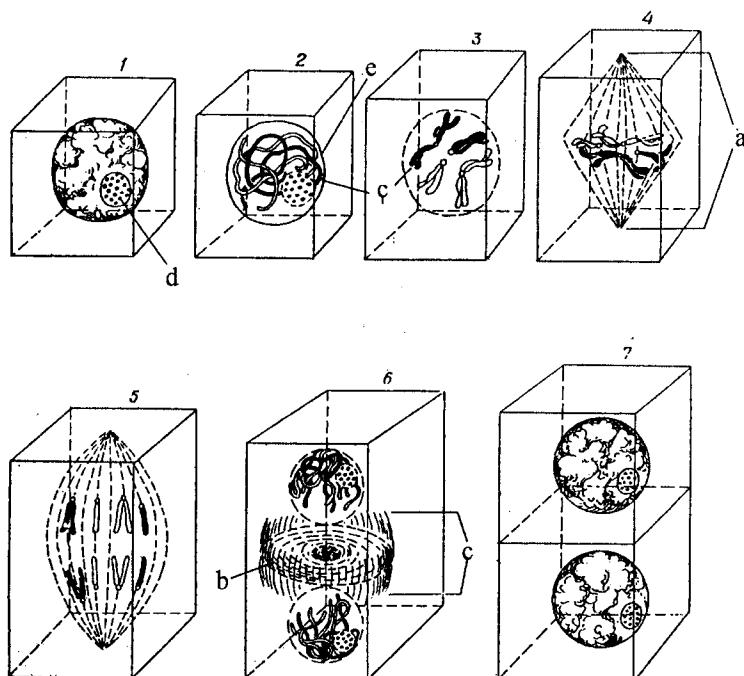
HÜCEYRƏNİN BÖLÜNMƏSİ (MİTOZ VƏ MEYOZ)

Hüceyrənin nüvəsi nə hansısa başqa organoid və ya organelladan əmələ gəlir, nə də, bilavasitə sitoplazmada yaranır. Yeni nüvənin əmələ gəlməsi həmişə mövcud nüvənin bölünməsi nəticəsində baş verir. Nüvənin bölünməsi sadə şəkildə deyil, bir sıra mürəkkəb və ardıcıl proseslərlə əlaqədardır. Bu proseslər hesabına hüceyrənin ırsiyyət daşıyıcısı və vahidi olan xromosomların sayı, formaları və ölçüləri, yeni əmələ gəlmiş hüceyrələrdə sabit şəkildə qalır. Hüceyrələrin bölünməsi iki yolla həyata keçir: mitoz və meyoz.

Mitoz – hüceyrənin bölünməsinin universal forması olub, ümumi cəhətdən bitki və heyvanlarda oxşardır. Adətən mitozda 4 faza nəzərə çarpır: profaza, metafaza, anafaza və telofaza (şəkil 22).

Profazada hüceyrənin nüvəsində xromosomlar aydın görünməyə başlayır. Onlar əvvəlcə bir-birinə dolaşmış saplardan ibarət

yumaq kimi olurlar. Sonra xromosom sapları qısalır və nizamlı quruluşda təzahür edir. Profazanın sonunda nüvəcik itir, nüvənin membranı isə qısa sisternlər (çənlər) şəklində düşürlər. Bunun nəticəsində nukleoplazma (nüvə plazması) hüceyrənin hialoplazması ilə qarışır, nüvədə nuklein turşularının sintezi dayanır. Hialoplazmada nüvənin iki qütbündə nüvə və ya qütb başçıqları meydana çıxır. Bu başçıqlar fibriliyar quruluşda olub, nüvənin mərkəzinə doğru böyüyürler.



Şəkil 22. Hüceyrədə mitoz və sitokinezin sxemi. 1 – interfaza; 2, 3 – profaza; 4 – metafaza; 5 – anafaza; 6 – telofaza və hüceyrə lövhəsinin əmələ gəlməsi; 7 – sitokinezin başa çatması. a – mitotik vətər; b – hüceyrə lövhəsi; c – fraqmoplast lifi; ç – xromosomlar; d – nüvəcik; e – nüvə membranı.

Metafazada xromosomlar tamamilə ayrılır və nüvənin qütbləri arasında bir müstəvidə – ekvatorial lövhədə (müstəvidə) toplanırlar. Diffuziya oluna bilən xromatinin, daha yiğcam formaya – metafaz xromosomlara çevrilməsi, nüvənin genetik materialının daha çox daşınmasına imkan ki, bu da həmin materialın yenicə yaranmış embrional hüceyrə nüvələrində asanlıqla paylanması şərait

yaratdır. İşiq mikroskopu altında xromosomlar müxtəlif uzunluqda olan saplar kimi görünür. Ekvatorial lövhədə (müstəvidə) hər bir xromosomun forması və ölçüsü müxtəlifdir və bitkinin növünə müvafiqdir. Metafazada hər bir növ bitkinin ekvatorial müstəvisindəki xromosomları saymaqla, əmin ola bilərik ki, onların sayı sabitdir. Məsələn, qarğıdalıda – 20, yumşaq bugdada – 42, soğanda – 16 və s... Xromosomlar vətərlərə – sentromer və ya kinetoxromlara malikdir. Bu sentromerlərdə (kinetoxromlarda) kiçik qranullar (dənəciklər) yerləşir. Metafazada hər bir xromosomun xromatidləri bir-birindən ayrıılır, lakin aralarındakı əlaqə yalnız sentromer sahədə saxlanılır. Qütblərdən çıxan saplar ekvatorial müstəvidən keçirlər. Onlardan bəziləri xromosomun sentromerlərinə birləşir. Sapların hamısı birlikdə mitotik vətər adlanır.

Anafazada sentromerlər bölünür və hər bir xromosom iki xromatidə ayrılır ki, bunlar da vətər sapları vasitəsilə nüvənin qütblərinə doğru çəkilirlər.

Telofazada yenice yaranmış xromosomlar hüceyrənin qütblərinə çatır.

Telofaza sanki profazanın tərsidir. Burada vətərlər itir, qütblərdə qruplaşan xromosomlar şisir və uzanırlar. Onlar işçi vəziyyətə – xromatin formasına düşürlər. Nüvəciyin əmələ gəlməsi yanaşı, həm də sitoplazma hər bir yenice yaranmış nüvənin ətrafında məsaməli elementar membrani əmələ gətirir.

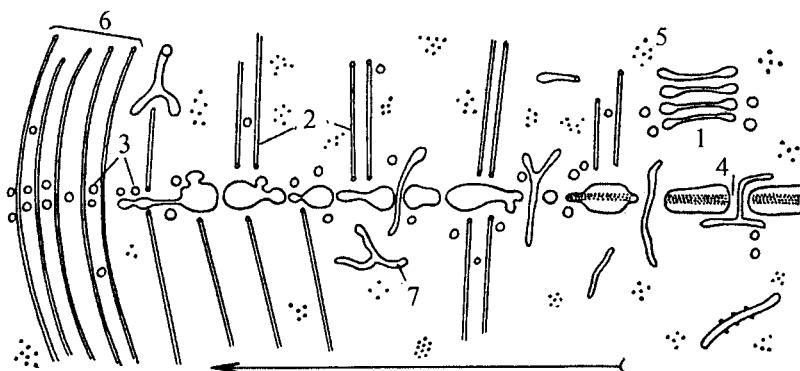
Telofaza ilə profaza arasında əsas fərq ondadır ki, telofazada yenice yaranmış xromosomlar yalnız bir xromatiddən ibarət olur. Buna görə də, onlarda DNT-nin miqdarı iki dəfə azalır. Xromosomların ikinci yarısının əmələ gəlməsi nüvənin interfazasında DNT-nin reduplikasiyası (ikiləşməsi) sayəsində həyata keçirilir.

Mitoz prosesi 1-2 saatə başa çatır. Beləliklə, mitoz və interfaza nəticəsində hüceyrələr, bərabər genetik (irsiyət) informasiya ala bilir və sayca, ölçü və formalarına görə, ana hüceyrədəki xromosumlara identik (oxşar) olan genetik materiala malik olurlar.

Sitokinez mitozdan sonra hüceyrənin bölünməsidir. Sitokinez zamanı telofazada əmələ gələn nüvələr arasında ekvatorial müstəvidə arakəsmə yaranmağa başlayır. Bu cür arakəsmə hüceyrə lövhəsi (müstəvisi) adlanır. Hüceyrə lövhəsindən qabaq telofazada bir-birinə paralel çoxlu miqdarda liflər meydana çıxır. Bu liflər bütövlükdə fraqmoplast adlanır. Vətər sapları kimi fraqmoplast lifləri də mikroborucuq qruplarından əmələ gəlir. Fraqmoplastın

mərkəzində ekvatorial müstəvidə Holci qovuqcuqları toplanır. Bunnar isə bir-birilə birləşib hüceyrə lövhəsini, qovuqcuqların membranı isə plazmalemmanı törədir.

Hüceyrə lövhəsi disk şəklində olub, mərkəzdənqaçma istiqamətində böyütür. Belə böyümə Holci qovuqcuqları vasitəsilə polisaxaridlərin daxil omlası yolu ilə həyata keçirilir (şəkil 23). Böyükən lövhə fraqmoplast liflərini aralayır və lövhənin kənarında çelləyəbənzər formanı əmələ gətirir. Nəhayət yeni əmələ gələn hüceyrələr interfa zada yetkin hüceyrənin ölçülərinə çatır.



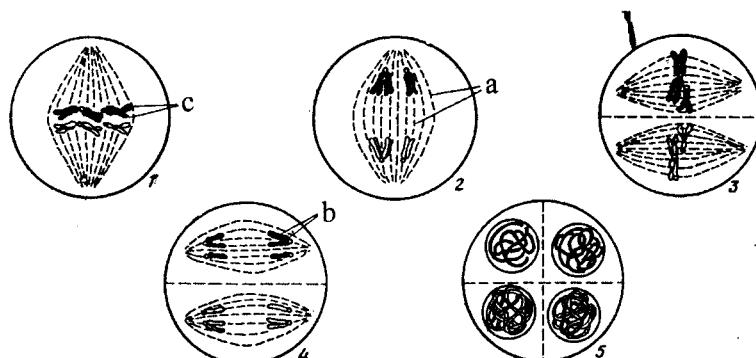
Şəkil 23. Kök hüceyrələrində formalaşan hüceyrə lövhəsinin kənar sahəsi. 1 – diktiyosom; 2 - mikroborucuqlar; 3 – Holci qovuqcuqları; 4 – plazmodesma; 5 – polisom; 6 – fraqmoplastin mikroborucuqları; 7 – endoplazmatik şəbəkənin elementi. Hüceyrə lövhəsinin formalaşma istiqaməti oxla göstərilmişdir.

Meyoz mayalanma prosesində iki cinsiyyət hüceyrələrin nüvələrinin bir-birinə qarışması nütəicəsində xromosomların miqdarı iki dəfə artır. Bu halda mayalanmış yumurta hüceyrəsi ikiqat (diploid) xromosom yığınına malik olur. Xromosomların bir yarısı dişi cinsiyyət hüceyrəsindən, digər yarısı isə erkək xromosom, özünün oxşarına malikdir (homoloji xromosomlar). Cinsiyyətli proses, nəsil-dən-nəslə baş verdiyindən xromosomların sayı getdikcə çoxalmalıdır. Lakin, bu cür artım nəzərə çarpır, ona görə ki, cinsiyyətli çoxalma zamanı xromosomların miqdarı meyoz (reduksiya) prosesində azalır.

Meyoz mahiyyətinə görə bir-birinin ardınca baş verən birinci və ikinci meyotik bölünmə adlandırılan proseslərdən ibarətdir. Onlardan hər birində mitozdakı kimi 4 mərhələni (profaza, metafaza, anafaza və telofaza) aşkar etmək mümkündür (şəkil 24).

Meyozda profaza mitozdakına nisbətən daha uzun çəkir. Metafazada homoloji xromosomlar ekvatorial müstəvidə (lövhədə) bir-qat yox, ikiqat yerləşirlər. Bu zaman qoşa xromosomların bəzi sahələri bir-birilə əvəz oluna bilir.

Anafazada bölünmə vətəri əmələ gəldikdə hər cütün homoloji xromosomları hüceyrənin qütblərinə doğru çekilir, lakin onların xromatidləri uzununa boyunca bir-birindən ayrılmır. Odur ki telofazada qütblərin hər birində xromosomların sayı iki dəfə azalır.



Şəkil 24. Hüceyrədə meyozun sxemi. 1 – metafaza I; 2 – anafaza I; 3 – metafaza II; 4 – anafaza II; 5 – telofaza II; a – mitotik vətər; b – bir xromatidli xromosom; c – iki xromatidli xromosom.

Telofaza qurtaran kimi dərhal yenice yaranmış hər iki haploid nüvələrdə eyni vaxtda reduksion blünmənin ikinci dövrü başlayır. Bu dövr xromosomların xromatidlərə çevrilməsi ilə baş verən adı mitozdan ibarətdir. Meyoz, mitoz və onların ardınca gələn sitokinez nəticəsində 4 yeni haploid hüceyrə əmələ gəlir. Bu hüceyrələr bir-birilə əlaqəli olub tetrada yaradırlar və meyozla mitoz arasında interfaza, həmçinin də DNT-nin ikişəməsi (reduplikasiyası) baş vermir. Mayalanma zamanı xromosomların diploid yiğimi bərpa olunur.

BİTKİ HÜCEYRƏLƏRİ VƏ TOXUMALARININ MÜXTƏLİFLİYİ

Bitkilərdə toxumalar ən azı üç sistemdən ibarətdir.

- 1) Əsas toxumalar sistemi
- 2) Ötürücü toxumalar sistemi
- 3) Örtücü toxumalar sistemi

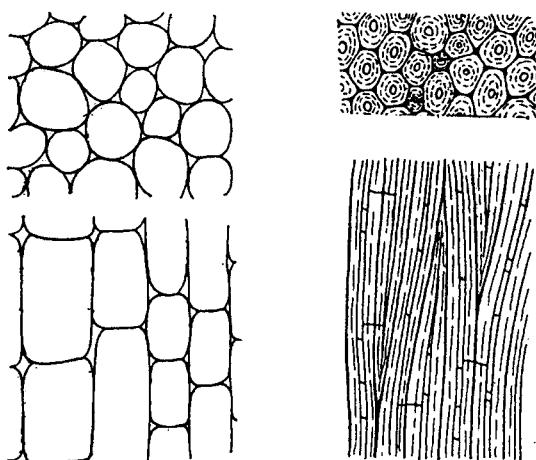
Əsas toxumalar sistemi parenximalardan (ən geniş yayılmış toxuma), kollenximalardan və sklerenximalardan təşkil olunmuşdur (şəkil 25).

Ötürücü toxumalar ksilema və floemadan əmələ gəlirlər.

Örtücü toxumalar isə epiderma və peridermadan ibarətdir.

Toxumalar quruluş və funksional baxımdan xüsusişmiş hüceyrələr qrupu kimi qəbul edilə bilər.

Parenxima, kollenxima və sklerenxima sadə toxumalar olub bir tip hüceyrələrdən əmələ gəlirlər.



Şəkil 25. Parenxim (solda) və provenxim (sağda) hüceyrələr en kəsiyində (solda) və uzununa kəsikdə (sağda).

Ksilema, floema və epiderma mürəkkəb toxumalardır, onlar bir və ya bir neçə tip hüceyrələrdən ibarət olurlar.

Parenxim hüceyrələri parenxima toxumalarını əmələ gətirir. Bu toxumalar isə digər tip toxumaların sələfi hesab olunur. Parenxim hüceyrələr bitki gövdəsinin qabığında və kökündə, gövdənin özəyində, yarpaqların mezofilində və meyvələrin lətində bütöv kütlə şəklində rast gəlinir. Bundan başqa bu hüceyrələr ilkin və ikinci ötürücü toxumalarda şaquli vətərləri, ikinci ötürücü toxumalarda isə horizontal vətərləri (şüaları) əmələ gətirir. Adətən yetkin vəziyyətdə canlı olan parenxim hüceyrələr bölünməyə qabil olur və bir qayda olaraq, ilkin təbəqəni (qılıfı) yaradır, bəzən ikinci təbəqəyə də malik olur.

Parenxim hüceyrələr bölünmə qabiliyyətinə malik olduqlarından regenerasiya və zədələnmiş yerlərin sağalmasında mühüm rol oynayırlar. Məhz bu tip hüceyrələr gövdə qələmlərində əlavə köklərə başlanğıc verirlər. Parenxim hüceyrələr fotosintezdə, ehtiyat maddələrin və ifrazların, bir sözlə, canlı protoplazmanın iştirakı ilə gedən proseslərdə iştirak edirlər. Bundan başqa parenxim hüceyrələr suyun və qida maddələrinin bitkidi hərəkətində də müəyyən rol oynayırlar.

Parenxim hüceyrələr adətən müxtəlis poliedrik (çoxtərəfli) formada olur. Hüceyrə qılafinin birinci və ya, bəzən də, ikinci qılafin (təbəqənin) formallaşmasında, liqninləşməsində, suberinləşməsində və ya kutinləşməsində iştirak edən və yetkin halda canlılığını saxlayan hüceyrələrdir.

Ötürücü hüceyrələr xüsusi tip parenxim hüceyrələr olub, hüceyrə qılafinin səciyyəvi qabarması sayəsində plazmatik membranın səthini kəskin şəkildə artırırlar. Belə hüceyrələri ötürücü adlandırırlar və onlar həll olmuş maddələrin yaxın məsafələrə daşınmasında mühüm rol oynayırlar. Bu hüceyrələrin bitkinin müxtəlis orqanlarında varlığı çoxdan məlum olsa da, onların bitkinin hər yerində geniş yayılması faktı sonralar aydınlaşdırıldı. Aşkar edildi ki, bu hüceyrələr bitki orqanlarında oxşar funksiyaları həyata keçirirlər. Ötürücü hüceyrələr bir çox ikiləpəli otvari bitkilərin yarpaqlarının və ləpələrinin kiçik damarlarının floema və ksileması ilə əlaqədar olurlar. Bundan başqa ötürücü hüceyrələrə reproduktiv və vəzili (nektarlıqlar, duz vəziləri, ateyən bitkilərin vəziləri) quruluşlarda da rast gəlinir. Bu yerlərdən hər biri həll olmuş maddələrin yaxın məsafələrə intensiv daşındığı potensial yerlər hesab olunur.

Kollenxim kollenxim hüceyrələrdən ibarət olan toxumalardır və yetkin halda canlıdırlar. Adətən o, gövdə və yarpaq saplaşında epidermanın altında ayrı-ayrı fasiolsız silindr və ya yük kimi yerləşir, həmçinin də ikiləpəlilərin yarpaqlarında damarları haşıyələndirir. Bir qayda olaraq uzunsov kollenxim hüceyrələr qeyri-bərabər qalınlaşan liqninləşməyən ilkin qılafa malik olurlar ki, bu da onların cavan, böyükən orqanların möhkəmliyinin təmin olunması üçün mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Kollenxim hüceyrələr asanlıqla uzana bildiklərindən bitkidi yerləşdikləri hissənin uzanmasına praktiki mane olmurlar. Bundan başqa yetkin kollenxim hüceyrələr canlı olduqlarından orqanların uzununa böyüməsi ilə paralel elastiki qalın qılafin əmələ gəlməsinə də səbəb olurlar.

Sklerenxim sklerenxim hüceyrələrdən təşkil olunan toxumadır və bitkinin hər yerində ilkin və ikinci quruluşun əmələ gəlməsində iştirak edirlər. Bu hüceyrələrdə yetkin halda çox vaxt protoplazma olmur. Toxumanın və hüceyrələrin adı yunanca skleros («bərk») sözündən götürülmüşdür və sklerenxim hüceyrələrin əsas əlaməti onlarda qalın – çox halda liqninləşmiş ikinci qılaflın olmasıdır. Bunuñ sayəsində sklerenxim hüceyrələr bitkilərdə böyüməni başa çatdırın hissələrə möhkəmlik verən və dayaq rolunu oynayan mühüm element sayılır.

Sklerenxim hüceyrələr iki cürdür: lif və sklereidlər. Liflər adətən, uzun, nazik hüceyrələr olub, dəstə halında toplanırlar. Sklereidlər forma etibarilə müxtəlifdir və çox hallarda şaxələnlərlər, amma lif hüceyrələrinə nisbətən qısadırlar. Onlar tək-tək və ya qrup halında əsas toxumalarda da rast gəlinir. Bu hüceyrələr toxumun dəriciyini, çeyirdəyi, quru meyvələrin qabığını, armudun lətli hissəsində daşlaşma və s... əmələ gətirirlər.

Ksilema borulu bitkilərdə əsas sudaşıyıcı toxumadır. Bu toxumalar mineral maddələrin daşınmasında və qida maddələrinin ehtiyat halda toplanmasında, həmçinin dayaq funksiyasında da iştirak edirlər. Floema ilə birlikdə ksilema bitkilərdə ötürücü toxumaların fasılısız sistemini əmələ gətirir. Mənşeyinə görə ksilema birinci və ikinci olmaqla iki formada olur. Birinci ksilema prokambidən, ikinci isə kambidən yaranır.

Ksilemanın əsas ötürücü hüceyrələri iki tip traxeal elementlərdən - traxeidlərdən və boru bugumlarından ibarətdir. Hər iki tip hüceyrələr dərtilmiş şəkildədir və yetkin halda protoplazmadan məhrumdurular, həm də, onların ikinci qılaflarında məsamələr vardır. Bundan başqa boruların bugumlarında perforasiyalar (deşiklər) olur. Traxeidlər boru bugumlarına nisbətən daha sadə (ibtidai) və zəif ixtisaslaşmış hüceyrələrdir. Həm traxeidlər, həm də boru bugumları yetkin halda ölü hüceyrələrdir və onların birinci və ikinci hüceyrə qılafları liqninləşmişdir.

Floema borulu bitkilərdə qida maddələrini ötürən əsas toxuma olub, birinci və ikinci mənşeyə malikdir. Birinci ksilemada olduğu kimi birinci floema da (protofloema) bəzən dərtlilər və orqanın uzanması zamanı dağılır.

Floemanın əsas ötürücü hüceyrələri iki tip - ələkvəri element - ələkvəri hüceyrələr və ələkvəri boruların bugumlarından ibarətdir. Ələkvəri hüceyrələr ələkvəri bugumlarına nisbətən daha sadədir.

Sporlu borulu bitkilərin eksəriyyətində və çılpaqtoxumlarda qida maddələrini daşıyan hüceyrələr yalnız ələkvəri hüceyrələrdir. Örtülütoxumlarda isə ancaq ələkvəri boruların buğumları iştirak edir. Çılpaqtoxumluların ələkvəri hüceyrələri adətən ixtisaslaşmış parenximlərdən, albuminli (zülallı) hüceyrələrdən ibarət olur. Onların funksiyası peyk-hüceyrələrindəki kimidir.

Epiderma bitki orqanizminin xarici təbəqəsinin hüceyrələri olub, yarpaqların, çiçəklərin, meyvə və toxumların, həmçinin də, ikinci qalınlaşmaya məruz qalmayan kök və gövdənin örtücü toxumalarını əmələ gətirir. Epidermal hüceyrələr quruluş və funksiyalarına görə olduqca müxtəlisidirlər: ağızçıq və trikomalar. Ağızçıqlar özləri də iki aypara və ya qapayıcı hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Trikomalar da müxtəlidir. Bunlardan bəziləri kökün sorucu tellərini, digərləri, tükcükləri (həm də vəzili tükcükləri) əmələ gətirir.

Periderma bu toxumalar kök və gövdənin ikinci böyüməsi (qalınlaşması) zamanı adətən epidermanı əvəz edir. Periderma əsas etibarilə müdafiə rolunu oynayan, yetkin halda ölü və güclü suberinmiş qılaflı mantar toxumasından (fellema), mantar kambisindən (fellegendən) və canlı parenxim toxuma – felledermadan ibarətdir.

Bitki toxumaları və onları əmələ gətirən hüceyrə tipləri haqqında ümumi məlumatlar aşağıdakı 1-ci və 2-ci cədvəllərdə verilmişdir.

Cədvəl 1.

Bitki toxumaları və onları əmələ gətirən hüceyrə tipləri

| Toxuma | Hüceyrə tipləri |
|-------------|--|
| Epiderma | Əsasən parenxim: qapayıcı hüceyrələr və trikomalar, sklerenxim hüceyrələr |
| Periderma | Əsasən parenxim: sklerenxim hüceyrələr |
| Ksilema | Traxeidlər: boru buğumları, sklerenxim, parenxim |
| Floema | Ələkvəri hüceyrələr və ya ələkvəri boruların buğumları, albuminli (zülallı) hüceyrələr və ya peyk-hüceyrələr; parenxim, sklerenxim |
| Parenxima | Parenxim |
| Kollenxima | Kollenxim |
| Sklerenxima | Lif və ya sklereidlər |

Hüceyrə tiplərinin ümumi xarakteristikası

| Hüceyrə tipləri | Əlamətləri | Yerləşməsi (lokalizasiyası) | Funksiyası |
|-----------------|--|---|--|
| Parenxim | Forma adətən poliedrik (çoxtərəfli) müxtəlifdir. Hüceyrə qılaşı: ilkin və ya ilkin və ikincili, bəzən liqniňleşmiş, suberinləşmiş və ya kutinləşmiş, canlıdır. | Bitkinin hər yerdə qabıq toxumasının parenximi şəklində özəkdə və özək şüalarında, ksilema və floemada | Tənəffüs, maddələrin parçalanması, fotosintez, ehtiyatların toplanması, maddələrin ötürülməsi, zədələrin sağalması və regenerasiya |
| Kollenxim | Uzanmış formada. Hüceyrə qılaşı qeyribərabər qalınlaşdır, liqniňleşməyib, yalnız ilkindir. Yetkin halda canlıdır. | Kənarlardada (epidermanın altında) cavan uzanan gövdələrdə; çox hallarda toxuma silindri və ya ayrıca sahələr, bəzi yarpaqların damarı boyunca vətərlərdə | Bitkilərdə ilkin quруluşda dayaq |
| Lif | Forma adətən çox uzundur. Hüceyrə qılaşı ilkin və qalınlaşmış ikincili (çox halda liqniňleşmiş) çox vaxt (həmişə yox) yetkin halda ölüdürlər. | Bəzən gövdənin qabığında çox hallarda ksilema və floema ilə əlavə qadardırlar. Bir-ləpəlilərin yarpaqlarında | Dayaq |
| Skleroidlər | Forma müxtəlifdir, adətən liflərdən qıсадır. Hüceyrə qılaşı: ilkin və qalınlaşmış ikincili adətən, liqniňleşmişlər. Yetkin halda canlı və ya ölüdürlər | Bitkinin hər yerdə | Mexaniki müdafiə |
| Traxeidlər | Uzunsov forma. Ucu çapındır. Hüceyrə qılaşı: ilkin və ikincili, liqniňleşmişdir, məsaməlidir, amma perforasiyalı (deşikli) deyil. Yetkin halda ölüdürlər. | Ksilema | Çılpaqtoksumlu və sporlu borulu bitkilərdə əsas su elementidir. Örtülütoxumlarda da rast gəlinir |

| | | | |
|--------------------------------|---|---------|--|
| Boru bugumlari | Uzunsov formalı (adətən traxeidlərdən qıсадırlar); hüceyrə qılfı: ilkin və ikincili, liqninləşmişdir. Məsaməli və perforasiyalıdır. Qısa borular bugumları ilə birləşərək uzun boru əmələ gətirirlər. Yetkin halda ölüdürler | Ksilema | Örtülütoxumlarda əsas ötürücü elementdir |
| Əlekvari hüceyrələr | Uzunsov formadadır, ucları çapinədir. Hüceyrə qılfı əksəriyyət növlərdə birincidir və əlekvari sahələr vardır; çox hallarda hüceyrə qılfında və əlekvari sahənin kanalçıqlarında kalloza iştirak edir. Vakuol və sitoplazma arasındada sərhəd yoxdur | Floema | Çılpaqtoxumlarda və sporlu borulu bitkilərdə qida maddələrini ötürən əsas elementlərdir. |
| Albuminli (zülalli) hüceyrələr | Forması, adətən, uzunsovudur. Hüceyrə qılfı birinci. Yetkin halda canlıdır; əlekvari hüceyrələri müşayiət edirlər. Lakin ümumi bir ana hüceyrədən əmələ gəlmirlər. Əlekvari hüceyrələrlə çoxlu plazmadesmal əlaqələri vardır | Floema | Mikroskopda görünür, əlekvari hüceyrələrdə olur və onlar vasitəsilə qida maddələrinin nəqlində iştirak edirlər |
| Əlekvari boruların bugumlari | Uzunsov formalıdır. Hüceyrə qılfı, birinci olub, əlekvari sahələrdədir və hüceyrənin ucunda yan divarlarına nisbətən daha iri kanalçıqlar vardır. Burada onlar əlekvari lövhələr adlanır. Hüceyrə qılfı və əlekvari sahələrin kanalçıqları ilə çox vaxt | Floema | Örtülütoxumlarda qida maddələrini ötürən əsas elementlərdir |

| | | | |
|------------------|--|--------|--|
| | kalloza əlaqədar olur. Yetkin halda nüvəsiz və ya onun qılaşığı ilə canlıdır, iki ləpəlilərdə və bəzi birləpəlilərdə F – zülal vardır. Bir neçə bugumlar ucları ilə birləşərək uzun ələkvəri borular əmələ gətirir. | | |
| Peyk hücey-rələr | Forması müxtəlidir, adəton uzunsovudur. Hüceyrə qılaşğı birincidir. Yetkin halda canlırlar, ələkvəri boruların bugumları ilə six əlaqədardırlar və onlarla bir ana hüceyrədən əmələ gəlmışlər. Ələkvəri boruların bugumları ilə çoxlu plazmodesmal əlaqələri vardır. | Floema | Görünür ələkvəri borularda qida maddələrinin nəqlində iştirak edirlər. |

II FƏSİL

BİTKİ TOXUMALARI

Toxumaların ümumi xarakteristikası və təsnifi

Bitkilər haqqında təlimin əsasları XVII əsrдə qoymulmuşdur. Bu vaxt elmi tədqiqatlarda mikroskopdan istifadə etməyə başlamışdır və, çox güman ki, mikroskopun sələfi Kepler (1613-1617) tərəfindən yaradılmış və obyektin böyüdülmüş təsvirini verən optik cihaz idi. İlk mikroskopun meydana çıxmazı təxminən 150 il sonra baş vermişdir. M.V.lomonosov «Şüşənin faydası haqqında» məktubda yazırkı, «mikroskop gözə görünməyən hissəciklərin və bədənin nazik damarlarının sırrını açmışdır». Bitkilərin ilk sırrını İngiltərə alimi Robert Huk (1633-1703) hüceyrəni kəşf etməklə açmışdır. Özünün icad etdiyi mikroskop altında mantar kəsiyini təhlil edərək, o, arı şanını xatırladan quruluşu aşkar etmişdir. R.Huk onların boşluqlarını hüceyrələr, arakəsmələri isə aralıqlar (bu isə alimin səhvi olmuşdur) adlandırmışdır.

Hüceyrənin kəşf edilməsi bitkilərin daxili quruluşunun – onların anatomiyasının öyrənilməsini sürətləndirdi. Bu elmin baniləri italiya həkimi Marçello Malpiqi (1628-1694) və ingiltərə alimi Neemiya Qryudur (1641-1712).

Tədqiqatçılar bir-birindən asılı olmadan işləyərək, eyni vaxtda bitki anatomiyasına aid monoqrafiyalar təqdim etmişdilər. M.Malpiqi gövdənin, budaqların, yarpaqların daxili quruluşunu təsvir etmişdir. M.Malpiqinin xidməti həm də ondan ibarətdir ki, o, qabiq ilə daşınan maddələrin enən axınının mövcud olmasını təsdiq etmişdir. N.Qryu kökün quruluşunu, bitkilərin əsas orqanlarında ötürüçü toxumaların yerləşməsini öyrənmiş və bitkilərin bütün orqanlarının özlərinə xas müəyyən quruluşa malik olması fikrini irəli sürmüştür. N. Qryu ilk dəfə ədəbiyyata «toxuma» terminini daxil etmişdir. O,toxumanın nazik tellərin şəbəkəyə oxşar mürəkkəb hörgüsünə bənzədirdi.

Alimlər bitkilərin bütün orqanlarının hüceyrəvi quruluşunu qəbul etsələr də, hüceyrələrin quruluşunu bilmirdilər.

Yalnız 1812-ci ildə maserasiya üsulundan istifadə etməklə, İ.Moldenqaver (1766-1827) hər hüceyrənin fərdiliyini sübut etmişdir. 1830 ildə isə F.Meyen (1804-1840) hüceyrəni qılafla məhdudlaşan boşluq, qılaflı isə membran adlandırmışdır. Toxumaların sonrakı tədqiqində bu məlumatların əhəmiyyəti böyük idi.

1807 ildə Q.F.Link (1767-1851) ədəbiyyata parenxim və prozenxim hüceyrələr anlayışlarını daxil etmiş və hüceyrələri formalarına görə iki qruppa ayırmışdır. Birinci qrupa kürə, izodiametrik yaxud prizmaşəkilli hüceyrələr, ikinci qruppa uzun, ucları sıvri olan hüceyrələr daxildir. Həmin hüceyrələrdən ibarət olan toxumalar müvafiq olaraq parenxim və prozenxim adlanır (Qeyd etmək lazımdır ki, bu terminləri N.Qryu da işlətmışdır).

XIX əsrin ikinci yarısının botanikləri A.de Bari (1831-1898) və F.van Tigem (1839-1914) yerləşməsindən asılı olmayaraq eyni quruluşlu hüceyrələrin cəmini toxuma adlandırdılar. F.van Tigem toxumaların təsnifatını tərtib edərək, hüceyrələrin canlı tərkibinə diqqət yetirmişdir. O, canlı və ölü olmqla toxumaları iki qruppa ayırmışdır. Toxumaların belə təsnifi olduqca şərtidir: ölü toxumalar inkişafın ilk mərhələlərində canlı hüceyrələrdən ibarət olur, canlı toxumaların hüceyrələri isə tədricən öz tərkiblərini itirir və ölü toxumalar sırasına daxil olurlar.

Y.Saks (1832-1897) bitkilərdə örtücü, ötürüçü və əsas toxumaları ayıırırdı. Onlar təpə meristemlərinin müxtəlif qatlarından: örtücü toxumalar səthdə yerləşən birqatlı protodermadan, ötürüçü toxumalar prokambidən, əsas toxumalar isə əsas meristemadan inkişaf edir. Bu təsnifat hal-hazırda da istifadə edilir. Həmin təsnifatın nöqsanı ondan ibarətdir ki, bir toxumanın tərkibinə çox vaxt həm müxtəlif quruluşlu, həm də müxtəlif funksiyalı hüceyrələr daxil olur. Məsələn, topalı (ötrüçü) toxumanın tərkibinə həm suyu və üzvi madđələri keçirən, həm də mexaniki rol oynayan və qalın odunlaşmış qılafa malik olan hüceyrələr daxildir.

Funksiyalarına görə daha müxtəlif hüceyrələr əsas toxumada birləşir. Belə ki, epiderma yaxud dəricik yalnız daxili

toxumaları xarici mühitin əlverişsiz amillərindən qorunur, həm də qazlar mübadiləsində və transpirasiyada iştirak edir. Bir çox bitkilərdə onlar vəzili tükcüklərin hesabına sekrətor və ifrazat funksiyalarını yerinə yetirirlər. Ksilema yaxud oduncaq, suyun və həll olmuş mineral maddələrin qalxan axınını və bitkinin mexaniki möhkəmliyini təmin edir. Çoxillik bitkilərdə ksilemanın bəzi hüceyrələri ehtiyat maddələr üçün tutum rolunu oynayır.

Bunların hamısı «toxuma» anlayışını mürəkkəbləşdirir və toxumaların təsnifatında çətinliklər yaradır.

Alman botanikləri S.Şvendener (1829-1919) və F.Qaberlandt tərəfindən təklif edilmiş bitki toxumalarının təsnifatı ən uğurlardan biridir. Onun əsasını funksional ya-naşmalar təşkil edir.

Toxumanın quruluşu və bitkidə yerləşməsi maksimal fizioloji aktivlik prinsipinə tabedir. Əsas funksiya ilə yanaşı toxuma bir yaxud bir neçə əlavə funksiyalar da yerinə yetirə bilər. Bu da onu təşkil edən hüceyrələrin morfoloji diferensiasiyani müəyyən edir.

Qeyd etmək lazımdır ki, yalnız funksional prinsiplərin qəbul edilməsi əksər hallarda böyük ziddiyətlərə və çətinliklərə gətirib çıxarır. Bunun səbəbləri aşağıdakılardır.

1. Bitki toxumalarının əksəriyyəti polifunksionaldır, yəni eyni bir toxuma iki yaxud daha çox funksiya yerinə yetirə bilər. Bundan başqa, toxuma müxtəlif formalı və müxtəlif funksiyali elementlərdən ibarət ola bilər. Bu halda sadə toxumalardan, yəni quruluşuna və funksiyalarına görə eyni olan hüceyrələrdən ibarət olan həmin toxumalar mürəkkəb adlanır.

2. Çox vaxt yaşla əlaqədar toxuma funksiyalarını dəyişir yaxud ilk funksiyaların bəzilərini saxlayır. Məsələn, oduncaq əvvəlcə əsasən su keçirmə funksiyasını yerinə yetirir, sonra isə bu funksiyani itirir və yalnız bitkinin möhkəmliyini təmin edir.

3. Quruluşuna və funksiyalarına görə eyni olan, yəni bir toxumaya aid olan hüceyrələr digər toxumaların hüceyrələri arasında tək-tək və bir-birindən ayrı yerləşir: məsələn,

idioblastlar. Bundan başqa, bəzi bitkilərin yarpaqlarında qılaflı çox güclü odunlaşmış hüceyrələr - sklereidlər və həmçinin, efir yağları tutumları yerləşir.

Anatomik-fizioloji təsnifatla yanaşı toxumaların mənşəinə əsaslanan ontogenetik təsnifat da mövcuddur. Bu təsnifata görə toxumalar **birinci** və **ikinci** toxumalara ayrırlırlar.

Mənşəinə, quruluşuna görə eyni olan bir və yaxud bir neçə funksiyani yerinə yetirməyə uyğunlaşmış, sabit, yəni qanuna uyğunluqla təkrar olunan hüceyrə kompleksləri **toxuma** (toxuma lat. *textus*, yun. *histos*) adlanır.

Bitkilerin quruluşu milyon illər müddətində mürəkkəbləşmişdir. Təkamül prosesində yeni toxumalar əmələ gəlmışdır və toxumaların tərkibinə daxil olan hüceyrələrin müxtəlif növlərinin sayı artmışdır. Belə ki, bakteriya və ibtidai yosunlarda bütün hüceyrələr eynidir. Digər yosunlarda müxtəlif hüceyrələrin sayı çox deyil. Ən mürəkkəb boz yosunlarda onların sayı 10-dan çox olmur. Mamırlarda – təxminən 20, qızılarda – 40-a yaxın, örtülütoxumlu bitkilərdə - 80-ə yaxın müxtəlif tipli hüceyrələr mövcuddur.

Toxumaların təsnifatı

Toxumaları və eyni funksiyaları yerinə yetirən lokal quruluşları F.Qaberlandt 9 sistemdə birləşdirmişdir:

1. Örtücü (epiderma, mantar, ekzoderma)
2. Mexaniki (kollenxima, sklerenxima, libriform lifləri, floema (lub) lifləri, sklereidlər).
3. Absorbsiya (rizoidlər, epiblema yaxud rizoderma, velamen).
4. Assimiliyasiya (xlorenxima).
5. Ötürücü (ksilema, oduncaq, floema, (lub) qabıq).
6. Ehtiyat (endosperm, perisperm, vegetativ orqanların ehtiyat parenximi).
7. Ventilyasiya (havani dəyişdirən) (aerenxima, hüceyrəaları, ağızçıqlar, mərciməklər).
8. Sekretor və ifrazat (vəzili tükcüklər, daxili vəzilər, selik və qətran yolları, yağ hüceyrələri, hidatodlar, süd şirəsi borucuqları).

9. Törədici (rüşeym, zoğ və kökün böyümə konusu, prokambi, kambi, fellogen, zədə meristemaları).
Hal-hazırda toxumaların aşağıdakı təsnifatı istifadə edilir:

I. Törədici toxumalar (meristemalar)

1. təpə (apikal)
2. yan (lateral)
- a) birinci (prokambi, perisikl)
- b) ikinci (kambi, fellogen)
- e) interkalyar
- d) zədə (travmatik).

II. Assimilyasiya toxumaları

III. Ehtiyat toxumaları

IV. Aerenxima



Əsas yaxud parenxim toxumalar

V. Örtücü (sərhəd) toxumalar

1) Xarici(yarpaqda və cavan budaqlarda) - əsas funksiyaları qazlar mübadiləsi və transpirasiya, həmçinin də mexaniki müdafiə

- a) birinci (epiderma)
- b) ikinci (periderma)
- c) üçüncü (ölü qabıq yaxud ritidom)

2) Xarici (kökdə) - əsas funksiyaları maddələrin və suyun udulması

- a) rizoderma
- b) velamen

3) Daxili toxumalar - əsas funksiyaları maddələrin daşınmasıdır

- a) endoderma
- b) ekzoderma
- c) yarpaqlarda ötürücü topaların ətrafına düzülmüş hüceyrələr

VI. İfrazat toxumaları

- 1) xarici

- a) vəzili tükcüklər (trixomalar) və çıxıntılar (emergenslər)

- b) nektarlıqlar
- c) hidatodlar

2) daxili

- a) ifrazat hüceyrələri (efir yağları, qətran, kristallar, tanninlər)
- b) çox hüceyrəli ifrazat tutumları
- c) Süd şirəsi borucuqları

VII. Mexaniki (dayaq, skelet) toxumaları

- 1) kollenxima
- 2) sklerenxima
- a) liflər
- b) sklereidlər

VIII. Ötürücü toxumalar

- 1) ksilema (oduncaq)
- 2) floema (lub, alt qabıq)

Meristema istisna olmaqla, bütün toxumalar sabit toxumalar adlanır.

Assimilyasiya, ehtiyat toxumalarını və aerinximanı əsas parenxim toxumalarına aid edirlər.

Eyni hüceyrələrdən ibarət olan toxumalar **sadə toxumalardır** (məsələn, əsas toxumalar), bir neçə hüceyrə növündən ibarət olan toxumalar – **mürəkkəb** toxumalara aiddir (məsələn, epiderma, mantar).

TÖRƏDİCİ TOXUMALAR – MERİSTEMALAR MERİSTEMALAR HAQQINDA ÜMUMİ TƏSƏVVÜRLƏR

Hər bir hüceyrə öz inkişafında üç mərhələ keçir: **embrional, böyümə** yaxud **uzanma, diferensiasiya** (bu mərhə-lədə hüceyrə quruluşlarının dəyişilikləri cəmlənir, nəticədə hüceyrə müəyyən funksiya əldə edir, yəni onun **ixtisaslaşması** baş verir).

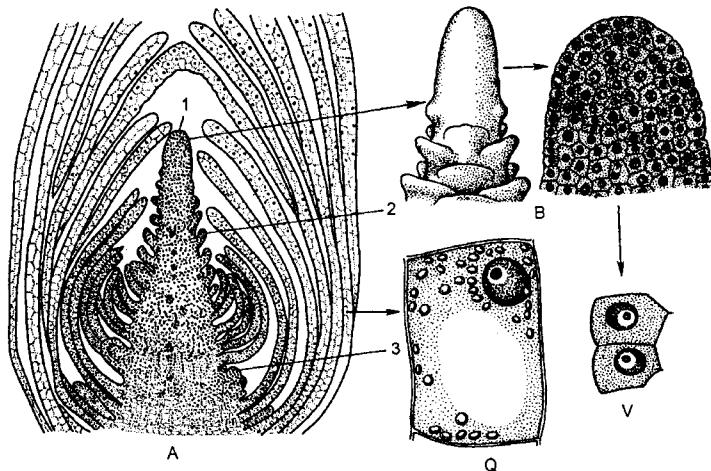
Hüceyrədə **totipotenlik** yaxud genetik oxşarlıq mövcuddur, çünkü onların hamısı ziqotanın törəmələridir (sporofit olanda), yaxud da sporlardan əmələ gəlir (qametofit olanda).

Genetik həmcinsliyə baxmayaraq, hər hüceyrəyə inkişafın spesifik xüsusiyyətləri məxsusdur. Bu, onunla əlaqədardır ki, genlər biokimyəvi, hormonal amillərin təsirindən müxtəlif tərzdə reallaşır və həmin amillər hüceyrənin inkişafını məhdudlaşdırır. Böyük, differensiasiya və ixtisaslaşma bitkilərin **morfogenezinin** əsasını təşkil edir. Lakin hüceyrənin funksional aktivliyini təyin edən ixtisaslaşma adətən hüceyrənin bölünmə qabiliyyətinin itirilməsi ilə müşayiət edilir. Bölünməyə mane olan amillərdən biri – hüceyrələrin möhkəm qılafidir. Heyvanlarda ixtisaslaşmış toxumaların hüceyrələri elastik plazmatik membranla əhatə edilmişdir və bir neçə dəfə bölünür – **diffuziyalı** böyümə yaranır (yalnız sinir toxumaları bölünmür). Bitkilərdə diffuziyalı böyümə nadir hallarda müşahidə edilir, məsələn, yarpaq ayasıının inkişafi zamanı bu böyümə baş verir. Bitkilərdə böyümə prosesləri **meristemalar** (*yun. meristos*-bölmənən) yerləşən müəyyən zonalarda cəmlənmişdir.

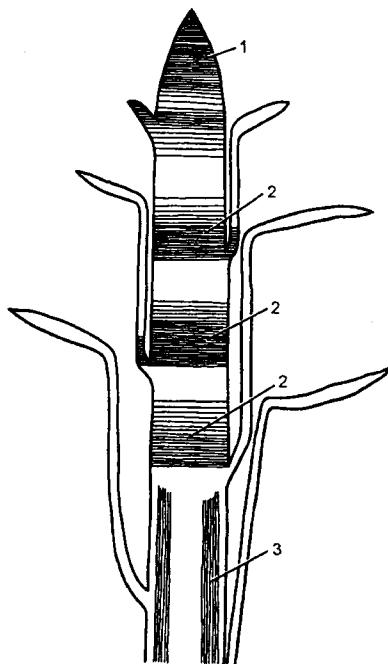
Məlumdur ki, bitki bütün ömrü boyu böyüyür; yeni orqanların və toxumaların əmələ gəlməsi ilə müşayiət edilən uzunmüddətli böyümə bitkiləri heyvan orqanizmlərindən fərqləndirən xarakter xüsusiyyətdir. Belə böyümə yalnız törədici toxumaların mövcudluğu hesabına mümkündür.

Meristemalar differensiasiya etməmiş, yəni ixtisaslaşmamış və xarici görünüşü eyni olan hüceyrələrdən ibarətdir. Meristemaldan əmələ gələn hüceyrələr (meristemaların törəmələri) differensiasiya edir, yəni müxtəlif olur və bitkinin bütün toxumalarına və orqanlarına başlangıç verir.

Meristemalar bitkinin bütün ömrü boyu saxlanılır. Bu onunla əlaqədardır ki, meristema toxumalarında müəyyən miqdarda **inisial hüceyrələr** olur, onlar isə öz meristematiq xassələrini saxlayaraq, qeyri-müəyyən dəfə bölünə bilər. Məhz, bu inisial hüceyrələrdən bitkilərin bütün gövdəsi başlayır. Meristemanın digər hüceyrələri inisial hüceyrələrin törəmələridir, onların bölünməsi məhdudlaşdır və nəhayət, sabit toxumalara çevrilirlər (şəkil 26, 27).



Şəkil 26. Elodeya zoğunun təpə meristeməsi: A –uzununa kəsik; B – böyüme konusu (xarici görünüş və uzununa kəsik); V – birinci meristemin hüceyrələri; Q – formalasılmış yarpağın parenxim hüceyrəsi 1-təpə (apikal) meristema; 2- interkalyar meristema; 3-yan (lateral) meristema



Şəkil 27. Bitkidə müxtəlif meristemaların yerləşməsinin sxemi:
1 – təpə (apikal) meristema;
2 – interkalyar meristema;
3 – yan (lateral) meristema

BİTKİDƏ MERİSTEM TOXUMALARIN PAYLANMASI

Ali bitkilərdə meristemaların xüsusi paylanması çox tez, orqanizmin inkişafının ilk mərhələlərində başlayır.

Mayalanmış yumurta hüceyrəsinin bölünməsi nəticəsində embrional, yəni meristematiq hüceyrələrdən ibarət olan rüseym əmələ gəlir. Onun iki əks qütblərində-rüseymin kökçiyünün və ilk tumurcuğun – uclarında inisial hüceyrələrin qrupları yerləşir. Həmin qruplardan **uc** yaxud apikal (lat. apex-uc, təpə) meristemalar formalaşır. Həmin meristemaların hesabına kökün və zoğun uzununa böyüməsi baş verir. Şaxələnmə vaxtı hər bir yan kökün və yan zoğun öz uc meristemləri mövcuddur. Onların bilavasitə törəmələri ixtisaslaşmış meristemalara – **protoderm** (yun.*protos*-ilk, *derma*-dəricik), əsas **meristema** və **prokambiyə** (lat.*pro*-əvvəl, *kambius*-dəyişmə) – diferensiasiya edir. Onların hüceyrələri eumeristemanın hüceyrələrindən fərqli olaraq, daha çox vakuollaşmış və bölünmə qabiliyyətini məhdudlaşdırılmışdır. Bu meristemalar əksər hallarda yarımeristemalar və determinasiya etmiş meristemalar adlanır, çünkü onlardan müəyyən toxumalar əmələ gəlir: protodermadan-epiderma, əsas meristemadan-mexaniki toxumalar və funksional cəhətdən müxtəlif parenxima tipləri, prokambidən-ötürücü toxumalar. **Yan-lateral** (lat. *lateralis*-yan) meristemalar əsas orqanlarda (gövdədə, kökdə) silindrik formalı laylar əmələ gətirir ki, onlar eninə kəsiklərdə halqlar şəklini alır. Yan meristemaların bəziləri bilavasitə apekslərin altında apikal meristemalarla sıx əlaqədə əmələ gəlir. Bu meristemalar **birinci** meristemalara aiddir (**prokambi**, **perisikl** (yun.*peri*-yanında, *kyklos*-dairə)). Digər yan meristemalar - **kambi** (lat.*kambium*-dəyişmə, əvəzetmə), **fellogen** (yun.*phellos*-mantar, *gennao*-əmələ gətirən) sonradan əmələ gəlir və **ikinci** toxumalar sayılır. Meristemaların birinci və ikinci toxumalara bölünməsi çox şərtidir. Ən tipik halda ikinci meristemalar, məsələn fellogen, sabit toxumanın hüceyrələrindən dediferensasiya (dönəndiferensasiya) yolu ilə əmələ

gəlir. Əksər hallarda (birlepəli bitkilərin çoxunda) ikinci meristemalar olmur, bu halda bitkinin bütün gövdəsi yalnız birinci meristemalardan ibarət olur.

Kambi və prokambi bitkilərin vaskulyar (lat. *vascularis* - borulu) meristemalarıdır və ötürüçü toxumaların əmələ gəlməsində iştirak edirlər.

Bu meristemalar arasında ontogenetik əlaqə mövcuddur. Belə ki, tipik hallarda kambi hüceyrələri prokambi hüceyrələrindən **periklinal** (orqanın səthinə parallel olan) arakəsmələrlə bölünmə nəticəsində əmələ gəlir. Lakin bu meristemalardan ötürüçü toxumaların əmələ gəlmə xarakteri müxtəlidir: prokambi hüceyrələri bilavasitə birinci ötürüçü toxumaların hüceyrələrinə çevrilir; kambi hüceyrələri isə perikinal istiqamətdə bölünür və ikinci ötürüçü toxumaların hüceyrələrinə diferensiasiya edilir. Kambidən daxilə ayrılan hüceyrələrdən ksilema hüceyrələri, xaricə ayrılan hüceyrələrdən isə floema hüceyrələri inkişaf edir. Bəzi hallarda kambi prokambidən yox, sabit toxumalardan əmələ gəlir. Bu halda onların canlı hüceyrələri differensiasiya edir. Bu kambi **əlavə** adlanır və prokambidən əmələ gələn kambidən quruluşuna və fəaliyyətinə görə fərqlənmir. **Fellogenin** yaxud **mantar kambinin** əmələ gəlməsində də daimi toxumalar iştirak edir. Fellogenin hüceyrələri periklinal istiqamətdə bölünərək, xaricə **mantar** yaxud **fellemanın** (*phellos*-mantar) hüceyrələrini, daxilə isə **fellodermanın** (*phellos*-mantar, *derma*-dəricik) yaxud mantar parenximin hüceyrələrini ayırır.

Cavan toxumalar apikal meristemalardan akropetal istiqamətdə (orqanın əsasından uca tərəf) formalasır. Akropetal inkişaf köklərdə çox aydın ifadə olunur, zoqlarda isə interkalyar meristemaların fəaliyyəti nəticəsində tez-tez pozulur.

Interkalyar (lat. *intercalatio* qoyma, əlavə) meristemalar – bugumaralarının əsaslarında yerləşən aktiv böyükən meristematik sahələrdir. Bəzi hallarda onları qalıq meristemalar da adlandırırlar, çünki onlar uc (təpə) meristemalardan əmələ gəlir, lakin onların sabit toxumalara çevrilməsi gövdənin qonşu

sahələri ilə müqayisədə ləngiyir. Təpə (uc) və yan meristemalardan interkalyar meristemalar aşağıdakılardır fərqlənir: 1) onların tərkibində diferensiasiya etmiş elementlər var (məsələn, ötürüçü); 2) onlarda inisial hüceyrələr yoxdur. İnterkalyar meristemalar müvəqqəti xarakter daşıyır və sonda sabit toxumalara çevrilir.

Zədə (travmatik) meristemalar. Bu toxumalar adından göründüyü kimi zədələnmiş toxumadan və orqanların ətrafında əksər hallarda canlı hüceyrələrdən dediferensiasiya yolu ilə əmələ gelir. Sonra ardıcılıqla müdafiədici mantar yaxud digər toxumalar yaranır (cədvəl 1).

MERİSTEMALARIN SİTOLOJİ XARAKTERİSTİKASI

Təpə (uc) meristemalarda tipik xassələr çox aydın görünür.

Törədici toxumalar – meristemalar

Cədvəl 1

| Topoqrafiya (yerləşmə) | Mənşə | |
|---------------------------|--|-----------------|
| | Birinci | İkinci |
| Təpə (apikal) | Rüseyim, zoğun və kökün böyümə konusları | – |
| Yan (lateral) | Prokambi, perisikl | Kambi, fellogen |
| İnterkalyar | Buğumaralarının basal hissəsinin meristeması (xüsusən taxillar), çıçək və yarpaq saplaqlarının uclarının meristeması | – |

Bu meristemalar hüceyrəaları olmayan izodiametrik, çoxüzlü hüceyrələrdən ibarətdir. Onların qilafları nazikdir. Hər bir hüceyrənin daxili qatı sitoplazma ilə dolmuşdur, mərkəzdə iri nüvə yerləşmişdir.

Sitoplazma – həmcins, şəffaf, xırda dənəvərli kütlədir. Nüvənin membranında çoxlu məsamələr var. Nüvənin xarici membranı endoplazmatik şəbəkənin əmələ gəlməsində iştirak edir. Çoxlu miqdarda ribosomlar var. Hüceyrədə mitokondrilər, diktiosomlar və az miqdarda stroma tilakoidləri olan proplastidlər var. Vakuollar xirdadır və önlərin miqdarı azdır. Plazmalemma yaxşı ifadə edilmişdir. Qonşu hüceyrələr plazmodesmlər vasitəsilə birləşir. Bu quruluş eumeristemanın hüceyrələrinə məxsusdur. Eumeristema ötürücü toxumalar istisna olmaqla, bütün toxumaların əmələ gəlməsində iştirak edir.

Ötürücü toxumaları əmələ gətirən meristemalar – **prokambi** və **kambi** – prozennim hüceyrələrdən ibarətdir. Eninə kəsikdə prokambi hüceyrələri **çoxbucaqlıdır**, cambi hüceyrələri nisbətən düzbucaqlı, bəzi hallarda isə **kvadrat formasındadır**. Hüceyrələrdə iri vakuollar var.

Meristem hüceyrələri üçün diferensial yaxud qeyri-bərabər bölünmə məxsusdur. Meristem hüceyri miroz yolu ilə iki hüceyrəyə bölünür: onlardan biri meristematiq qalır, digəri isə bir və ya bir neçə dəfə bölünmədən sonra yeni hüceyrələr əmələ gətirir ki, onlar da diferensiasiyaya məruz qalır.

Meristemalar iki böyük qrupa ayrılır: ümumi və xüsusi (cədvəl 1). Xüsusi meristemalar həm birinci, həm də ikinci sabit toxumaların əmələ gəlməsində iştirak edir.

MERİSTEM HÜCEYRƏLƏRİN BÖYÜMƏSİ

Meristemada əmələ gəlmış hüceyrələr bir neçə dəfə bölünür, bu və ya digər sabit toxumanın hüceyrələrinə differensivasiya edir və yeni əmələ gəlmış hüceyrələrlə sixışdırılır. Beləliklə, inisial hüceyrənin törəməsi olan hər bir hüceyrə meristemada çox qısa müddət saxlanılır. Meristematiq xarakterini itirərək, hüceyrə bir sıra çevrilmələrə məruz qalır. Nə qədər ki, elastikdir, hüceyrə öz həcmini artırır və onun son (definitiv) vəziyyəti üçün xarakter olan ölçü və formasını alır. Çox vaxt qılıf qeyri – bərabər dərtülür, nəticədə ya bir istiqamətdə çox uzanmış yaxud da çıxıntılarla və saxələrlə təmin edilmiş hücey-

rə əmələ gelir. Bu qeyri – bərabər uzanma canlı protoplazmanın qılaflın müxtəlif sahələrinin uzanmasına aktiv təsiri ilə izah edilir.

Qonşu hüceyrələrin qılafları birgə uzanır və bir-birinə nisbətən hərəkət etmirlər. Həmin uyğunlaşdırılmış böyüməni hüceyrələr arasında plazmatik əlaqələrin (plazmo-desmaların) saxlanması təmin edir. Qonşu hüceyrələrin protoplazmaları bir-birilə plazmodesmalarla əlaqədə olaraq, vahid canlı sistem – **simplasti** yaradırlar. Belə böyümə isə **simplastik** adlanır.

Bəzi hallarda **intruziv** (lat. intruder - içəri itələmək) böyümə müşahidə edilir. Bu zaman hüceyrə qonşu hüceyrələrin arasına itələnir və onların qılafları biri digərinin üzərində sürüsür. Bu yolla uzun prozexim hüceyrələr əmələ gelir.

Hüceyrələrin ölçülərinin artması suyun daxil olması ilə bağlıdır. Vakuolların həcmi böyüyür, onlar birləşir və, nəhayət, sitoplazmanın divaryanı qatı ilə əhatə olunmuş iri mərkəzi vakuol əmələ gelir.

Belə bir sual meydana çıxır: meristemanın eyni hüceyrələrindən müxtəlif hüceyrələrin əmələ gəlməsinin səbəbi nədir? Diferensiasianın daxili mexanizmi çox mürəkkəbdir və kifayət qədər öyrənilməmişdir. Lakin ümumi formada suala cavab bələdir – meristemin cavan hüceyrələri **totipotentdir**, yəni genetik potensiala malik olaraq müxtəlif toxumalara çevrilə bilir.

ÖRTÜCÜ TOXUMALAR

Örtücü toxumaların əmələ gəlməsi bitkilərin quruda yaşamağa başlanmasının əsas nəticələrindən biridir. Bitkilərin yekaltı və yerüstü orqanlarının inkişafının müxtəlif şəraitdə getməsi onların ötürücü toxumalarının quruluş xüsusiyyətlərini müəyyən edir.

Müxtəlif meristemlərdən əmələ gəlməsindən və quruluşundan asılı olaraq, örtücü toxumaları üç tipə ayıırlar: **epiderma**, **periderma** və **ölü qabıq (ritidom)**. Epiderma (yun. *epi* – üstdən, *derma*-dəricik) zoğun apikal meristemasının xarici qatından (protodermadan) əmələ gelir, yarpaqları və cavan gövdələri örtür. Son-

ra onu ikinci meristemlərdən əmələ gələn periderma (yun. *peri-*-yanında, *derma*-dəricik) və ölü qabiq (ritidom) əvəz edir. Periderma köklərdə də əmələ gəlir.

EPİDERMA

Bitkilərin təkamülündə epiderma daxili toxumaların qurumaqdan müdafiə edilməsi üçün uyğunlaşma kimi əmələ gəlmışdır. Məlumdur ki, bitki xarici mühitdən təcrid edilə bilməz, çünki o, xarici mühitlə fasılısız maddələr mübadiləsini aparır. Buna görə, sonralar epiderma digər əlavə funksiyaları də əldə edir. Onlardan ən əsası – **qazlar mübadiləsi** və **transpirasiymanın** tənzimlənməsidir. Bəzi maddələrin udulması və ayrılması (ifraz edilməsi), bitkilərin daxilinə xəstəlik törədən orqanizmlərin keçməsindən və heyvanlar tərəfindən yeyilməsindən müdafiə də bu funksiyalardandır. Belə multifunksionallıq epiderma hüceyrələrinin morfo-fizioloji diferensiyasi ilə bağlıdır.

Epiderma protodermadan əmələ gəlir. Protoderma böyümə konusunun altında zoğun ucunun digər hüceyrələrindən yaranır.

Qazlar mübadiləsinin çox zəif və effektiv tənzimlənməsi yalnız epidermanın quruluş xüsusiyyətlərinə görə mümkündür. Epidermanın hüceyrələri çox sıx yerləşir (ağızçıqlar istisna olmaqla) və suyun itirilməsinə mane olan bir sıra digər uyğunlaşmala malikdirlər. Lakin epidermanın ən vacib xüsusiyyəti ondadır ki, o canlı hüceyrələrdən ibarətdir və bu halda öz tənzimləyici funksiyalarını yerinə yetirə bilir.

Epiderma mürəkkəb toxumadır, çünki onun tərkibinə morfoloji cəhətdən müxtəlif hüceyrələr daxildir:

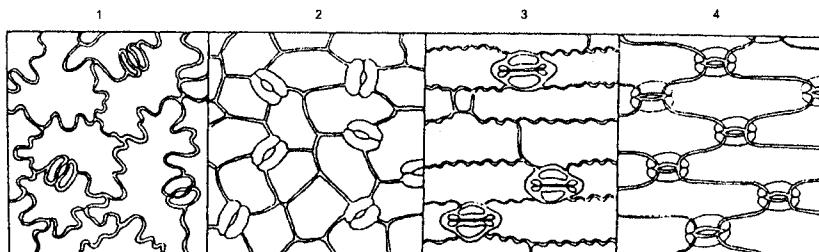
1. epidermanın əsas hüceyrələri;
2. ağızçıqların qapayıcı və əlavə hüceyrələri;
3. trikomalar (tükcüklər) – epidermal hüceyrələrin törəmələri.

EPİDERMANIN ƏSAS HÜCEYRƏLƏRİ

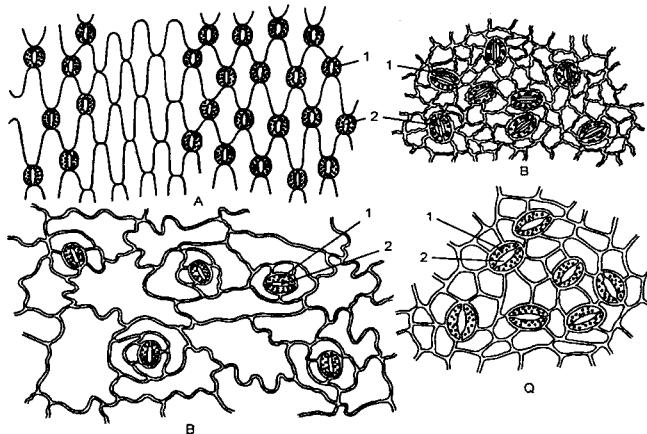
Epidermanın əsas hüceyrələri çox sıx yerləşir. Hüceyrələrin yan divarları (**antiklinal**, yəni orqanın səthinə perpendikulyar istiqamətlənən) əksər hallarda girintili – çıxıntılı olur, nəticədə epidermanın möhkəmliyi artır. Xarici divarlar adətən daxili divarlardan qalındır (şəkil 28,29,30).

Xarici divarlar mürəkkəb quruluşa malikdir. Bunu işıq və elektron mikroskopu altında müşahidə etmək olur. Divarın ən qalın daxili qatı sellüloza və pektin maddələrindən ibarətdir. Xarici tərəfdən isə bütün epiderma kutikulanın fasılısız qatı ilə örtülmüşdür. Aqava, kliviya və soğanın yarpaqlarında hüceyrələrin qalın divarlarında sellüloza qatları ilə növbələşən bir neçə kutikula qatı yerləşir. Bəzi hallarda kutikula hüceyrələrin yan divarlarının aralarına daxil olur. Kutinin hüceyrənin səthində qeyri-bərabər toplanması bitkilərin hər bir növü üçün spesifik kutikulanın (özəkli, qabarlıq, qarışlıq, şanavari) əmələ gəlməsinə səbəb olur.

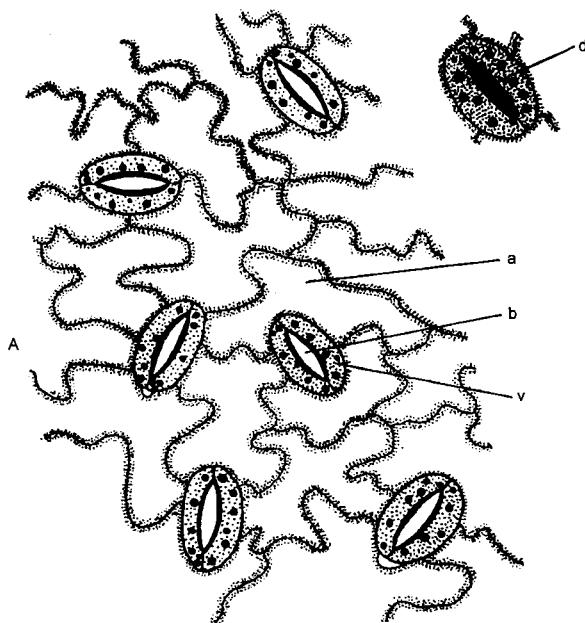
Övvəllər belə təsəvvür yaranmışdır ki, kutikula kutinin eynicinsli kütləsindən ibarətdir, lakin sonralar aşkar edildi ki, kutikula müxtəlifcinslidir. Kutikulanın üzərinə adətən bitki mənşəli mum toplanır. Bu mum orqanın səthinə göyümtül çalarlar verir. Məhz mumun mövcudluğu su və qazlar üçün hüceyrə divarının keçiriciliyini azaldır.



Şəkil 28. Epidermis ağızçıqlarla (üstdən görünüş): 1 – həmgül; 2 – qarpız; 3 – qarğıdalı; 4 – süsən



Şəkil 29. Müxtəlif bitkilərin epidermisi (planda): A – xlorofitum (*Chlorophytum*) (bir-ləpəli); B – adı sarmaşık (*Hedera helix*); V – ətirşah (*Pelargoniya graveolus*); Q – ağ tut (*Morus alba*); B-Q – ikiləpəli



Şəkil 30. Günəbaxan bitkisinin yarpağının alt epidermisi: a-1-epidermis hüceyrəsi; b-2 – ağızçıq; v-3 – ağızçıqın qapayıcı hüceyrəleri; d-4 – günəbaxan yarpağı ağızçığının qapalı vəziyyəti

Epikutikulyar mumun yiğinları pulcuqlar, loqalar, millər əmələ gətirir ki, onlar müxtəlif formaya və qalınlığa malikdirlər (məsələn, kələmin yarpaqlarında və gavalının meyvələrində).

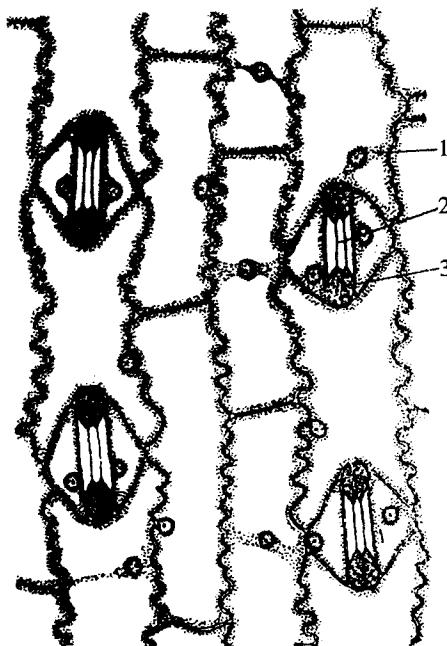
Kutikula və sellüloza qatlarının sərhədində pektin maddələrin nazik qatı yerləşir.

Epidermal hüceyrələrinin qalın, əksər hallarda kutinləşmiş xarici divarlarının, kutikulanın və mum qatının mövcudluğu bu toxumanın suyun həddindən artıq itirilməsindən, heyvanlardan, yağış damlalarının zərbələrindən, doludan, bitkiyə yoluxucu bakteriyaların və virusların daxil olmasından müdafiədici rolu-nu müəyyən edir. Epidermanın əsas hüceyrələrinin xarici divarında məsamələr (*yun.poros-dəlik*) ola bilər. Bu məsamələr ya kutikulaya qədər uzanır və ya hüceyrə divarının qalınlığında qurtarır. Kutikulanın ən əhəmiyyətli xüsusiyyəti ondan ibarətdir ki, rütubətli vəziyyətdə o mayeləri və qazları daha asan keçirir, quruduqdan sonra onun keçiriciliyi azalır.

Bəzi bitkilərdə, məsələn, dənli bitkilerin əksəriyyətində iynəyarpaqlılarda, epidemanın əsas hüceyrələrinin qilafları odunlaşır, qatırquyuğunda daşlaşır.

Epiderma hüceyrələrinin qilaflarının belə mürəkkəb quru-luŞU vaxt keçidikcə, bitkinin həyat şəraitində və orqanın yaşından asılı olaraq dəyişir. Bu dəyişikliklər yalnız canlı protoplazmanın fəaliyyəti hesabına mümkündür. Bir qayda olaraq, əsas epiderma hüceyrəleri canlıdır. Protoplazmada sitoplazmanın nazik divaryanı qatı, xırda xloroplastlar və nüvə müşahidə edilir. Epidermanın bəzi hüceyrələrində endoplazmatik şəbəkə və yüksəkaktivli Holci aparati yaxşı inkişaf etmişdir. Bu da hüceyrənin aktiv sintetik fəaliyyətini göstərir. Əvvəllər belə hesab edirdilər ki, xloroplastlar yalnız kölgəsevən bitkilərin epidermal hüceyrələrinə məxsusdur. Lakin müəyyən edilmişdir ki, xloroplastlar əksər işiqsevən bitkilərdə, məsələn, pelarqoniya, günəbaxan, bir çox sukkulentlərdə də var. Assimilyasiya toxumasının xloroplastlarından fərqli olaraq, epiderma hüceyrələrinin xloroplastlarının fotosintetik aktivliyi zəifdir. Onlarda daxili membranlar zəif inkişaf etmiş və azsaylı tilakoidlərdən ibarətdir. Membran sisteminin zəif inkişafi bir sıra bitkilərdə müşahi-

də edilən leykoplastlara də məxsusdur. Bu leykoplastlarda nişasta dənələri olmur. Bir sıra bitkilərdə çiçək ləçəklərinin və lətli meyvələrin epiderma hüceyrələrində xromoplastlar (karotinoidoplastlar) olur.



Şəkil 31. Qarğıdalu yarpağının epidermisi: 1 – epidermis hüceyrəsi; 2 – ağızçıq; 3 – ağızçıqın qapayıcı hüceyrələri

Epiderma hüceyrələrində iri mərkəzi vakuol olur, burada kalsium oksalat kristalları, taninlər, alkaloidlər, qlikozidlər, üzvi turşular, piqmentlər və digər maddələr toplanır. Əksər hallarda bu maddələr idioblastlar (yun. *idios*-xüsusi, *blastos*-cürcerti, rüşeym) adlanan hüceyrələrdə olur. Piqmentlərdən əsasən **antosian** və **antoxlor** müşahidə edilir. Hüceyrə şirəsinin pH-dan asılı olaraq antosian öz rəngini çəhrayıdan tünd bənövşəyiyyə qədər dəyişir (turş mühitdə-qırmızı, qələvi mühitdə-göy, neytral mühitdə-bənövşəyi), antoxlor sarı rəngdədir. Dənli bitkilərin epidermal hüceyrələrində silisium cisimcikləri olur.

Bəzi hallarda epiderma bir neçə hüceyrə qatından ibarətdir. Çoxqatlı epidermanın əmələ gəlməsi protoderm hüceyrələrinin bir neçə dəfə orqanın səthinə paralel bölünməsi nəticəsin-də baş verir. Adətən epidermanın bu tipi tropik bitkilərdə (bego-niya, əncir) qeyd edilir. Belə fikirlər mövcuddur ki, çoxqatlı epi-derma suyu ehtiyat halında toplayan toxumadır.

Çoxqatlı epidermadan **hipodermanın** ayırmak lazımdır. **Hipoderma** (yun. *hipo*-altında, aşağıda, *derma*-dəricik) -əsas meristem hüceyrələrindən əmələ gələn, öz quruluşuna görə də-rinlikdə yerləşən toxumalardın fərqlənən və epiderma ilə daxil-dən yanaşı olan hüceyrə qatıdır. Hipoderma müxtəlif funksiyalar yerinə yetirə bilər. Bəzi hallarda onun hüceyrələrinin qilafları çox qalın olur, bununla epidermanın mexaniki xassələri güclə-nir; digər hallarda hipodermada müxtəlif maddələr (piqmentlər, tanninlər) toplanır.

AĞIZCİQLAR (STOMALAR)

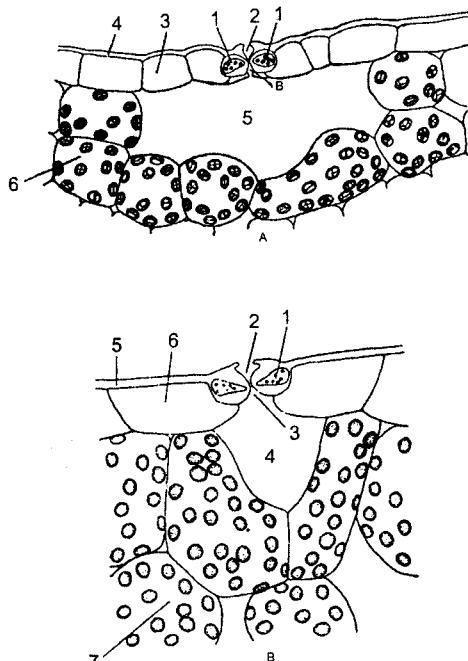
Epidermanın əsas hüceyrələri arasında ağızçıqlar yerləşir. Onların yerləşmə qaydası və sayı bitkinin hər bir növü üçün spesifikdir. Ağızçıqlar iki paxla formalı **qapayıcı hüceyrələr-dən** ibarətdir, onlar hüceyrəarası-ağızçıq yarığı ilə ayrılmışdır. Ağızçıq yarığı açılır yaxud bağlanır, bununla transpirasiya və qazlar mübadiləsi tənzimlənir. Ağızçıqlarla yanaşı olan epiderm hüceyrələri çox vaxt digər əsas hüceyrələrdən fərqlənir. Onlar **ağızçıqyanı** yaxud **kənar (əlavə)** hüceyrələr adlanır. Qapayıcı hüceyrələr ağızçıqyanı hüceyrələrlə birlikdə **ağızçıq aparatını** yaxud **ağızçıq** kompleksini təşkil edir (şəkil 31, 31a).

Qapayıcı hüceyrələrdən hər biri ümumi görünüşünə görə paxla toxumunu xatırladır. Ağızçıq yarığını məhdudlaşdırıran hüceyrələrin çökük divarlarının ağızçıqyanı hüceyrələrin divar-larından daha çox qalınlaşmasıdır. Qapayıcı hüceyrələrin xarici və daxili qilafları kutikula ilə örtülmüşdür. Eninə kəsikdə iki cüt dimdikşəkilli kutikulyar çıxıntılar görünür. Çıxıntılardan birisi ağızçıq yarığının üstündə, digəri isə eks tərəfdə, ağızçıq altın-dakı boşluqla yanaşı olan tərəfdə əmələ gəlir. Buna görə də ağızçıq yarığı qif şəklində genişlənmiş kiçik kanala bənzəyir.

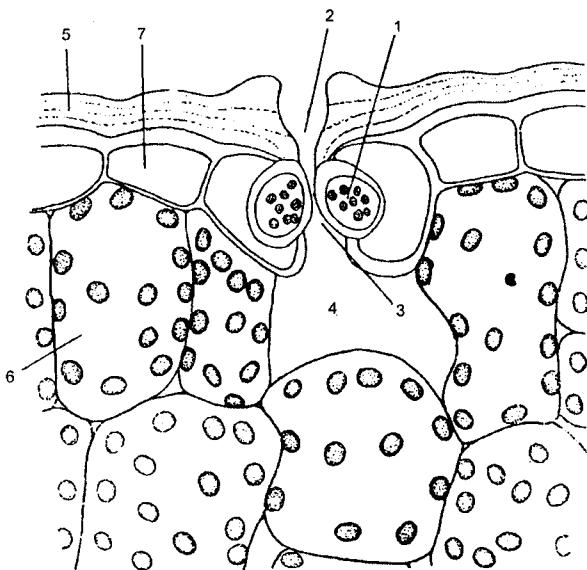
Xarici genişlənmə ön giriş, daxili genişlənmə isə- arxa giriş adlanır. Ağızçıq yarığının mərkəzi hissəsinin eni sabit deyil: onun genişlənməsi vaxtı ağızçıq açılır, daralması vaxtı örtülür (şəkil 31,31a)

Fəaliyyətdə olan qapayıcı hüceyrələr canlıdır, nüvə və xloroplastlar yaxşı müşahidə edilir. Qapayıcı və ağızçıqyanı hüceyrələr arasında çox vaxt plazmadesmalar olur.

Dənli bitkilərin ağızçıqları xüsusi quruluşa malikdirlər. Ümumi görünüşdə onların qapayıcı hüceyrələri uzunsovudur. Həm ağızçıq yarığını məhdudlaşdırınan divarlar, həm də ağızçıqyanı hüceyrələrə yaxın olan divarlar qalınlaşmışdır. Bu qalınlaşmış divarlar arasında hüceyrələrin nazik divarlı sahələrini bağlayan dar kanal qalır. Hüceyrələrdə normal protoplazma mövcuddur, lakin nüvə bu kanalda yerləşən nazik körpüküklə birləşən iki hissədən ibarətdir (şəkil 31.).



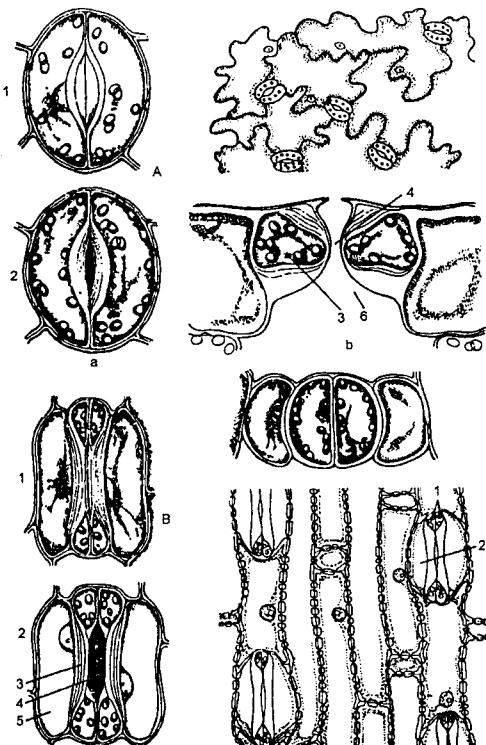
Şəkil 32. Ağızçığın eninə kəsikdə quruluşu: A – qovaqda; B – şəkər çuğundurunda; 1-qapayıcı hüceyrələr; 2-ön qapı; 3-arka qapı; 4-hava boşluğu; 5-epidermis; 6-kutikula; 7-yarpağın lat hissəsi



Şekil 32 a. Öjdaha ağacının yarpaqlarında: 1 – qapayıcı hüceyrələr; 2– ön qapı; 3– arxa qapı; 4 – hava boşluğu; 5 – epidermis; 6-kutikula; 7-yarpağın lət hissəsi

Ağızçıq yarığının açılıb-bağlanması mexanizmi osmotik hadisələrlə bağlıdır, lakin ağızçıqın işində protoplazmanın bütün organoidləri iştirak edir. Bunu onların quruluşunun vaxtaşırı dəyişməsi təsdiqləyir. Belə ki, yem paxlasının açıq ağızçıqlarının qapayıcı hüceyrələrində nüvələr dairəvi yaxud qanadlı, bağlı hüceyrələrdə isə iynəşəkillidir. Açıq ağız-ciqların qapayıcı hüceyrələrində hialoplazma çox asta hərəkət edir, bu onun özlülüyünün artması ilə bağlıdır, bağlı ağızçıqların qapayıcı hüceyrələrində isə hərəkət intensivdir, çünki vakuoldan daxil olan suyun hesabına hialoplazma daha duru olur. Ağızçıqların açılması və bağlanması prosesində vakuolyar sistemin dəyişilikləri həllədici rol oynayır. Bitkidə suyun artıq olması həlinda qapayıcı hüceyrələrin vakuolları əhatə edən hüceyrələrdən və ağızçıqlı boşluqdan suyu aktiv sorur. Vakuolların həcmi və qapayıcı hüceyrələrdə osmotik təzyiq artır. Qilaflara təzyiqin artması nəticəsində ağızçıqları hüceyrələrlə həmsərhəd hüceyrələrin nazik divarları tangentəl istiqamətdə uzanır, qalınlaşmış

hüceyrələr aralanır və ağızçıq yarığı genişlənir. Buradan su bularları xaricə çıxır və qazlar mübadiləsi baş verir (şəkil 33).



Şəkil 33. Noxud (A) və buğdanın (B) yarpağının epidermis: 1 – ağızçıq bağlıdır; 2 – ağızçıq açıqdır; 3 – qapayıcı hüceyrələr; 4 – ağızçıq yarığı; 5 – əlavə (yan) hüceyrələr; 6 – ağızçıqlı boşluq

Məlumdur ki, hüceyrənin sorma qüvvəsinin artması hüceyrə şirəsində olan maddələrin qatılığının artması ilə bağlıdır. Uzun müddət güman edildirdi ki, bu hal assimilyasiya nişastasının hidrolizi vaxtı əmələ gələn və suda həll olan şəkərlərin vakuola daxil edilməsi nəticəsində yaranır. Hal-hazırda müəyyən edilmişdir ki, həmin prosesdə karbohidratların rolü çox məhduddur. Osmotik cəhətdən aktiv olan birvalentli kationların, ilk növbədə kalsium və natrium kationlarının, vakuola daxil edilməsi daha vacib əhəmiyyət kəsb edir. Onlar qapayıcı hüceyrənin organoidlərindən və epidermanın digər hüceyrələ-

rindən vakoula keçirlər.

Ağızciğin bağlanması osmotik təzyiqin azalması ilə izah olunur. Osmotik təzyiqin azalması isə qapayıcı hüceyrələrin vakuollarından suyun və kationların çıxması ilə bağlıdır, onlar qismən qapayıcı hüceyrələrin organoïdlərində toplanır, qismən isə bu hüceyrələrdən çıxarılır; vakuolların həcmi azalır, uzanmış nazik divarlar büzülür, qalınlaşmış divarlar birləşir, ağızciq yarığı yığılır və ağızciq bağlanır.

Ağızciq aparatının fəaliyyəti enerjinin sərf edilməsini tələb edir. Enerjinin mənbəi, ehtimal ki, hidrolizə məruz qalan karbohidratlardır. Bunu qapayıcı hüceyrələrin xloroplastlarında olan nişasta dənələrinin ölçülərinin azalması göstərir. Bağlı ağızciqların qapayıcı hüceyrələrində onlar daha iridir.

Lakin ağızciqların açılması heç də həmişə qapayıcı hüceyrələrin tangental (səthə paralel) istiqamətdə uzanması ilə bağlı deyil. Mamırlarda və bəzi ali sporlu bitkilərdə ağızciq yarığını əhatə edən qapayıcı hüceyrələrin nazik divarları radial istiqamətdə uzanır. Dənli bitkilərdə ağızciğin açılması qapayıcı hüceyrələrin nazikdivarlı **kənar** sahələrinin həcminin artması ilə təmin edilir, hüceyrələr isə bu vaxt qantel formasını alır.

Müxtəlif bitkilər ağızciq aparatının işinin müəyyən ritmikə malikdir. Qapayıcı hüceyrələrin vəziyyəti yalnız bitkide suyun miqdardından yox, həm də bir çox xarici amillərdən, o cümlədən, temperaturdan, havanın tərkibindən və s. asılıdır, lakin aparıcı rol hansısa bir amilə məxsusdur.

Bitkilərin eksəriyyətində ağızciqlar həm gündüz, həm gecə açıq olur, yalnız suyun miqdarının azalması vaxtı bağlanır. İsti saatlarda ağızciqlar adətən bağlıdır, lakin səhra bitkilərində onlar gecələr açıq olur. Bəzi bitkilərdə, məsələn kalanxoe bitkisində, ağızciqlar gecə açılır və gündüz bağlanır.

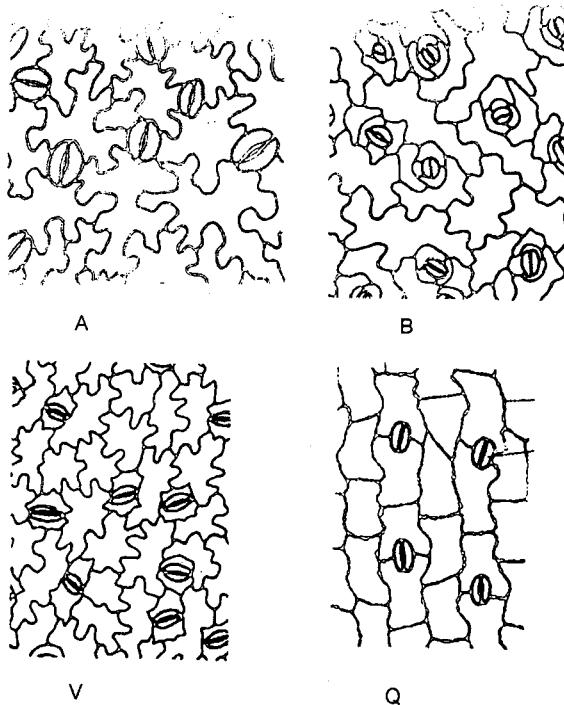
Əmələ gəlmə yoluna görə ağızciq aparatları üç tipə bölünür: **perigen**, **mezogen** və **mezo-perigen**. Ağızciq aparatı əsas epidermal hüceyrələrdən ayrılan və **meristemoid** adlanan hüceyrələrdən əmələ gəlir. Perigen aparatin inkişafı zamanı meristemoid bölünür və yalnız bir cüt qapayıcı, hüceyrə əmələ gətirir. Bu yolla formalasılmış ağızciq adı əsas hüceyrələrlə əhatə olunur (süssən). Mezogen aparatin inkişafı vaxtı meristemoid

ardıcılıqla bir neçə dəfə bölünür və həm qapayıcı həm də ağızçıqyanı hüceyrələri əmələ gətirir (dənli bitkilər, xaççiçəklilər). Mezoperigen aparat yalnız o vaxt formalaşır ki, meristemə id qapayıcı və bəzi ağızçıqyanı hüceyrələri əmələ gətirir.

Tamamilə diferensasiya etmiş epidermada ağızçıq aparatının əmələ gəlmə yolunu çətinliklə təyin etmək olar, buna görə də, daha geniş yayılmış morfoloji təsnifatdan istifadə edirlər. Həmin təsnifat ağızçıqyanı hüceyrələrin miqdarına və ağızçığın uzununa oxuna nisbətən onların yerləşməsinə əsaslanır.

İkiləpəlilərdə ağızçıq aparatlarının 4 tipi geniş yayılmışdır (şəkil 34).

Anomosit, yaxud nizamsız-hüceyrəvi tip qapayıcı hüceyrələrin ətrafında epidermanın əsas hüceyrələrdən fərqlənməyən bir neçə ağızçıqyanı hüceyrənin mövcudluğu ilə səciyyələnir (qaymaqcıçəyi, akonit). Onların yerləşməsində dəqiq qanuna uyğunluq yoxdur. **Anizosit** yaxud qeyri-bərabər hüceyrəli-burada 3 müxtəlif ölçülü ağızçıqyanı hüceyrələr mövcuddur (kələm). **Parasit** yaxud paralelhüceyrəli – qapayıcı hüceyrələrin uzununa, ağızçıq yarığına paralel yerləşən iki ağızçıqyanı hüceyrərlərə təmin edilir (qatıqotu). **Diasit** yaxud iki hüceyrəli- burada da iki ağızçıqyanı hüceyrələr mövcuddur, lakin onların qonşu divarları ağızçıq yarığına peprendikulyar yerləşir (qərənfil). Ağızçıq aparatının **tetrasisit** və **qeksasit** tipləri də müşahidə edilir. Birinci halda ağızçığın ətrafında 4 simmetrik yerləşən ağızçıqyanı hüceyrələr olur: onlardan ikisi ağızçıq yarığına paralel yerləşir, digər ikisi isə qapayıcı hüceyrələrin qütblərinə yanaşı olur (birləpəlilərdən tradeskansiya, ikiləpliliklərdən levkadendron). İkinci halda ağızçıq aparatında 6 ağızçıqyanı hüceyrə olur: Onlardan iki cütü qapayıcı hüceyrələrin uzununa simmetrik yerləşir, iki hüceyrə isə qütblərdə yerləşir. Qapayıcı hüceyrələri bir düz səthdə yerləşən əksər ali bitkilərdən fərqli olaraq, qatırquyuğunda ağızçıq aparatı 2 yarusda yerləşən 4 hüceyrədən ibarətdir: xarici hüceyrələrin cütü öz quruluşuna görə epiderimanın əsas hüceyrələrinə oxşayır, daxili yarusın hüceyrələri qapayıcı hüceyrələr kimi fəaliyyət göstərir.



Şəkil 34. Ağızçıq aparatlarının tipləri: A – apomosit; B – anizosit; V –parasit; Q – diasit.

Bitkinin növündən və həyat şəraitindən asılı olaraq, ağızçıqların sayı və paylanması xeyli dərəcədə dəyişir. Çöl, meşə bitkilərində və bir çox mədəni bitkilərdə yarpaq səthinin 1mm^2 -də onların miqdarı 100-700 olur. Bu yüksək rəqəmi fiziki nöqtəyi-nəzərdən izah etmək olar. Əgər maye ilə dolu olan qablar dəlikli lövhəciklərlə örtülərsə, onda dəliklərin ümumi sahəsinə bərabər vahid sahədən buxarlanmanın sürəti dəliklərin sayı artdıqca yüksələcək (Dalton qanunu).

Hesablamalar göstərmişdilər ki, ağızçıqlar tamamilə açıqdırsa, onda transpirasiya çox yüksək sürətlə gedir, sanki epiderm heç yoxdur. Ağızçıqlar bağlı olanda transpirasiya kəskin azalır və faktiki olaraq, yalnız kutikuladan baş verir. Beləliklə, epiderma qazlar mübadiləsini və transpirasiyanı çox effektiv tənzimləyir.

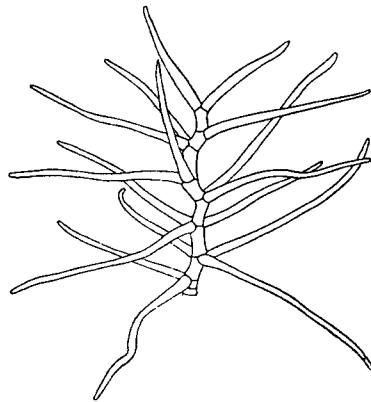
Trixomalar (tükcüklər). Epiderma hüceyrələri xarici çıxıntılar əmələ gətirir ki, onları **trixomlar** (yun.*trichoma*-saç, tük) adı ilə birləşdirirlər. Onlar orqanın tükcüklərini təşkil edir. Trixomlar çox müxtəlifdir, lakin müəyyən növlər, cinslər, hətta fəsilələr üçün tipik qalır. Buna görə trixomların xassələri bitkilərin sistematikasında diaqnostika baxımından geniş istifadə edilir.

Trixomaları **emerqenslərdən** ayırmak lazımdır, onların əmələ gəlməsində yalnız epiderma yox, həm də suberidermal toxumalar iştirak edir. Emerqenslərə qızılğulin, böyürtkanının tikanları aiddir.

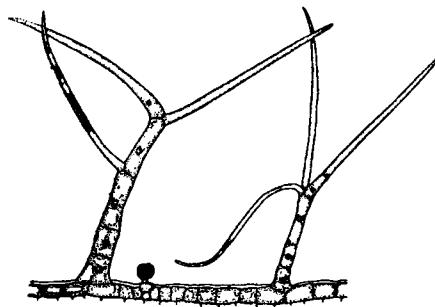
Trixomalar iki funksional növə ayrılır: **ortucu və vəzili**. Örtücü tükcüklər bitkini istilikdən, artıq transpirasiyadan, heyvanlardan müdafiə edir. Onlar bir hüceyrəli və çox hüceyrəli olur. Onlar sadə, şaxəli və ulduzvari şəkildə olur. Örtücü trixomalar uzun müddət canlı qalır, lakin eksər hallarda onlar məhv olur və hava ilə dolur. Bəzi hallarda tükcüklər ağızçıqlar yerləşən yerdə çox qalın örtük əmələ gətirir, məsələn, dəvədabani bitkisinin yarpaqlarının alt tərəfində (Şəkil 35, 35a, 35 b, 36, 37 a, 37b, 38). Lakin ümumi buxarlanma səthini artıraraq, canlı tükcüklər transpirasiyanı artırda bilər, bu da transpirasiya çətinləşən şəraitlərdə yaşayan bitkilər üçün faydalıdır.

Bir hüceyrəli trixomaldan ən sadə quruluşlu **məməciklər** yaxud **papillalardır**. Onlar eksər hallarda çiçək ləçəklərində müşahidə edilir və tozcuğu çox yaxşı tutub saxlayırlar (bə-növşə, acıpaxla). Sapvari tükcüklər papillalar kimi epiderma hüceyrələrinin çıxıntıları olub, daha uzundurlar. Uzun tükcüklər (50-60mm) xüsusən pambıq toxumlarında inkişaf edir. Bir hüceyrəli tükcüklər qabarlı şəkilli (billur otu), qarmaq şəkilli (mayaotu) və budaqlanmış ola bilər.

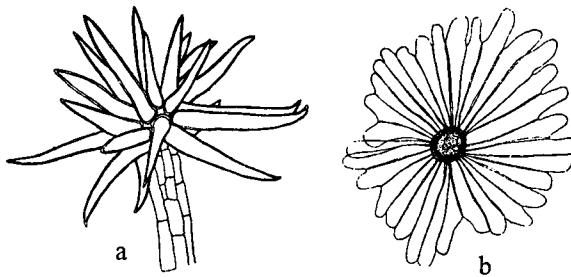
Çox hüceyrəli tükcüklər, bir qayda olaraq, onu əmələ getirən epiderma hüceyrələrindən divarla ayrıılır. Sadə tükcük – birsəralı çox hüceyrəli teldir. Bəzi növlərdə çoxsırı tükcüklər əmələ gəlir. Sadə tükcüklərlə yanaşı budaqlanmış tükcüklər və pulcuqlar da var. Pulcuqları həm də **peltat tükcüklər** adlandırırlar.



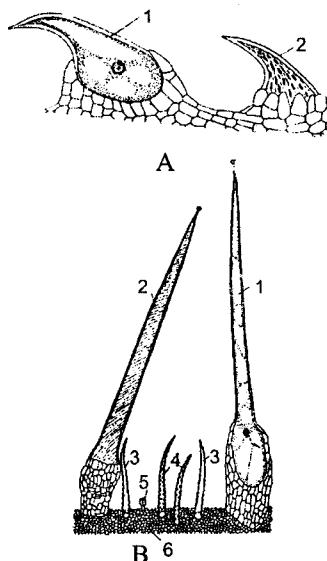
Şəkil 35. Budaqlı tükcük (çinarda)



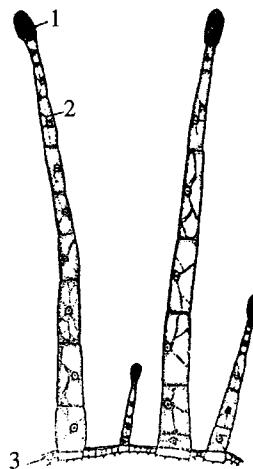
Şəkil 35 a. Budaqlı tükcükler (sığırquyruğunda)



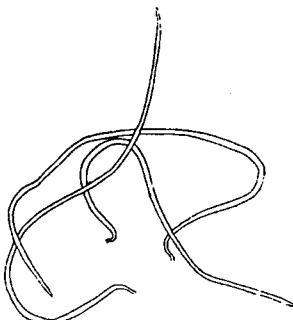
Şəkil 35 b. Tükcükler: a – gərməşovda; b – zeytunda



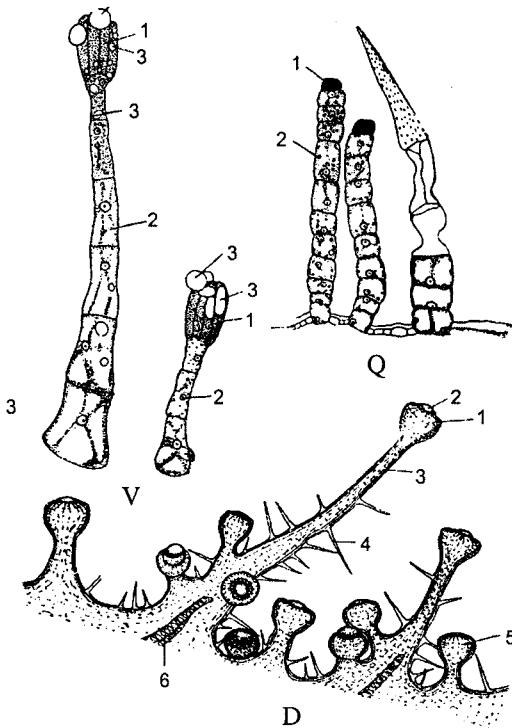
Şəkil 36. Tükcükler. A - qırızılı boya bitkisinde: 1-tükcüyün optiki kəsikdə görünüşü; 2-tükcüyün üstdən görünüşü; B - gicitkanın tükcükleri: 1 və 2 - dalayıcı tükcüklerin optiki kəsikdə (2) və üstdən (2) görünüşü; 3 və 4 -sadə tükcüklerin optiki kəsikdə (3) və üstdən (4) görünüşü; 5- vəzili tükcük



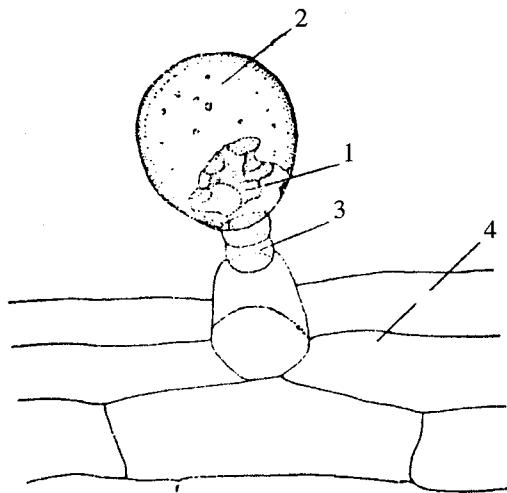
Şəkil 37. Petuniyanın vəzili tükcükleri: 1 – başçıq; 2 – ayaqcıq; 3 – epidermis



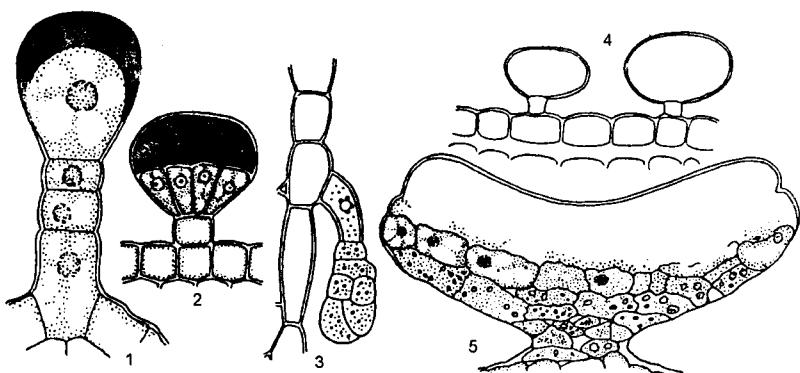
Şekil 37 a. Heyva bitkisində tükcükler



Şekil 37 b. V – antirrinum, Q – günəbaxan, D – sezalpin bitkisinin vəzili tükcükleri. V ve Q: 1 – başçıq; 2 – ayaqcıq; 3 – efir yağı damcıları; 4 – epidermis. D: 1 – başçıq; 2 – başçıqın ifrazat maddələri ilə dolmuş çökək hissəsi, 3 – ayaqcıq; 4 – sadə tükcükler; 5 – ötürüçü topa; 6 – budaqlanmayan vəzili tükcük



Şəkil 38. Ətirşahın vəzili tükcükləri: 1 – başçıq; 2 – ayaqcıq; 3 – efir yağı damcıları; 4 – epidermis



Şəkil 39. Vəzili tükcüklər və peltat (qalxanvari) vəzi: 1 – pelarqoniyanın tükcüyü; 2 – rozmarin tükcüyü; 3 – kartof tükcüyü; 4 – sirkən bitkisinin qabarcıq şəkilli tükcüklər; 5 – qara qarağatın yarpağının peltat vəziləri

Örtücü tükcüklərin funksiyaları onların həyat müddətində dəyişir. Ağızçıq aparatının formalasmasından əvvəl əmələ gələn ən cavan tükcüklər çox nazik qılafa və zəif inkişaf etmiş kutikulaya malikdirlər və adətən çox yaxşı transpirasiya edirlər. Bu funksiya ağızçıqlara keçəndən sonra tükcüklərin qılafi və kutikula qalınlaşır, əksər hallarda protoplazma məhv olur,

hüceyrələrin boşluqları hava ilə dolur. Belə tükcükler orqanın səthində açıq rəngli örtük təşkil edirlər. Həmin örtük Günəş şüalarını əks edir və bitkini suyun itirilməsindən və istidən müdafiə edir. Yaşla əlaqədar tükcüklerin bir hissəsi tökülür.

Örtüci tükcükler bütün bitkilerdə məhv olmurlar. Uzunbar bənövşəsində (*Senpoliya*), məsələn, protoplazmada xlorofil dənələri mövcuddur və yarpağın bütün ömrü boyu saxlanılır.

Vəzili tükcükler də bir hüceyrəli və çox hüceyrəli ola bilər. Bir hüceyrəlilərdən gicitikanın yandırıcı tükcüklerini göstərmək olar, onları çox vaxt ötürücü tükcüklerə aid edirlər. Tükcük-retortəşəkilli hüceyrədir ki, onun genişlənmiş hissəsi subepidermal toxumalardan ibarət olan kürsüyə batırılmışdır. Bununla əlaqədar bu tükcükler emerqenslər sayılır. Tükcüyün üst hissəsi sərbəst, aşağı, tədricən daralan hissəsi qalın silisiumdan ibarət olan divara malikdir. Onun ucunda nazikdivarlı, dəri ilə toqquşanda asanlıqla ayrılan kiçik başçıq yerləşir. Tükcük dəriyə batır, histaminlərlə və asetilxolinlə zəngin olan mayeni ifraz edir, nəticədə yanış hissiyatı yaranır. Bəzi tropik gicitikanların tükcüklerindən alınmış yanıqlardan insan yaxud heyvan məhv ola bilər.

Çox hüceyrəli tükcükler adətən başçıqlıdır. Belə tükcüyün bəzi hallarda bir hüceyrəli yaxud çox hüceyrəli, çox uzun ayağı olur. Ayaq başçıqla qurtarır, başçıq isə kürəşəkilli hüceyrədən yaxud kutikula ilə örtülmüş hüceyrələr qrupundan ibarətdir. Vəzili tükcükler adətən örtüci tükcüklerdən daha çox yaşayırlar.

Tükcükler müxtəlif növü tükcük örtüyü yaradır. **Məxməri** – papillarla, ipəkvəri – nazik, düz, səthə yapışmış, gilli – əyri tükcüklerlə yaranır. Qalın, adətən lələkvari tükcükler – **keçəvari**, səthdən ayrılan qısa sadə tükcükler isə **xovlu** tükcük örtüyünü əmələ gətirir. Qalındıvarlı tükcükler **qılaqxar**, bərk tükcükler **kiprikvari** tükcük örtüyünü əmələ gətirir. Bərk tükcükler orqanın kənarlarında yerləşir. Tükcük örtüyü bir və bir neçə tipli tükcüklerdən ibarətdir. O, bərabər və qeyri-bərabər ola bilər. Yarpaq ayasının alt və üst tərəfləri əksər hallarda tükcük örtüyünə görə fərqlənir. Çox vaxt tükcükler yalnız damarların uzununa yaxud şaxələnmə yerlərində inkişaf edir, bəzi bitkilərin gövdələrində tükcükler uzununa sıralarla yerləşir.

KÖKÜN BİRİNCİ ÖRTÜCÜ TOXUMASI

Yerüstü vegetativ orqanların epidermasına uyğun gələn cavan kökün xarici birqatlı toxuması **rizoderma** (lat.*rizos*-kök, *derma*-dəricik) yaxud **epiblema** (yun.*epiblema*-örtük) adlanır.

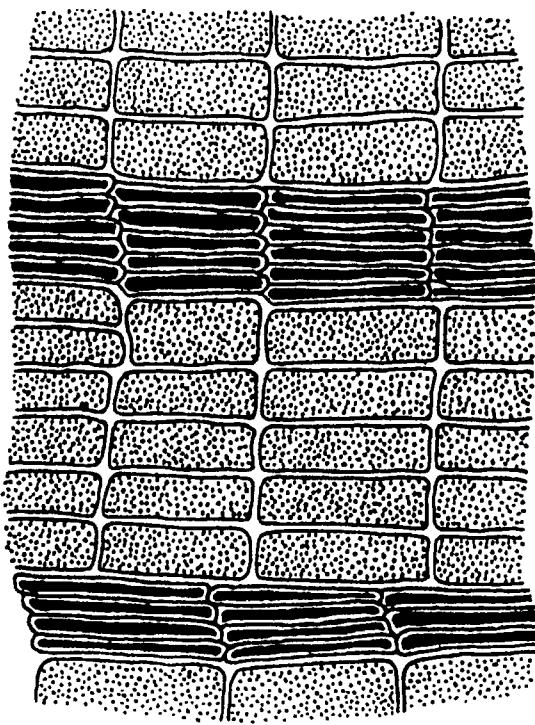
Bu toxuma kök tellərini əmələ getirir. Kök telləri torpaqda suyu və suda həll olmuş mineral maddələri udur. Bununla əlaqədar olaraq rizoderma bitkinin absorbsiya sisteminə aid edilir.

Kökün birinci örtücü toxuması **ekzoderma** (yun. *exo-xaricdən*, *derma*-dəricik) rizodermanın altında yerləşən çoxbucaqlı, sıx yerləşən və qılafları suberinləşmiş parenxim hüceyrələrdən ibarət olub, kök tellərinin məhv olmasından sonra diferensiasiya edir. Beləliklə, ekzoderma nə mənşəinə görə, nə də hüceyrələrin quruluşuna görə epiderma ilə eyni-ləşdirilə bilməz.

İKİNCİ ÖRTÜCÜ TOXUMA

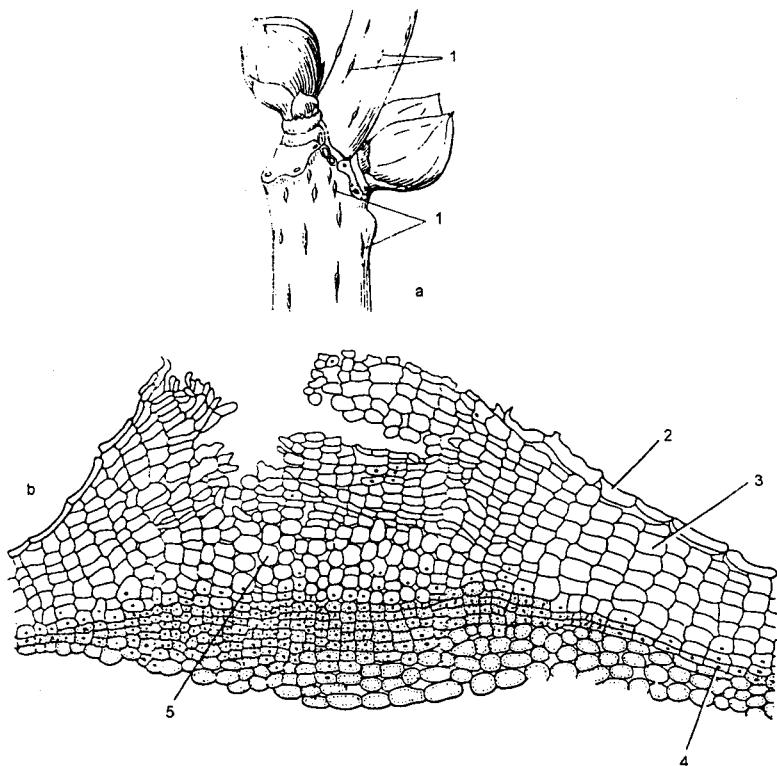
Müxtəlif bitkilərdə və onların orqanlarında birinci örtücü toxumaların həyat müddəti eyni deyil. Otvari bitkilərin yarpaq və gövdələrində epiderma, sporlu və örtülütoxumlu bitkilərin köklərində olan ekzoderma kimi, onların həyatlarının sonundak saxlanılır.

Ağacvari bitkilərin gövdələrində, ikilepəli və çılpaqtoxumlu bitkilərin köklərində ikinci qalınlaşma baş verir və birinci örtücü toxumalar ikinci örtücü toxuma – **mantar** yaxud **fellema** ilə əvəz edilir. Fellogen (mantar kambisi) və felloderm (mantar parenximi) ilə birlikdə onlar mürəkkəb çoxqatlı örtücü toxumanın – **peridermanın** tərkibinə daxil olurlar. Fellogen fellema və fellodermanın arasında yerləşir. Fellogen – birqatlı məristemadır, qısa eninə kəsikdə lövhəyə oxşar hüceyrələrdən ibarətdir (şəkil 40).



Şəkil 40. Tozağacının periderması

Adətən, fellogenin hüceyrələri sabit toxumaların canlı hüceyrələrindən iki ardıcıl periklinal istiqamətdə bölünmə nəticəsində ayrıılır. Əksər hallarda o, epidermada subepidermal qatda və hətta əsas organların ən dərin qatlarında formalaşır. Əmələ gəlmış üç hüceyrədən ortada yerləşəni fellogenin hücey-rəsi olur. Periklinal istiqamətdə bölünərək, fellogenin hüceyrələri xaricə fellem hüceyrələrini, daxilə isə – felloderma hücey-rələrini əmələ gətirir. Əksər hallarda fellema hüceyrələri çox, felloderma isə 1-3 hüceyrə qatından ibarət olur. Fellodermanın hüceyrələri canlıdır, xaricdən fellogenin hüceyrələrinə oxşar-dır. Onların tərkibində ehtiyat maddələri olur. Bu maddələr fel-logendə istifadə olunur (şəkil 41).



Şəkil 41. Mərciməklər: a – kəndalaş bitkisinin budağında mərciməklərin xərici görünüşü; b mərciməyin eninə kəsiyi: 1-mərcimək; 2-epidermisin qalıqları; 3-mantar; 4-fellogen; 5-doldurucu toxuma

Yeni əmələ gəlmış mantar hüceyrələri, praktiki olaraq, felogenin hüceyrələrindən fərqlənir. Yeni hüceyrələr periferiyaya sıxışdırılır və diferensiasiyaya məruz qalır. Hüceyrənin böyüməsi sona çatmamışdan əvvəl onun birinci qılaflına suberin toplanır. Suberin bəzi hallarda mum qatları ilə növbələşir. Protoplazma tərəfindən suberin qatının üzərinə ikinci sellüloza qılaflı yığılır. Mantar hüceyrələrinin ditvarlarında məsamələr olmur. Qılafların mantarlaşmasından sonra hüceyrələrin protoplazması məhv olur, onların boşluqları hava ilə yaxud da boz və ya qəhvəyi rəngli qətran və aşı maddələrlə, tozağacının man-

tar hüceyrələri isə ağıt tozşəkilli maddə ilə – **betuillinlə** dolur. Bəzi bitkilərdə, məsələn tozağacı və zanbaq ağacında, manta-rın nazik divarlı hüceyrə qatları daha qalın divarlı və boşluqları dar olan hüceyrə qatları ilə növbələşir. Şam, küknar və qara şam ağaclarında mantar 2 – 3 növ hüceyrələrdən ibarətdir: qalın qılaflı adı hüceyrələr, divarları çox nazik, girintili – çıxıntılı şəffaf radial (antiklinal) hüceyrələr (süngərvari mantar) və **felloidlər**. Felloidlərin çox qalın qılafları mantarlaşıır, odunlaşır və onların cəmi **daşlaşmış mantar** adlanır. Felloidlər yalnız iynəyarpaqlılarda yox, həmçinin yarpaqlı ağacvari bitkilərdə (zeytin ağacında) inkişaf edir.

Mantarın hüceyrələri sıx yerləşir (hüceyrəaları olmur).

Mantarın əsas əhəmiyyəti – suyun itirilməsindən müdafiədir. Lakin mantar digər funksiyaları da yerinə yetirir. Mantar bitkini xəstəlik törədən orqanizmlərin daxil olmasından da müdafiə edir. Bu mantarın parçalanmağa qarşı yüksək davamlığı, mantarın fasılısız yeniləşməsi və xarici qatların tökülməsi ilə təmin edilir. Çoxillik mantar ağacların gövdəsinə və budaqlarına mexaniki möhkəmlik verir, fellogen isə mantarın yeni qatlarını əmələ gətirərək, yaranmış zədələri sağaldır və, nəhayət, mantar örtüyü kiçik istilik keçiriciliyinə malik olduğundan (onun hüceyrələri hava ilə dolu olur) bitkini temperaturun kəskin dəyişikliyindən qoruyur.

MƏRCİMƏKLƏR

Epidermada qazlar mübadiləsi ağızçıqlar vasitəsilə baş verir. Peridermin əmələ gəlməsindən sonra epiderma məhv olur və tökülür, mantarın altında yerləşən canlı toxumaların qazlar mübadiləsində tələbatı artır. Buna görə də peridermada qazlar mübadilesini təmin edən **mərciməklər** – keçid dəlikləri formalasır (şəkil 41). Ağacvari bitkilərin əksəriyyətində onlar zoğun inkişafının birinci ilində yaranır.

Mərciməklərin inkişafı peridermanın əmələ gəlməsindən əvvəl başlayır. Adətən subepidermal hüceyrələrin bölünməsi nəticəsində bir neçə ağızçığın altında epidermanı bir az qaldıran təpəciklər əmələ gəlir. Nəticədə bu yerlərdə epi-

derma dağılır. Təpəciklərin hüceyrələri əksər hallarda dairəvi, nazik divarlı və rəngsizdir, çünki burada xloroplastlar olmur. Hüceyrələr aralılıqlarla ayrılır. Bu hüceyrələrin cəmi mərciməyin doldurucu toxumasını təşkil edir. Sonra bu toxumanın altında mərciməyin hüceyrələri linza şəklində olan fellogeni formalaşır. Bu fellogenin hüceyrələri parenxim hüceyrələrin periklinal istiqamətdə bölünməsi nəticəsində əmələ gəlir.

Mərciməyin fellogen hüceyrələri çox ensiz hüceyrəaları ilə ayrılır, lakin bunlar yerinə doldurucu toxuma və daha dərində yerləşən toxumalar arasında qazlar mübadiləsi üçün kifayətdir. Fellogen hüceyrələri periklinal istiqamətdə bölünərək, bu toxumanın yeni hüceyrələrini xəricə ayırır, nəticədə mərciməyin ölçüləri artır. Həmin hüceyrələr əvvəl yasti olur. Sonra onlar böyükür və dairəvi olur. Onlar arasında hüceyrəalarları əmələ gəlir.

Mərciməklərin əmələ gəlməsindən sonra fellogen gövdənin bütün ətrafında əmələ gəlir və peridermin daxilində olan mərciməyin fellogenini ilə birləşir.

Cədvəl 2

Epiderma və mantarın (fellemanın) müqayisəli xarakteristikası

| <i>Əlamət</i> | <i>Epiderma</i> | <i>Fellema</i> |
|--|--|---|
| Genezis | Protodermadan (birinci toxuma) | Fellogendən (ikinci toxuma) |
| Sitologiya | Divarlar sellulozadan ibarətdir, qeyri-bərabər qalınlaşmışdır. Protoplazma fəaliyyətdədir. | Divarlar suberinləşmiş, bərabər qalınlaşmışdır. Protoplazma tədricən məhv olur. |
| Komplekslərdə iştirakı | — | Periderma, qabiq |
| Xarici mühitlə əlaqənin təmin edilməsi | Ağızçıqlar | Mərciməklər |

Doldurucu toxumanın quruluşuna görə mərciməklər fərqli olur. Bəzi bitkilər (armud, qovaq) bu toxuma nazikdivarlı, boş yerləşən və qalınadivarlı, six yerləşən hüceyrələrin növbələşən qatlarından ibarətdir. Bütün hüceyrələrin qilafları mantarlaşır. Digər bitkilərdə (cökə, kəndalaş, göyrüş) doldurucu toxuma yumşaqdır, onun hüceyrələrinin qilafları mantarlaşmır. Belə mərciməklərdə vegetasiya dövrünün sonunda fellogen qapayıcı adlanan hüceyrələrin coxsıralı six qatını əmələ gətirir. Burada çox ensiz hüceyrəaları mövcuddur. Yazda doldurucu toxumanın yeni hüceyrələrin təzyiqindən qapayıcı qat dağılır və ventilyasiya güclənir. Tozağacında, fistiqda, gavalıda doldurucu toxuma mantarlaşmış hüceyrələrin ensiz qatları ilə növbələşən boş mantarlaşmamış hüceyrələrin enli qatlarından ibarətdir. Mantarlaşmış hüceyrələr boş toxumani bərkidərək, payızda və qışda qapayıcı qat rolunu oynayır.

Müxtəlif bitkilər mərciməklərin forması ilə fərqlənir. Adətən onlar peridermanın səthindən azca qalxan kiçik ziyilciklər şəklindədir. Ağcaqovaq, qovaqda onlar romb formasındadır. Vaxt keçdikcə onlarda çatlar əmələ gəlir. Tozağacının gövdəsində və çoxillik budaqlarında mərciməklər ağ fonda qara nöqtələrdən ibarət xarakter şəkil əmələ gətirir.

Köklərdə adətən mərciməklər olmur, lakin bataqlıqda böyükən şam ağacında onlar müşahidə edilmişdir. Bu halda təbii ki, onların əmələ gəlməsi ağızçıqlarla bağlı deyil.

ÖLÜ QABIQ - ÜÇÜNCÜ ÖRTÜCÜ TOXUMA

Ağacvari bitkilərin əksəriyyətində hamar peridermanı çatlı ölü qabıq yaxud ritidom əvəz edir. Ölü qabıq alma ağacında 0,6-8 ildən, vələsdə -50 ildən sonra müşahidə edilir. Bəzi ağaç növlərində (çinar, evkalipt) ölü qabıq heç əmələ gəlmir (şəkil 42).

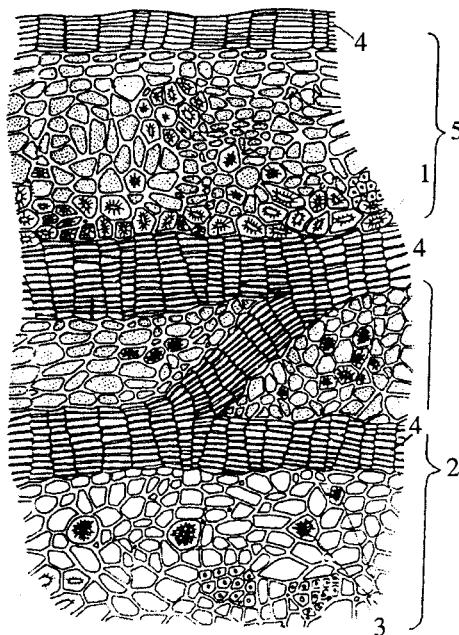
Ölü qabıq qabığın daha dərin toxumalarında peridermin yeni qatlarının təkrar əmələ gəlməsi nəticəsində formalasır. Bu qatların arasında yerləşən canlı hüceyrələr məhv olur. Beləliklə, ölü qabıq mantarın və qabığın digər məhv olmuş toxumalarının növbələşən qatlarından ibarətdir, yəni ölü qabıq toxumalar

kompleksidir və çox mürəkkəb histoloji tərkibə malikdir.

Ölü qabığın toxumaları gövdənin qalınlaşması ilə birlikdə uzana bilmir. Tez yaxud gec gövdədə çatlar əmələ gəlir. Bu çatlar dərinlikdə yerləşən canlı toxumalara çatmırlar.

Periderma və ölü qabığın arasında olan sərhəd məhz bu çatların əmələ gəlməsinə görə görünür (xüsusən tozağacında). Burada periderma (tozağacının ağ qabığı) qara çatlı ölü qabiq ilə əvəz edilir.

Qalın ölü qabiq ağacların gövdələrini mexaniki zədələnmədən, temperaturun kəskin dəyişməsindən müdafiə edir.



Şəkil 42. Palid ağaçının ölü qabığı (ritidom): 1 – liflər; 2 – ikinci qabiq; 3 – druzlar; 4 – periderma; 5 – birinci qabığın qalıqları

ƏSAS YAXUD PARENXİM TOXUMALAR

Bitkinin müxtəlif orqanlarının əsas kütləsini təşkil edən toxumalar bu ad altında birləşir. Onları həmçinin doldurucu əsas parenxima yaxud sadəcə parenxima (yun.parenxima-tam mənası

ilə doldurulmuş) adlandırırlar. Əsas toxuma nazikdivarlı canlı hüceyrələrdən ibarətdir. Hüceyrələr arasında hüceyrəarası boşluqlar mövcuddur. Parenxim hüceyrələri müxtəlif funksiyalar yerinə yetirirlər: fotosintez, ehtiyat maddələrin saxlanması, maddələrin udulması və s.

Assimilyasiya, yaxud xlorofil daşıyan parenxima xlorenxima (yun.chloros-yaşıl, enxima-toxuma) adlanır. Assimilyasiya toxumaları nisbətən sadə quruluşa malikdir. Hüceyrələr parenxim, nazikdivarlı, eynicinslidir. Hüceyrədə mərkəzi vakuol, hüceyrə divarı yanındakı sitoplazma qatında nüvə və digər orqanoidlər yerləşir. Orqanoidlər arasında ən vacibi xloroplastlardır. Xloroplastlar adətən hüceyrənin divarı uzununa bir qatla yerləşir. Xloroplastların belə yerləşməsinin uyğunlaşma əhəmiyyəti var: hüceyrədə xloroplastların miqdarı yüksəkdir, onlar bir-birini çox az kölgələyir və xaricdən daxil olan CO_2 mənbəyinə yaxın ola bilirlər. İşıqlanmadan və qazlar mübadiləsi şəraitində asılı olaraq xloroplastlar asanlıqla hərəkət edir. Zəif işıqda onlar hüceyrənin səthinə paralel, yəni düşən şüalara perpendikulyar olan divarların yanında yerləşir. Parlaq işıqda plastidlər düşən şüalara paralel olan yan divarlara tərəf yerlərini dəyişirlər. Bu vəziyyətdə işıq bilavasitə plastidlərə düşmür, səpələnərək, onları bərabər işıqlandırır. Qaranlıqda plastidlər, əsasən, hüceyrənin daxili divarlarının yaxınlığında yerləşir. Xlorenximanın böyükən hüceyrələrində xloroplastların miqdarı 5 dəfə və daha çox artır; həmcinin ribosomların və tilakoidlərin miqdəri da artır. Xloroplastların ümumi həcmi hüceyrə protoplazmasının həcminin 70-80%-ni təşkil edə bilər. Fotosintez maksimuma çatandan sonra, yetkinlik yaşında olan hüceyrədə qocalmanın təyin edən əks xarakterli dəyişikliklər müşahidə edilir.

Böyükən hüceyrələrdə xloroplastlar əksər bitkilərdə 5-10 gün müddətində formalaşır. Onların mövcudluğunun və qocalmasının müddəti bir neçə həftədən (otvari bitkilərdə, yarpağı tökülen ağaclararda) bir neçə ilə qədər (həmişəyaşıl bitkilərdə) davam edir.

Xlorenxima – əsas meristemanın törəmələri olan toxumaların növ müxtəlifliyinin biridir. Xlorenximanın hüceyrələri plazmodesmaları olan ilk qılafa, mərkəzi vakuola və sitoplaz-

manın divaryanı qatına malikdir.

Məlumdur ki, fotosintez üçün işiq lazımdır. Bununla əla-qədar olaraq xlorenxima bilavasitə şəffaf dəriciyin altında, ya-xud da bir az dərinlikdə yerləşir. Bu toxuma ən yaxşı yarpaqlar-da və cavan gövdələrdə inkişaf etmişdir, çiçəyin kasa yarpaqla-rında, dişicikdə, bir çox bitkilərin dəyməmiş meyvələrində olur.

Xlorenxima hüceyrələri izodiametrik, val yaxud kürəşə-killi, silindirik və s. ola bilər. Qılafin daxili hissəsinin çıxıntıla-rından əmələ gələn büküklər hüceyrənin daxili boşluğununu xeyli dərəcədə artırır və bunun nəticəsi olaraq – divarları düz olan hüceyrələrlə müqayisədə sitoplazmanın divaryanı qatında plas-tidlərin daha yüksək miqdarının yerləşməsinə imkan yaranır. Belə büküklü hüceyrələr şam ağacının iynəyarpaqlarına məx-susdur.

Yarpağın xlorenximası **mezofil** (yun. *mesos*-orta və *phyllon*-yarpaq) adlanır. Mezofil eyni hüceyrələrdən ibarət olan cənincinsli, yaxud **sütunvari** və **süngərvari** toxumalara diferen-siasiya edir. Sütunvari mezofilin hüceyrələri six birləşir, sün-gərvari mezofilin hüceyrələri oval olur və boş yerləşir. Sütunva-ri mezofil ən yüksək fotosintetik aktivliyə malikdir, süngərvari mezofildə ağızçıqlarla bağlı olan hüceyrəaları sistemi yaxşı inkişaf etmişdir. Buna görə də bu toxuma qazlar mübadiləsində intensiv iştirak edir.

Fotosintez yalnız ixtisaslaşmış parenxim hüceyrələrində baş vermir. Kölğəsevən bitkilərdə bu funksiyani epidermanın hüceyeərləri yerinə yetirir. *Adiantum* cinsindən olan bəzi qıjılarda epiderma hüceyrələrinin alt (daxili) divarları onların boş-luguna daxil olan büküklər əmələ gətirirlər. İkilepəli bitkilərin cavan gövdələrində xloroplastlar subepidermal mexaniki toxumanın-kollenximanın hüceyrələrində müşahidə edilir.

Beləliklə, fotosintezdə bitkilərin müxtəlif toxumaları iştirak edə bilər, lakin yalnız xlorenximada bu funksiya həm əsas-dır, həm də yeganədir.

Bütün fotosintetik toxumalar üçün səthdə yerləşmə-səciyyəvidir, bu da işiq enerjisindən daha optimal istifadə et-məyə imkan verir.

EHTİYAT PARENXİMİ

Bitkilərdə sintez edilmiş üzvi maddələr dərhal istifadə edilmir. Onların çox hissəsi ehtiyat halında toplanır. Karbohidratlar digər kimyəvi birləşmələr üçün ilk material olur. Həmin maddələr ehtiyat toxumalarının hüceyrələrində toplanır. Ehtiyat toxumaları, fotosintetik toxuma kimi əsas parenxim sisteminə aiddir. Birillik bitkilərdə onun miqdarı çox deyil, çoxillik bitkilərdə isə xüsusi orqanlarda – kök yumrularında, soğanaqlarda, kökümsovlardada – çox yaxşı inkişaf edir, lakin adı köklərdə və gövdələrdə də müşahidə edilir. Ehtiyat maddələri özəkdə, ilk qabiqda, floema və ksilema parenximasında, şirəli meyvələrin meyvəyanlığında toplanır. Toxumlarda ehtiyat maddələri bila-vasitə rüşeymdə, yaxud da xüsusi toxumalarda – triploid endospermndə və ya diploid perispermndə toplanır.

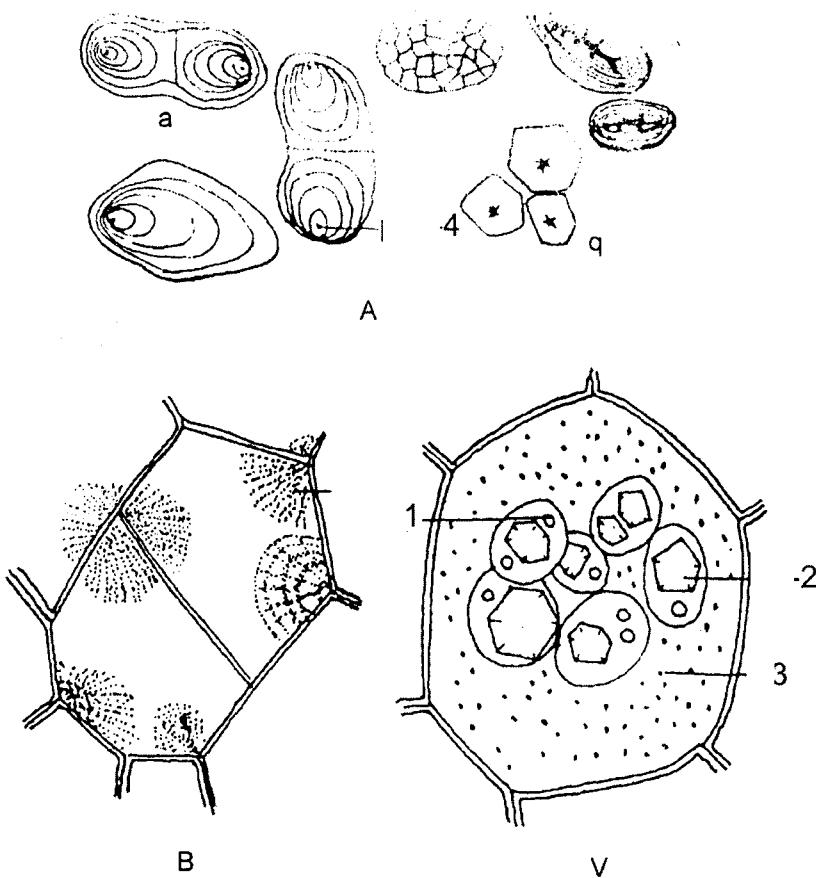
Ehtiyat toxumalar adətən izodiametrik, çoxbucaqlı yaxud dai-rəvi, canlı qılaflarında sadə məsamələr olan hüceyrələrdən ibarətdir. Toplanan maddələrin vakuollarda, hialoplazmada, plastidlərdə, qı-lafla yerləşməsindən asılı olaraq həmin hüceyrələrin quruluş xüsusiyyətləri deyişir.

Maddələr bərk yaxud həll olunmuş halda olur. Nişasta və ehtiyat zülalları bərk dənələr (nişasta və aleyon dənələri) formasında toplanır (şəkil 43).

Hüceyrənin əksər hissəsini tutan vakuollarda suda həll olan karbohidratlar toplanır: **monosaxaridlər** – əksər hallarda qlükoza və fruktoza, **disaxaridlər** (saxaroza) və bəzi **polisaxaridlər**. Monosaxaridlər üzümün, şaftalının, qarpızın, qarğıdalının meyvələrində müşahidə edilir, şəkər çuqundurunun kök-meyvələri saxaroza ilə zəngindir. Polisaxaridlərdən ən geniş yayılmış inulindir. Onun molekulu polimerizasiya əmsalı kiçik olan heksozalardan ibarətdir ($C_6H_{10}O_5$)₈₋₁₀. Spirin təsiri altında inulin iynəşəkilli kristallar əmələ gətirir, onların toplanma formaları sfera yaxud onun hissəsi şəklindədir. Ona görə onları sferokristallar adlandırırlar. İnulin mürəkkəbçiçəklilərin yeraltı orqanlarının ehtiyat toxumalarında toplanır, zəngçiçəyində və həmçinin soğanın bəzi növlərində müşahidə edilir.

Cox vaxt hüceyrə şirəsində həll olunmuş halda qlikozidlər

olur: məsələn, badam toxumlarında amiqdalin və qesperidin (sitrus bitkilərin meyvələrində).



Şəkil 43. Bitki hüceyrələrində ehtiyat maddəlinin yığılmış formaları: A – ikinci (ehtiyat) nişastanın dənələri: a-sadə, yarımmürəkkəb, mürəkkəb dənələr (kartof yumruları); B-vələmirin endosperminin hüceyrələrindən mürəkkəb dənə; V-lobya toxumun ləpə hüceyrəsində sadə dənələr; q-düyüün endosperm hüceyrələrində nişasta dənələri; B – inulinin sferokristalları; V – gənəgerçeyin endosperm hüceyrələrində mürəkkəb aleyron dənələri və yağı damlları: 1-qloboid, 2-zülal kristalları, 3-yağı damlları, 4- törədici mərkəz

Toxumların ehtiyat toxumalarının hüceyrələrinin xırda vakuollarında ehtiyat zülalı – **aleyron** – toplanır. Toxumun yetişməsi vaxtı **aleyron** yaxud protein dənəsi formalaşır.

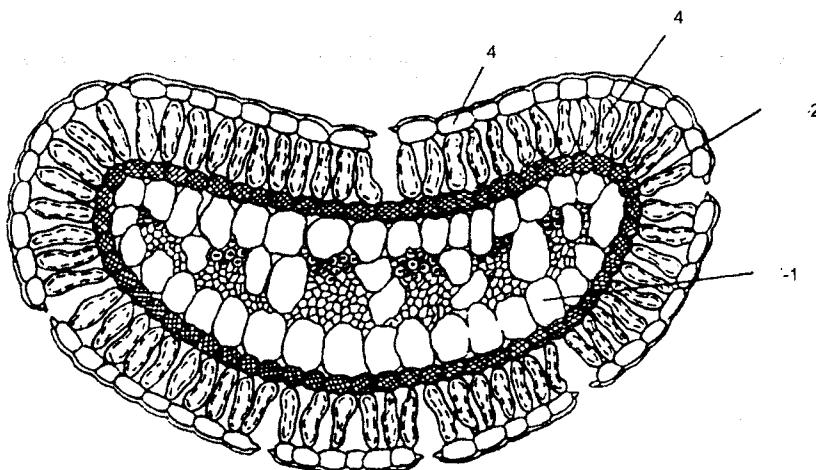
Hüceyrənin ehtiyat orqanoidlərindən **amiloplastlar** çox böyük əhəmiyyət kəsb edirlər. Amiloplastlar - leykoplastların növmüxtəlifliyidir. Burada xloroplastlarda əmələ gələn assimiliyasiya nişastanın hidrolizi nəticəsində formalaşan suda həll olunan şəkərlərdən nişastanın ikinci sintezi baş verir. Bəzi bitkilərdə leykoplastlarda zülal-**protein** toplanır. Belə plastidlər **proteinoplastlar** adlanır. Lipidlərin yaxud yağların ehtiyat funksiyasını yerinə yetirən digər orqanoillərdən **sferosomları** qeyd etmək olar.

Sitoplazmanın maye fraksiyası – **hialoplazma** da yağları toplayır. Yağ damlları xaricdən sferosomlara oxşayır, lakin onlardan fərqli olaraq membransızdır. Yağ damlları birləşir və hüceyrənin orqanelləri arasında olan boşluqları doldurur. Mülayim iqlimli ölkələrdə böyük bitkilərin toxumlarında (kətan, günəbaxan) maye yağlar, tropik bitkilərin toxumlarında kakaо, hind qozu palması, cövüzdə bərk yağlar üstünlük təşkil edir.

Ehtiyat toxumaların hüceyrələri bir yox, bir neçə üzvi maddələrin tutumları ola bilər. Belə ki, noxudun toxumlarında nişasta və aleyron, gənəgərçəyin toxumlarında yağ və aleyron toplanır.

Qilaflarda çox vaxt **hemisellüloza** toplanır, nəçticədə onlar xeyli dərəcədə qalınlaşır.

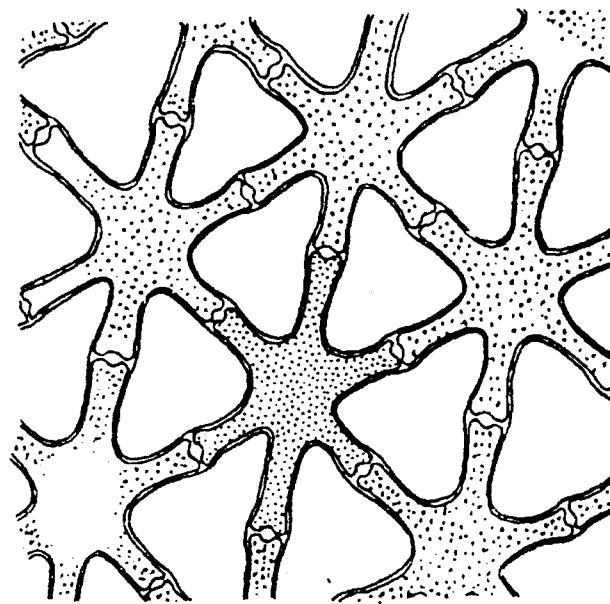
Üzvi maddələrlə yanaşı hüceyrələr suyu da ehtiyat halında toplayırlar. Suyu toplayan toxumalar əsasən arid (dəmyə) iqlimin bitkiləri üçün səciyyəli nazikdivarlı, canlı, iri vakuolludur, digər hallarda isə – ölü, qlafları odunlaşmışdır. Suyu saxlayan hüceyrələr epidermanın (əncirin yarpaqlarında) yaxud əsas meristemanın törmələri ola bilər. İkinci halda suyu toplayan toxuma **hipoderma** adlanır (ananasın yarpaqlarında, şam ağacının iynəyarpaqlarında). Suyu toplayan bəzi toxumalarda selik olur **selik** suyu yaxşı saxlayır. Selik vakuollarda (kaktuslarda), yaxud da bütün protoplazmanın selikləşməsi nəticəsində əmələ gəlir (şəkil 44).



Şəkil 44. Sieda (*Suoeda arcuata*) bitkisinin yarpağının eninə kəsiyi: 1-su saxlayan toxuma (aerenxima); 2- əhatədici hüceyrələr; 3 – epidermis; 4 - xlorenxima

Bütün orqanlarda və təxminən bütün toxumalarda əlaqəli sistemlər yaradan hüceyrəaları mövcuddur. Hü-ceyrəaları sistemi çoxsaylı dəliklər vasitəsilə xarici atmosferlə əlaqələnir. Buna baxmayaraq, hüceyrəalarının qaz tərkibi atmosferin qaz sistemindən kəskin fərqlənir. Bunun səbəbi ondan ibarətdir ki, öz həyat fəaliyyəti prosesində (otosintez, tənəffüs, transpirasiya) hüceyrələr hüceyrəalarına bəzi qazları ifraz edir, digərlərini isə udurlar. Çox vaxt bitkilərdə hüceyrəaları irihüceyərəli toxuma əmələ gətirir. Əgər bu toxumada ventilyasiya funksiyası üstünlük təşkil edirsə, onu **aerenxima** (yun.*aer*-hava, *enxima*-burada toxuma) adlandırırlar (şək. 45).

Əksər hallarda aerenxima parenxim toxumalarının özünə-məxsus modifikasiyasıdır. Bəzi hallarda isə aerinximanın tərkibinə mexaniki, ifrazat və digər hüceyrələr daxil olur. Normal qazlar mübadiləsini və daxili toxumaları oksigenlə təmin edilməsini çətinləşdirən mühitdə aerenxima xeyli dərəcədə güclü olur, məsələn, suya batırılmış yaxud bataqlıqda bitən bitkilərdə.



Şəkil 45. Cığotunun gövdəsində aerenxima

SORUCU TOXUMALAR

Sorucu toxumalar bitkilərin həyatında vacib rol oynayır. Onlar vasitəsilə xarici mühitdən su və suda həll olmuş maddələr bitkiyə daxil olur. Onlar öz quruluşlarına görə və bitkilər arasında yayılma dərəcəsinə görə çox müxtəlifdir. Bütün cavan köklərin səth qatı – **rizoderma** ən böyük əhəmiyyət kəsb edir. Rizoderma vasitəsilə kökə torpaqdan su və həll olmuş maddələr udulur. Sorucu toxumaların digər növləri bitkilərin müəyyən sistematik qruplarında müşahidə edilir və ya onların mövcudluğu xüsusü yaşama şəraitinə uyğunlaşma ilə bağlıdır. Dənli bitkilərin rüşeyminin qalxanında sorucu lay yerləşir. Parazit bitkilərdə qaustoriyalar əmələ gəlir. Onların köməyi ilə həmin bitkilər sahib bitkinin gövdəsinə daxil olur. Hidropotlar əsasən su bitkilərinin yarpaqlarında əmələ gəlir.

MEXANİKİ TOXUMALAR

Bütün yerüstü bitkilərin orqanlarının mexaniki ağırlıqlara davamlılığı və zədələnmədən müdafiəsi bütün orqanların və toxumaların qarşılıqlı əlaqəsi nəticəsində baş verir. Toxumaların arasında mexaniki (armatur yaxud dayaq) toxumalar vacib rol oynayır.

Su bitkilərində bu toxumalara tələbat zəifdir yaxud heç yoxdur, su onları çox yaxşı saxlayır, çünkü suyun sıxlığı havanın sıxlığından bir neçə dəfə çoxdur. Rütubətli şəraitlərdə yaşayan kiçik bitkilərdə də mexaniki toxumalar çox zəif inkişaf edir.

Birhüceyrəli yosunlarda fasiləsiz elastiki qılf mövcuddur. Bu qılf xarici skelet rolunu oynayır və turqor vəziyyətində orqanızmin sabit formasını təmin edir. Çoxhüceyrəli bitkilərdə canlı hüceyrələr öz birhüceyrəli əcdadlarının xüsusiyyətlərini saxlayırlar. Əgər çoxhüceyrəli orqanızmin ölçüləri kiçikdirsə və o suya batırılmış vəziyyətdədirse, nazik qılf orqanızmin möhkəmliyinin və formasının saxlanması üçün kifayətdir. Lakin iri yerüstü bitkilər üçün bu dayaq sistemi kifayət deyil, onlarda xüsusi mexaniki toxumalar əmələ gəlir və hüceyrələrin qılafları qalındır. Hüceyrələrin canlı möhtəviyyatı məhv olandan sonra da bu qılaflar orqanızmin dayağı ola bilər.

Mexaniki toxumalar əksər hallarda öz funksiyalarını yalnız bitkinin digər toxumaları ilə birlikdə yerinə yetirirlər və gövdənin karkasını yaxud armaturunu əmələ gətirirlər. Hüceyrələrin formasından, hüceyrə divarlarının kimyəvi tərkibindən və onların qalınlaşmanın tipindən asılı olaraq, mexaniki toxumalar iki növə bölünür: **kollenxima və sklerenxima**. Bu toxumalar qalındıvarlı, əksər hallarda divarları odunlaşmış olan hüceyrələrdən ibarətdir. Çox vaxt bunlar ölü hüceyrələrdir. Hüceyrələrin formaları müxtəlif olur: əsas orqanlarda prozenxim, yarpaqlarda və meyvələrdə isə parenxim hüceyrələrdir.

Kollenxima (yun.*kolla*-yapışqan, *enxima*- toxuma) – əsas meristemanın törəməsidir. Büyüyən orqanlar üçün bu toxuma

vacib əhəmiyyət kəsb edir, çünki onun hüceyrələri uzanma qabiliyyətinə malikdir. Kollenxima birillik gövdələrdə, yarpaqlarda, yarpaqların saplaqlarında müşahidə edilir. Kollenxima parenxim, uzununa çəkilmiş (gərilmiş) yaxud da tipik prozenxim tipli hüceyrələrdən ibarətdir; onların uzunluğu 2 mm-dək olur, hüceyrələrin ucları küt, iti yaxud çəpəki olur.

Kollenxim hüceyrələri bölünmə qabiliyyətini uzun müddət saxlayırlar. Adətən onların tərkibində xloroplastlar olur, ona görə də fotosintezdə iştirak edirlər.

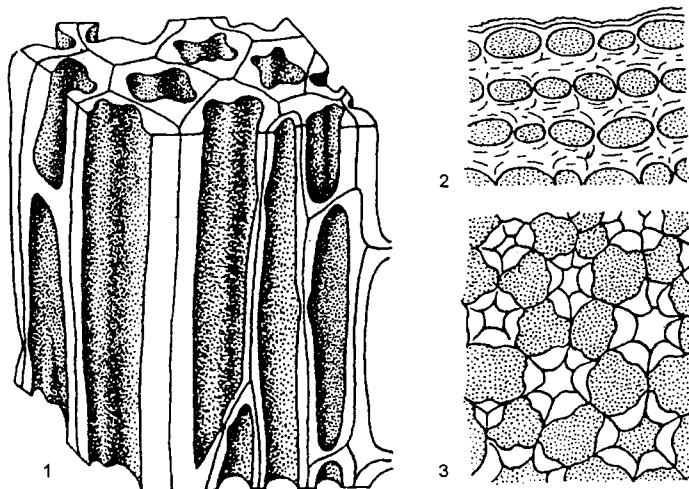
Kollenxim hüceyrələrinin qilafları qeyri – bərabər qalınlaşır, yəni bəzi sahələr nazik qalır, digərləri isə çox qalınlaşır. Qalınlaşmış sahələrdə pektin maddələrlə və hemisellüloza ilə zəngin olan qatlar əsasən sellüozadan ibarət olan qatlarla növbələşir. Pektinin olması qilaflın yüksək su tutumunu təmin edir. Suyun miqdarı bütün qilaflın kütləsinin 60 – 70%-ni təşkil edir. Suyun yüksək miqdarı bucaqlı qalınlaşmalarда müşahidə edilir.

Qilaflın xüsusiyyətləri kollenximanın bitkidə rolü ilə izah edilir. Kollenxima cavan zoqlarda (köklərdə yox) çox tez əmələ gəlir, bu vaxt uzununa gərilmə (uzanma) hələ davam edir. Əgər bu vaxt möhkəm toxumalar əmələ gəlsəydi, orqanların uzanması mümkün olmazdı. Kollenxima isə cavan orqanların möhkəmliyini təmin edərək, əhatə edən toxumaların uzanması ilə bərabər özü də uzanma qabiliyyətinə malikdir. Kollenxim hüceyrələrinin qilaflarının **plastik** (qalıq) uzanması yalnız canlı tərkibin aktiv iştirakı ilə mümkündür, çünki hüceyrələrin tərkibi qilafların kimyəvi tərkibinə və teksturasına təsir göstərir. Deməli, plastik uzanma yalnız canlı hüceyrələrin qilaflarına məxsusdur. Kollenximanın qilafları odunlaşdır, nəticədə onların plastikliyi saxlanılır.

Kollenximanın xüsusiyyətlərindən biri ondan ibarətdir ki, o öz funksiyalarını yalnız turqor vəziyyətində yerinə yetirir. Yarpaqlar yaxud cavan gövdələr suyu itirsələr, bu halda qilafların nazik sahələri qarmon kimi bükülür, zoqlar solur, yəni onlar elastikliyini itirir və sallanırlar. Kollenximanın hüceyrələrində

xloroplastların mövcudluğunun, çox güman ki, turqorun saxlanmasına bilavasitə aidiyyəti var.

Hüceyrə qilaflarının qalınlaşmasının xarakterinə görə kollenximanın 3 tipini ayıırlar: **bucaqlı**, **lövhəli** və **boş** (Şəkil 46).

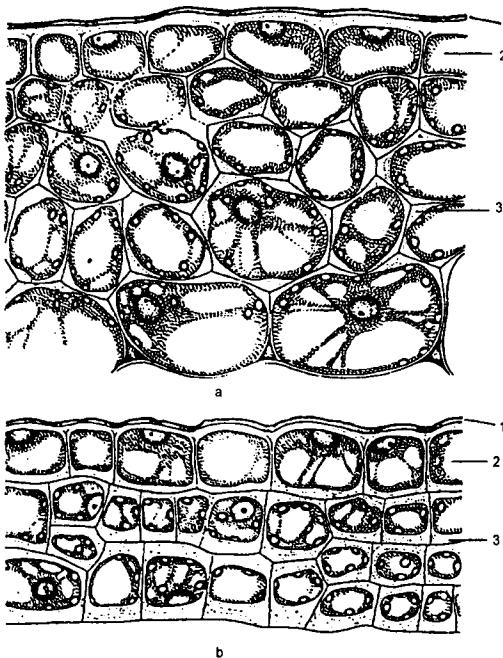


Şəkil 46. Kollenxima: 1 – bucaqlı kollenximanın həcmi təsviri; 2 – lövhəli kollenximanın eninə kəsiyi; 3 – boş kollenxima

Bucaqlı kollenximada 3-5 qonşu hüceyrənin qilaflarının künclərdə qalınlaşan hissələri birləşir və 3-, 5-bucaqlılar əmələ gətirirlər. Bu kollenxima qabaq, turşəng, danabaşığın gövdələrində müşahidə edilir.

Lövhəli kollenximada qilafların qalınlaşmış hissələri parallel qatlarla yerləşir (günəbaxanın gövdəsi, bir çox ağacvari bitkilərin cavan gövdələri).

Boş kollenximada birləşən qalınlaşmış sahələr arasında hüceyrəaları olur. Kollenximanın bu növü aerenximanın əmələ gəlməsini təmin edir. Boş kollenxima xanımotu, dəvədabanı bitkilərinin gövdələrində inkişaf edir (Şəkil 47).



Şəkil 47. Kollenxima: a – çuğundur yarpağının saplaşında bucaqlı kollenxima; b – günəbaxanın gövdəsində lövhəli kollenxima: 1-kutikula; 2- epiderma; 3-kollenxim hüceyrələrinin qalınlaşmış divarları

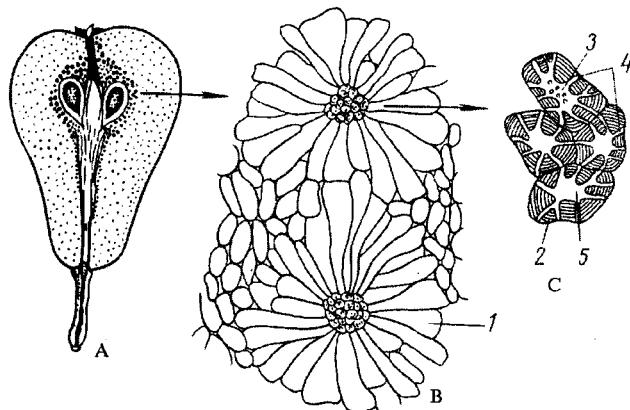
Kollenximadan fərqli olaraq, sklerenxim hüceyrələrinin qilafları bərabər qalınlaşır və, bir qayda olaraq, odunlaşmış olur. Onların inkişaf prosesində protoplazma dağılır. Ona görə də **sklerenxima** (yun. *skleros*-bərk, *enxima*-toxuma) ölü toxumadır. Sklerenxima öz funksiyalarını protoplazma məhv olduğundan sonra yerinə yetirir. Sklerenxim hüceyrələrin qilafları poladın möhkəmliyinə yaxın olan yüksək möhkəmliyə malikdirlər. Dinamik ağırlığa müqavimət göstərmək qabiliyyətinə görə onlar polada üstün gəlirlər, çünki deformasiyaya məruz qalmırlar. Liqninin toplanması (odunlaşma) qilafların möhkəmliyini və basılıb əzilməyə müqavimət göstərmə qabiliyyətini artırır. Lakin odunlaşma nəticəsində qilaflar çox incə (zərif) olur. Bəzi hallarda sklerenximanın hüceyrələri odunlaşdır, yəni istisna təşkil edir.

Kətan liflərinin yüksək texnoloji keyfiyyətləri onlarda odunlaşmanın olmaması ilə izah edilir.

Sklerenxima iki növ hüceyrələrdən ibarətdir:

1. **Liflər** – ucları iti və 1-2-qatlı qalın qilafları olan prozənim hüceyrələrdir. Qilaflarda azsaylı, sadə, çat şəkilli məsamələr var; eninə kəsiklərdə hüceyrələr çoxbucaklı yaxud dairəvidir;
2. **Sklereidlər** – şaxələnmiş yaxud çoxqatlı qalın qilafları olan parenxim hüceyrələrdir. Qilaflarda çoxlu məsamə kanalları var (şəkil 48).

Sklerenximanın lifləri əsas meristemanın törəmələri ola bilər (qızılaların vegetativ orqanlarında, çılpaqtoxumlu və örtülütoxumlu bitkilərin yarpaqlarında, birləpəli bitkilərin köklərində və gövdələrində). İkiləpəli bitkilərin gövdələrində sklerenxima liflərinin əmələ gəlməsində qalıq meristema adlanan toxuma iştirak edir, yəni zoğun apikal meristemə bilavasitə davam etdirən və gövdədə böyümə konusundan aşağıda yerləşən meristemadır. Bu meristemadan yalnız sklerenxima yox, həmçinin prokambi də əmələ gəlir. Belə sklerenxima prokambidən əmələ gəlmiş birinci örtücü toxumaları həmişə əhatə edir. O, qərənfil, qabaq, ətirşah fəsiləsi və ikiləpəli bitkilərin digər fəsilələrinin gövdələrində müşahidə edilir.



Şəkil 48. Armud meyvəsinin sklereidləri. A) armudun meyvəsi (uzununa kəsik); B) parenxim hüceyrələrin arasında sklereidlər qrupu; C) sklereidlər. 1. parenxim hüceyrələr; 2. hüceyrə divarı; 3. sadə məsamə (planda); 4. sadə məsamə kəsikdə; 5. hüceyrə boşluğu

Sklereidlər bir neçə yolla əmələ gəlir. Birinci, canlı nəzərdən hüceyrələrin sklerifikasiyası nəticəsində əmələ gəlir. **Sklerifikasiya** – üç mərhələli prosesdir və aşağıdakılardan ibarətdir: 1) qılafların kəskin qalınlaşması, nəticədə hüceyrənin boşluğu azalır; 2) qılafların odunlaşması; 3) protoplazmanın ardıcılıqla məhv olması. İkinci, sklereidlər əsas meristemadan əmələ gəlir (çayın, kameliyanın yarpaq ayalarında). Üçüncü, protodermanın hüceyrələrindən (paxlalı bitkilərin toxumlarının qabıqlarında). Dördüncü, differensiasiya etmiş parenxim hüceyrələrdən (bir çox ağacvari bitkilrin qabığında). Qozun qabığı, albalı, gavalı, ərik meyvələrinin çeyirdəyi skleidlərdən ibarətdir; armud və heyvanın dəyməmiş meyvələrinin lətində də skleidlər çoxdur. Meyvələrdə sklereidlər yalnız mexaniki rol oynamır, həmçinin toxumaları temperaturun dəyişməsindən, bakteriyalar və göbələklərlə yoluxmasından qoruyur.

Morfoloji cəhətdən sklereidlər çox müxtəlifdir. Qısa, adətən izodiametrik formalı sklereidlər **braxisklereidlər** yaxud **daşlaşmış hüceyrələr** adlanır. Bu sklereidlərin ən geniş yayılmış tipidir. Şaxələnmiş sklereidləri **astroskle-reidlər** adlandırırlar. Onlar adətən hüceyrəaları olan toxumada inkişaf edirlər.

Bəzi hüceyrələr sklerifikasiyadan əvvəl uzununa həddindən artıq böyükür və liflərə oxşayırlar. Belə sklereidlər **liflərəoxşar** adlanır. Əsil liflərdən onlar mənbələri və qılafların quruluşu ilə (daha məsaməli və çoxqathlı) fərqlənir. Baldır sümüklərini xatırladan sklereidlər **osteosklereidlər** adlanır.

Liflərlə və sklereidlərlə yanaşı ali bitkilərdə qeyd edildiyi kimi, mexaniki funksiyani yerinə yetirilməsinə ixtisaslaşan hüceyrələr də ötürüçü toxumların tərkibinə daxildir. Bu oduncaq lifləri (**libriform** (lat.*liber*-ağaclığı)), lub yaxud floema lifləridir. Sklereidlər çox vaxt ağacvari bitkilərin ikinci floemasında inkişaf edir (tozağacı, qızılıağac). **Felloidlər** adlanan daşlaşmış hüceyrələr bəzi iynəyarpaqlıların (şam ağacı, küknar) mantarında (fellemində) müşahidə edilir.

Təbii ki, bu elementlər əsil sklerenximanın liflərindən və sklereidlərindən mənşəinə görə fərqlənirlər, buna görə də onlar sklerenximanın komponentləri sayılmır, yerləşdiyi toxuma-

ların quruluş elementləri sayılırlar.

F.Qaberlandt bitkilərin qalındıvarlı odunlaşmış hüceyrələrinin cəmini, mənbələrindən asılı olmayaraq, **stereom** adlandırmacı təklif etmişdir. Onun quruluşu və topoqrafik xüsusiyyətləri müxtəlif mexaniki amillərin təsirinə bitkilərin davamlığını müəyyən edir.

Bitki müxtəlif növlü mexaniki yüklənməyə müqavimət göstərmək qabiliyyətinə malikdir. Nazik küləş çöpü ağır sünbüllü və yarpaqları saxlayır, küləkdə yellənir, lakin sinmir. Ağacların gövdələri yüksək mexaniki yüklənməyə davam gətiir.

Huk və Qryu bitkilərin quruluşunun məqsədə uyğunluğunu mexanika nöqtəyi – nəzərindən izah etməyə çalışmışdır. Lakin bir çox illərdən sonra 1874 ildə Şvendener bitkilərin müxtəlif orqanlarında mexaniki toxumaların paylanması mühəndis – texniki hesablamalar nöqtəyi – nəzərindən dəqiq öyrənmişdir.

Bitkilər iki növ yüklənməyə məruz qalır: **statik** və **dinamik**. **Statik** ağırlıq qüvvəsinin (çətirin kütləsi – vegetasiya dövrü artır, yarpaqların və meyvələrin tökülməsindən sonra azalır, budaqların səthinə düşən qar), **dinamik** küləyin şiddəti, yağışın və dolunun zərbələri ilə təmin edilir.

Bitki həyatının müxtəlif dövrlərində yüklənmənin ikisinin də təsirinə məruz qaldığından tikinti – mexaniki nöqtəyi – nəzərindən bitki kompleks konstruksiyanı xatırladır. Mexaniki toxumaların yerləşməsində iki əks meyl yaranır: mərkəzdən qaçan və mərkəzəqaçan. Cavan böyüyən orqanlar üçün yüklənmənin təsirinə davamlıq ən vacib xüsusiyyətlərdən biridir, bu da mexaniki toxumaların orqanın periferiyasında yerləşməsi ilə təmin olunur, yəni mərkəzdən qaçan meyl reallaşır. Ağacların gövdələrində və çoxillik budaqlarında dayaq rolunu ikinci oduncaq oynayır, onun həcmi kambinin fəaliyyəti nəticəsində hər il artır. Praktiki olaraq oduncaq gövdənin və budaqların daxili hissəsini təşkil edir. Köklərdə isə mexaniki toxumalar mərkəzdə yerləşir.

ÖTÜRÜCÜ TOXUMALAR

Ötürücü toxumalar haqqında ümumi məlumat

Bitkilərin morfoloji təkamülündə qazanılmış ən böyük üstünlük qidalanmanın müxtəlif yollarına cavabdeh olan iki ixtisaslaşmış orqanın-torpaqdan su və mineral maddələri udan kök və fotosintez prosesində üzvi maddələri əmələ gətirən yarpağın yaranması olmuşdur. Fotosintez, eləcə də bəzi amin turşularının və hormonların sintezində iştirak edən kökün böyüməsi və fəaliyyəti suyun iştirakı olmadan gedə bilmir. Digər tərəfdən kökün böyüməsi və fəaliyyəti üçün yarpaqlarda sintez edilən üzvi maddələrin daxil olması tələb olunur. Bitkidə maddələrin hərəkəti onlarda xüsusi ötürücü toxumaların: **ksilema** yaxud **oduncağın** və **floema** yaxud alt qabığın (**lub**) inkişafı ilə mümkün olur. Torpaqdan köklərlə udulan su və həll olmuş mineral maddələr qalxan istiqamətdə ksilema ilə hərəkət edir, floema ilə enən istiqamətdə – yarpaqdan kökə tərəf assimilyasiya məhsulları, əsasən, karbohidratlar, hərəkət edir.

Ksilemani və floemanı **vaskulyar** (lat.*vascularis*-borulu) **meristemalar** – prokambi və kambi əmələ gətirir. Prokambidən əmələ gəlmış ötürücü toxumalar birinci toxumalara, kambidən əmələ gəlmış isə – ikinci toxumalara aiddir. Birinci ksilema və floema **protoksilemaya** və **protofloemaya** bölünür. Bu toxumaların elementləri bitki orqanlarının inkişafının ilk mərhələlərində prokambi hüceyrələrindən diferensiasiya edir və həmçinin daha sonralar əmələ gələn metaksilemaya və metafloemaya bölünür. Birinci ötürücü toxumalar bütün ali bitkilərdə, ikinci toxumalar isə əsasən çılpaqtoxumlu və örtülü toxumlularda müşahidə edilir.

Floemanı və ksilemani təşkil edən hüceyrələr əvvəllər yalnız maddələrin daşınmasını həyata keçirirdilər. Bitkilərin təkamülü prosesində bu hüceyrələrin bir neçə quruluş tiplərinə diferensiasiyası baş vermişdir. Onlardan bəziləri maddələrin keçirilməsi funksiyasını saxlamış, digərləri isə başqa funksiyaları, o cümlədən mexaniki, maddələrin toplanması, onların ifrazı funksiyalarını yerinə yetirməyə başlamışdır. Beləliklə, ey-nicinsli quruluşa malik olan sadə toxumalardan ötürücü toxu-

malar həm elementlərin tərkibinə görə, həm də onlara məxsus olan funksiyaların müxtəlifliyə görə mürəkkəb toxumalara çevrilmişdirlər. Ağacvari bitkilərin ikinci ötürüçü toxumaları xüsusi olaraq mürəkkəb quruluşa malikdirlər.

Ksilemaya və floemaya bir sıra ümumi xüsusiyyətlər məxsusdur.

1. Onlar bitkidə fasiləsiz şaxələnmiş sistem yaradır.
2. Ksilema və floema – mürəkkəb toxumalardır, yəni onların tərkibinə müxtəlif elementlər - ötürüçü, mexaniki, ehtiyat və ifrazat – daxildir. Təbii ki, onlardan ən vacibləri ötürüçü elementlərdir.
3. Ötürüçü elementlər həm ksilemada (traxeidlər və borular), həm də floemada (ələkvəri elementlər) maddələrin axını istiqamətində uzanır.
4. Ötürüçü elementlərin divarlarında məsamələr yaxud iki tərəfə çıxan dəliklər mövcuddur (maddələrin keçirilməsinə yüngülləşdirmək üçün).

KSİLEMA YAXUD ODUNCAQ

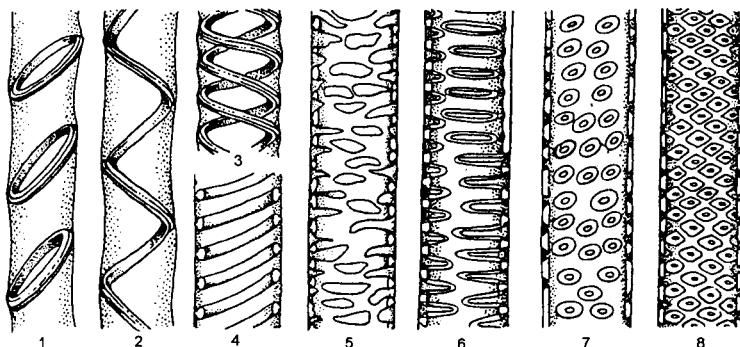
Ksilemanın (yun. *xylon*-kəsilmiş ağac) yaxud oduncağın əmələ gəlməsi bitkilərin quruda yaşamağa keçməsinin nəticəsidir. Quruda yaşayan ilk bitkilərdə, çox güman ki, xüsusi ötürüçü toxumalara tələbat yox idi. Yüksək rütubətlik şəraitində yaşayan bitkilərin ölçüləri kiçik idi, su canlı hüceyrələrə osmos yolu ilə daxil olur və hüceyrə şirəsinin qatlıq qradienti istiqamətində hərəkət edirdi. Təkamül prosesində bitkilərin ölçüləri artır, müxtəlif uyğunlaşmalar əmələ gəlirdi. Bu uyğunlaşmalardan biri hüceyrələrin prozennim forma əldə etməyi idi. Nəticədə protoplazmalar məhv olurdu. Bu da şübhəsiz, suyun sərbəst hərəkəti üçün yolu asanlaşdırıldı. Lakin quruda tez-tez yaranan su çatışmazlığı sayəsində hüceyrələr susuzlaşır, onların nazik divarları turqoru itirir, su molekulları arasında olan ılışmə qüvvələri hesabına qlaflar hüceyrə daxilinə doğru dərtlər, nəticədə suyun uzunmüddətli defisiti vaxtı hüceyrə yastılaşırıdı.

Ksilemanın iki xüsusi su keçirən elementləri məlumdur: **traxeidlər** və **traxeylər** yaxud borular.

Traxeidlər – prozennim hüceyrələrdir və bilavasitə pro-

kambinin hüceyrəsindən yaxud kambinin inisal hüceyrəsindən əmələ gəlir. Traxeidin inkişafı güclü vakuollaşma ilə müşayiət edilir. Traxeidin böyüyən ucunda orqanoidlərin sayı çox olur, hüceyrə qilaflının böyüməsində iştirak edən Holci aparatı aktiv vəziyyətdə olur. Lizosomların (sitosomlar) miqdarı artır, onların tərkibində olan hidrolitik fermentlər traxeidin daxilinin həll edilməsini (lizisi) həyata keçirirdilər. Traxeidlərin boşluqları ardıcılıqla su ilə dolur. Su axını ilə traxeidin tərkibi hüceyrədən kənar edilir. Bir traxeiddən digərinə məhlulların daxil olması divarlardan filtrasiya yolu ilə, dəqiq deyilsə, haşıyəli məsamələrdən keçməklə baş verir.

Qilafların qalınlaşmasının xarakterinə, ölçülərinə və birinci qılf sahələrinin yerləşməsinə görə traxeidlərin üç növü məlumdur: **halqavari**, **spiral** və **məsaməli** (şəkil 49).



Şəkil 49. Traxeal elementlərdə qalınlaşma tipləri (1-5) və yan divarların məsaməliyi (6-8): 1 – halqavari; 2-4 – spiral; 5 – torşəkilli; 6 – pilləli; 7 – qarşılıqlı; 8 – növbəli

Halqavari traxeidlərdə ikinci qılf bir-birinə yaxın yaxud aralı olan halqa şəklində əmələ gəlir. Bu traxeidlərin divarlarında yalnız birinci qılfdan ibarət olan maksimal ölçülü sahələr mövcuddur. Su defisiti vaxtı onların hüceyrənin içərisinə əyilməsinə baxmayaraq, halqavari qalınlaşmalar divarların yaxınlaşmasına mane olur. Spiralşəkilli qalınlaşmalar spiral kimi burulmuş lentləri xatırladır. Çox vaxt eyni traxe-

iddə həm halqavari, həm spiral qalınlaşmalar müşahidə edilir. Halqavari və spiralşəkilli traxeidlər protoksilemanı təşkil edir. Onlar həm ən qədim, həm də müasir yerüstü bitkilər üçün səciyyəvidir. Halqavari və spiral su ötürən elementlərdə uzanma qabiliyyətinə malik olan geniş nazikdivarlı sahələrin mövcudluğu çox vacibdir, əsas orqanların aktiv apikal böyüməsi, nəticəsində onlar uzanır. Bu vaxt halqalı qalınlaşmalar arasında məsafələr artır, spiral qalınlaşmalar isə uzanır.

Məsaməli traxeidlərin ən qədim tipi **pilləli** traxeidlərdir. Filogenezdə onlar spiral qalınlaşmaların burumlarının qismən birləşməsi və six toplanması nəticəsində əmələ gəlir. Bu traxeidlərdə yalnız məsamələr qalınlaşdırılmış və odunlaşdırılmış. Suyu keçirən elementlərdə məsamələr həmişə haşıyelidir. Traxeidlərin yan divarlarında onların yerləşməsinin xüsusiyyətləri məsaməliyin xarakterini təyin edir.

Pilləli traxeidlərdə məsamələr traxeidin hər divarında bir sıradə yerləşir. Bu traxeidlərdə məsamələrin ümumi görünüşü divarın eninə uzanmış vəziyyətdə, yəni məsamələrin aperturaları çat şəklindədir. Pilləli traxeidlər əksər ali sporlu bitkilərin metaksilemasında olur; bəzi çılpaqtoxumlularda onlar ikinci ksilemanın tərkibinə daxil olur.

Cədvəl 3

Ksilemanın və floemanın histoloji tərkibi

| Toxuma | Ötürücü kompleks | |
|----------|--|--|
| | <i>Ksilema-oduncaq</i> | <i>Floema – lub(qabıq)</i> |
| Ötürücü | Traxeylər (borular) Traxeidlər | Ələkvəri borular və Peyk-hüceyrələr |
| Mexaniki | Sklerenxima. İkinci oduncaqda oduncaq lifləri (librifrom) adla- nır | Sklerenxima. İkinci qabıqda qabıq lifləri adlanır. |
| Əsas | Oduncaq parenximası | Qabıq parenximası |

Traxeyalar yaxud borular boru bugumu adlanan bir çox hüceyrələrdən ibarətdir. Filogenezdə traxeyanın bugumları traxeidlərdən formalaşır və bir çox bitkilərdə onlar ucları dim-

dik şəklində olan uzun hüceyrələrdir. Traxeyanın bugumları bir-birinə məsamələrlə yox, bugumların axırıncı divarlarında olan iki tərəfi açıq dəliklər (perforasiyalar) vasitəsilə əlaqələnir. Perforasiyanın olmağı traxeidlərlə müqayisədə traxeyanı suyu daşıyan daha mükəmməl element kimi qiymətləndirməyə imkan verir, çünkü bugumdan buguma hərəkət edən su məsamənin membranları kimi manələrdən asanlıqla keçə bilir. Eninə kəsikdə traxeyalar adətən girdədir, traxeidlərdən ibarətdir.

Bəzi qızılaların metaksilemasında traxeyaların bugumları, traxeidlər kimi yan divarlarında pilləli məsamələrə malikdir. Çılpaqtoxumlarda traxeyalar efedra, velviçiya bitkilərinin ikinci ksilemasında müşahidə edilir. Məsələn, efedrada çoxsaylı perforasiyalar yan divarlarda bu və ya digər dərəcədə nizamsız yerləşir, onlar kürəşəkillidir və haşiyəli məsamələrin membranlarının parçalanması nəticəsində əmələ gəlirlər. Diametrleri haşiyəli məsamənin diametrindən böyük olan perforasiyalar **efedroid** adlanır. Qnetum və velviçiya bitkilərində bir neçə perforasiyalar birləşir və bugumların uclarında əksər hallarda bir perforasiya əmələ gəlir.

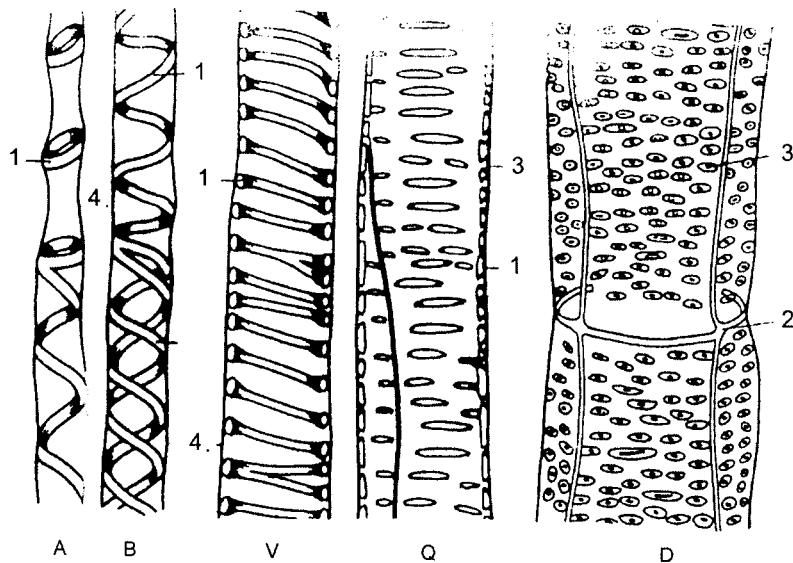
Yuxarıda göstərilən bitkilərin hamısında traxeyaların miqdarı azdır və funksional yükü əsasən traxeidlər yerinə yetirir. Yalnız örtülütoxumlarda traxeyalar suyu keçirən əsas elementlərdir. Elə bitkilər də var ki, onların ksileması yalnız traxeidlərdən ibarətdir, məsələn troxodendron bitkisində. Bir çox örtülütoxumlarda traxeidlərlə yanaşı traxeyalar mövcuddur. Əksər hallarda protoksilema halqavari və spiral traxeidlərdən ibarətdir, lakin bu bitkilərin nisbətən azsaylı nümayəndələrində (dənli bitkilər, bəzi paxlalı bitkilər, mürəkkəbçəkklilər) protoksilemada traxeidlər əvəzinə halqavari və spiral traxeylər inkişaf edir. Bu isə ötürücü sistemin ən yüksək təşkilinin əlamətidir.

Traxeyalar və traxeidlər yan divarların məsaməliliyinin xarakterinə görə oxşardır. Pilləli məsaməliklə yanaşı, onlarda **qarşılıqlı, növbəli**, bəzi hallarda **nizamsız** məsaməlik müşahidə edilir. Örtülütoxumluların traxeyasının bugumlarının inkişafı traxeidlərin inkişafı ilə eynidir, lakin onlardan fərqli olaraq, tra-

xeyanın büğümlarında haşiyəli məsamələr inkişaf edən yan divarlar qalınlaşır.

Büğümların son divarları əvvəl nazik olur, sonralar isə selikləşir və şisir. Selikləşmədə Holci aparatı iştirak edir. Traxeyanın inkişaf edən büğumunun uclarında diktiosomların toplanması məhz bununla izah edilir. Traxeyanın büğumunun eninə böyüməsi vaxtı selikləşmiş divarlar gərginliyə davam gətirməyərək parçalanır. Ehtimal ki, bu proses birinci qılafin komponentlərinin fermentativ parçalanması hesabına asanlaşır. Əmələ gəlmış perforasiya ikinci qılafla ilə əhatə edilir (Şəkil 49 A).

Formalaşmış, yəni fəaliyyətdə olan traxeal elementlər yalnız qılaflardan ibarətdir, çünki protoplazma dağılır və traxeal elementlərin boşluqları məhlullarla dolur.



Şəkil 49 A. Divarların xarakterinə görə ksilemanın suyu ötürən elementlərinin tipləri: A – halqavari-spiral; B, V – spiral; Q, D – məsaməli. 1-ikinci qılafin yaranması; 2-büğümlar arasında borunun sərhədi; 3-haşiyəli məsamə; 4-məsamə sahəsi

Traxeyalar və traxeidlər məhlulları həm uzununa , həm də eninə istiqamətdə qonşu traxeal elementlərə və canlı hüceyrələrə keçirirlər. Traxeidlərin və traxeyaların yan divarları kiçik ya-xud böyük sahədə nazik qalır. Eyni zamanda onlara müxtəlif növlü, divarlara möhkəmlik verən qalınlaşmalar da məxsusdur. Yan divarların qalınlaşmasının xarakterindən asılı olaraq, traxeal elementlər halqavari, spiral, torvari, pilləli və nöqtəli-məsaməli adlanır. İkinci qılafin halqavari və spiralvari qalınlaşmaları çıxıntılarının köməyi ilə nazik birinci qılafla birləşir. Qalınlaşmaların yaxınlaşması və sonra onların arasında bəndlərin əmələ gəlməsinin nəticəsində torvari qalınlaşma formalaşır və sonra haşıyəli məsamələrə çevrilir.

Traxeidlər ali bitkilərin quruya çıxması ilə əlaqədar əmələ gəlmişdir. Traxeyalar isə daha sonra, traxeidlərin çevrilməsi yolu ilə formalışmışdır. Haşıyəli məsamələr perforasiyalara çevrilir. Əmələ gələn traxeyaların ucları çəpinə kəsilmişdir. Traxeyaların bugumları qısa və enlidir

Traxeyalar təxminən bütün örtülütoxumlarda yayılmışdır. Qıjikimilər və çilpaqtoxumlarda, bir qayda olaraq, traxeyalar olmur, ksilema yalnız traxeidlərdən ibarətdir. Yalnız, istisna kimi, traxeyalar selaqinella, bəzi qıjalar, qatırquyuqlarda və bəzi çilpaqtoxumlarda müşahidə edilir.

Örtülütoxumlarda traxeyaların əmələ gəlməsi təkamül prosesinin vacib nailiyyətidir, çünki suyun keçirilməsi asanlaşmışdır. Örtülütoxumlular quruda yaşamağa daha uyğunlaşmış olur.

FLOEMA (LUB) YAXUD ALT QABIQ

Bitki səltənətinin təkamülündə fotosintez məhsullarının daşınma yolları, çox güman ki, suyu ötürən elementlərdən əvvəl əmələ gəlmişdir.

İri boz yosunların kökyarpaqlarının qabıq hissəsində bu funksiyası uzun, az şaxələnmiş hüceyrələr yerinə yetirirlər. Onlar boruya oxşar liflər, ələkvəri liflər və ələkvəri borular

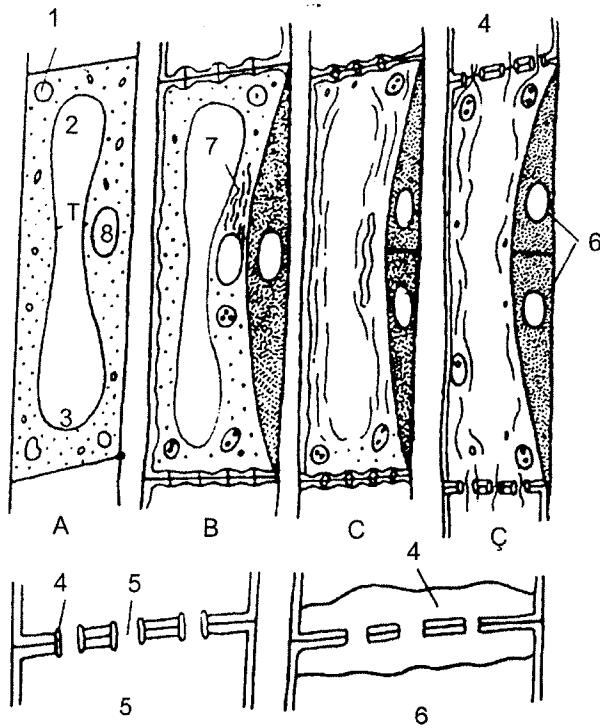
adlanır. Qonşu hüceyrələrin divarları diametri 0,06 mkm olan çoxsaylı (1 mkm^2 50-60 dənə) plazmodesma kanalları ilə əlaqəlidir. Lakin bu hüceyrələrin cəmini heç də ali bitkilərin floemasının nümunəsi kimi saymaq olmaz. Floemanın əmələ gəlməsində vaskulyar meristemlər – prokambi və kambi iştirak edir. Yerüstü ali bitkilərdə floemanın inkişafı ksilemanın inkişafı ilə demək olar ki, sinxron getmişdir.

Güman edilir ki, ən qədim yerüstü bitkilərdə floema, xüsusi toxuma kimi olmamışdır. Adı parenxim hüceyrələr eyni vaxtda həm metabolizmi, həm də bitki tərəfindən sintez olunmuş üzvi maddələrin daşınmasını həyata keçirirdilər. Daha sonra funksiyaların ayrılması və hüceyrələrin 2 tipinin –ötürücü və parenximin – diferensiasiyası baş vermişdir.

Ali bitkilərdə ötürücü elementlər ələkvəri hüceyrələrlə və ələkvəri borularla təmsil olunmuşdur. **Ələkvəri hüceyrələr**, mamırlar istisna olmaqla, bütün arxeqoniyalı bitkilərə məxsusdur. Onlar uzun prozenxim hüceyrələrdir, nazik birinci qilaflarından qruplarla yerləşən çoxsaylı plazmodesma kanalları keçir. İnkişaf prosesində kanallar genişlənir, plazmodesmalar qırılır və qonşu hüceyrələrin yanaşı divarlarında iki tərəfi açıq dəliklər əmələ gəlir. Onlar qilafın kiçik bəndləri ilə əhatə edilir. Hüceyrə divarının bu kanallar olan sahəsi əleyi xatırladır. Ona görə onu **ələkvəri sahə**, divarlarında ələkvəri sahələr olan hüceyrələri isə **ələkvəri hüceyrələr** adlandırırlar. İlk dəfə onlar 1837 ildə T. Qartiq tərəfindən təsvir edilmişdir (şəkil 50).

Ələkvəri hüceyrələrdən ibarət ələkvəri sahələr uzu-nuna divarlarda yerləşmişdir. Plaunlarda onların miqdarı az, ölçüləri çox xırdadır; qılıqlarda miqdarı çox, forması bucaqlıdır, çılpaqt toxumlularda adətən, oval yaxud kürə şəklindədir, miqdarı çox azdır.

Ələkvəri borular – uzununa yerləşmiş və bugumlar adlanan bir sıra hüceyrələrdən ibarətdir. Boruların üzvlərinin ucdakı divarları ələkvəri lövhəciklərə çevrilmişdir: ələkvəri sahə birdirsə onlar **sadə**, əgər bir sırada yerləşmiş bir neçə ələkvəri sahə varsa, onlar **mürəkkəb** adlanır.



Şekil 50. Ələkvari borunun bugumunun və qonşu hüceyrələrin histogenezin sxemi: A – vakollu və tonoplastlı ilk hüceyrə; B – F-zülalla və qonşu hüceyrə ilə ələkvari borunun bugumun əmələ gəlməsi; C – nüvənin, tonoplastin və endoplazmatik şəbəkənin parçalanması, ələkvari perforasiyanın formalaşması; Ç – ələkvari perforasiyalar tamamilə formalaşmışdır; D, E-ələkvari perforasiyaların kalloza ilə bağlanması. 1-plastidlər; 2-vakuol; 3-tonoplast; 4-kalloza; 5-perforasiya; 6-müşayiyyətedici hüceyrələr; 7-F-zülal; 8-nüvə

Xarici oxşarlıqə baxmayaraq, əsilema və floemanın ötürüçü elementləri arasında xeyli fərq var. Traxeal elementlərin inkişafı onların protoplasmalarının dağıılması ilə müşayiyyət edilir, buna görə də traxeal elementlər ölü elementlərdir və bu vəziyyətdə öz funksiyalarını yerinə yetirirlər. Ələkvari elementlərin diferensiasiyası vaxtı da protoplazmanın dağıılması baş verir, lakin protoplazma yox olmur. Buna görə də fəaliyyət göstərən

Ələkvari elementlər canlıdır.

Ələkvari elementlərin inkişafının öyrənilməsində iki problemə xüsusi diqqət yetirilir: 1) protoplazmanın təşkilinin pozulmasının xüsusiyyətlərinə; 2) ələkvari hüceyrələrin formalasmasına. Ələkvari hüceyrələrin və ələkvari boruların inkişaf xarakterində fərqlər çox da deyil.

Ələkvari borunun bugumuna diferensiasiya edən hüceyrə nazik birinci qılafa və uc divarlarda yerləşən plazmadesma kanallarına malikdirlər. Hüceyrənin boşluğu sitoplazmanın divaryanı qatından tonoplastla ayrılmış iri mərkəzi vakuolla tutulmuşdur. İnkişafın ilk mərhələsində hüceyrədə canlı hüceyrəyə məxsus olan bütün elementlər mövcuddur. Ələkvari boruların inkişafının vacib xüsusiyyətlərindən biri floema zülalının (F-zülalı) əmələ gəlməsidir. Əvvəlcə o, selikli cisimciklər formasında olur. Sonralar onların dəqiq konturları itir, yayılır və F-zülal fibriliyar quruluşa malik olur.

Tonoplastın dağılması və F-zülalın əmələ gəlməsi ilə bərabər protoplazmada digər dəyişikliklər baş verir: ribosomlar yox olur, ələkvari sahələrin əmələ gəlməsindən sonra – Holci aparatı əmələ gelir. Hüceyrədə sitoplazmanın nazik divaryanı qatı qalır, az miqdarda endoplazmatik şəbəkə, plastidlər və mitokondrilər və həmçinin F – zülalı mövcuddur. Zülalın funksiyası aydın deyil. Çox ehtimal ki, zülalın fibrilləri hüceyrədə olan organelidləri müəyyən nöqtələrdə saxlayaraq mexaniki rol oynayır. Daha geniş yayılmış digər fikrə görə molekulların yiğilma qabiliyyəti hesabına F-zülal maddələrin bir hüceyrədən digərinə ələkvari sahələrdən keçməsini təmin edir. Ələkvari elementlərin zədələnməsi vaxtı F-zülal ələkvari sahələrin kanallarının dəliklərini tutu və bununla da daxildə olan maddələrin axıb çıxmasının qarşısını alır. Bütün dəyişiliklərə baxmayaraq hüceyrə canlı qalır. Hüceyrədə plazmalemmənin olması onun selektiv (seçicilik) keçiciliyini və plazmoliz qabiliyyətini təmin edir.

Nüvə – hüceyrənin ən uzun müddət yaşayan organelididir;

o, yalnız qılafin quruluş xüsusiyyətlərinin formallaşmasından sonra parçalanır, lakin bəzi bitkilərdə, məsələn, bataqlıq sərvində, sekvoyada nüvə yaxud onun fragməntləri yetkin əlekvari elementlərdə saxlanılır. Bitkilərin əksəriyyətində əlekvari elementlər nüvənin dağılmasından sonra fəaliyyət göstərir.

Əlekvari sahənin inkişafı ilə protoplazmanın dəyişiliklərinin bir vaxtda baş verməsi birinci məsamə sahəsinin differensiasiyanın xüsusi tipinin nümunəsidir. Əlekvari elementin inkişafının ilk mərhələlərində birinci məsamə sahəsinin plazmodesma kanalları plazmodesmalarla dolu olur. Tezliklə hüceyrənin qonşu divarlarını kəsən plazmodesma kanallarının ucları ətrafında hüceyrə tərəfindən sintez edilən və kalloza adlanan polisaxarid yiğimləri əmələ gəlir. Onlar eninə böyük rəsəd, hüceyrə divarını təşkil edən maddələri sıxışdırıb çıxarırlar. Plazmodesma kanallarının uclarının ikisində də əmələ gələn kallozanın yiğimləri birləşir və kanalın başlığı kalloza ilə örtülür. Kallozanın sonrakı toplanması qonşu hüceyrə divarlarının eroziyasına səbəb olur. Bu vaxt yalnız matriksin maddələri tamamilə parçalanır, selluloza mikrofibrilləri isə genişlənən kanalın kənarlarına çökilir. Divarların çox güclü eroziyası vaxtı kanallar çox enli, bəzi hallarda diametrləri 15-30 mkm olan kanallara birləşir, məsələn qabaq, görüs bitkilərinin əlekvari borularında formalasmış əlekvari sahə adətən qılafin kiçik yastiğı ilə əhatə edilir.

Kalloza bütün ömrü boyu əlekvari sahənin ətrafında toplanır, nəticədə kanal tədricən daralır, sonra isə tamamilə kalloza ilə örtülür. Kallozanın iri yiğimləri əlekvari sahənin yaxud bütün əlekvari lövhəciyin səthini örtür, nəticədə **qabarlı cisimlər** əmələ gəlir. Bəzi çoxillik bitkilərdə bu cisimlər tədricən həll olur, lakin, təbii ki, əlekvari elementin fəaliyyəti bərpa olunmur.

Əlekvari sahələrdə kallozanın toplanması və həmçinin nüvənin dağılması ilə əlekvari elementin azomürlüyünü izah etmək olar. Bitkilərin əksəriyyətində bu elementlər bir, nadir

hallarda 1,5-2 vegetasiya dövründə fəaliyyət göstərir. Bir çox qıjılar istisna təşkil edirlər. Onların kökümüzsov gövdələrində və bəzi birləpəlilərdə əlekvari hüceyrələr bir neçə il müddətində canlı qalır. Məlumatlar var ki, palmalarda əlekvari borular öz həyat qabiliyyətini on illər ərzində saxlayırlar. Bu bitkilərin əlekvari elementlərinin uzunömürlüyü, çox güman ki, onlarda kollozanın miqdarının az olması ilə bağlıdır.

Əlekvari elementlərin, traxeal elementlər kimi, iki tipi mövcuddur: **əlekvari hüceyrələr** və **əlekvari borular**. Əlekvari hüceyrələr uzununa yerləşən divarlarda əlekvari sahələri olan uzun prozənxim hüceyrələrdir. **Əlekvari borular** – bir – birinin üstündə vertikal sıralarla yerləşən hüceyrələr – **buğumlardan** ibarətdir. Onların arasında yerləşən köndələn bölmələr onları enli perforasiyalı əlekvari lövhəciklərə çevirir. Uzununa divarlarda əlekvari sahələr saxlanır. Əlekvari lövhəciklərdə «kiçik əlekklər» yerləşir. Əgər əlekvari lövhəcikdə yeganə əlek mövcuddursa onu **sadə**, bir neçə əlek olursa – **mürəkkəb** adlanır.

Əlekvari hüceyrələr daha sadədir, onlar qızılıkimilərdə və çılpaqtoxumlularda yayılmışdır. Əlekvari borular daha ixtisaslaşmışdır və, əsasən, örtülütoxumlularda olur. Əlekvari boruların buğumları qonşu olan və **peyk hüceyrə** (qonşu hüceyrə) adlanan hüceyrələrdən fizioloji cəhətdən asılıdır. Bunlar eyni mənşəlidir, çünki eyni inisial hüceyrələrdən əmələ gəlir.

Floemanın tərkibində ötürüçü elementlərlə yanaşı mütləq parenxim hüceyrələr olur. Onlar ksilemadək kimi, uzununa birsəralı vətərlərlə yerləşir. Parenxim hüceyrələr güclü ikinci qalınlaşmaları olan bitkilərdə **ksilema** yaxud **oduncaq** şüalarının davamlı olaraq **floema** yaxud **qabığın** şüalarını təşkil edirlər.

Funksiyalarına görə floemanın parenxim hüceyrələri iki tipdə olur: onlardan bəziləri əlekvari elementlərlə birlikdə üzvi maddələrin daşınmasında bilavasitə iştirak edir, digəriləri isə ehtiyat maddələrin saxlanması yeridir və müəyyən dərəcədə enən

axının intensivliyini tənzimləyir.

Ötürücü və parenxim hüceyrələrin davamlı komplekslərinin əmələ gəlməsinin zəruriyyəti ələkvari elementlərin differensiasiya xüsusiyyətləri ilə bağlıdır. Qeyd edildiyi kimi, bu prosesdə hər bir canlı hüceyrənin həyat fəaliyyətini tənzimləyən nüvə məhv olur. Ələkvari hüceyrələr onlarla assosasiya etmiş parenxim hüceyrələrlə birinci məsamə sahələrindən inkişaf edən yarıələkvari yaxud birtərəfli sahələrlə birləşmişdir, lakin ələkvari elementin divarında ələkvari sahə parenxim hüceyrələrin divarında isə adı sadə məsamə formalaşır.

Nüvəsiz ələkvari elementlərdən fərqli olaraq, bu parenxim hüceyrələrdə iri, çox vaxt poliploid nüvələr olur. Onlarda daxili membranları yaxşı inkişaf etmiş mitokondrilər var. Bu da həmin orqanoidlərin funksional aktivliyini təsdiq edir. Çoxsaylı ribosomlar, plastidlər, nişasta dənələri, selik müşahidə edilir. Vakuumlar əksər halda xirdadır. Bu hüceyrələrdə RNT, ATP-in aktiv sintezi baş verir. Onların bir hissəsi yarıələkvari sahələrlə ələkvari elementə daxil olur və maddələrin enerji tələb edən daşınması prosesində istifadə edilir.

Sporlu arxeqoniyalı bitkilərdə fəaliyyətlərinə görə ələkvari elementlər ilə əlaqədə olan və xüsusi adı olmayan hüceyrələr uzununa parenximin hüceyrələri arasında yerləşir. İlk dəfə XIX əsrin sonunda E. Strasburger bu hüceyrələri təsvir etmiş və **albumin (zülal)** adlandırmışdır. Sonralar aşkar edilmişdir ki, onlar zülalın miqdarına görə floemanın digər parenxim hüceyrələrindən fərqlənmir. Buna görə də onları **Strasburger hüceyrələri** adlandırmağa başlamışdır. Bütün arxeqoniyalı bitkilərdə ələkvari və parenxim hüceyrələri prokambinin müxtəlif hüceyrələrindən yaxud kambinin törmələrindən inkişaf edirlər, yəni onların arasında ontogenetik əlaqə yoxdur.

Örtülütoxumlularda bu ixtisaslaşmış parenxim hüceyrələri **müşayiət edən** yaxud **qonşu hüceyrələr** adlandırırlar. Ələkvari borunun hər bir bugumunun uzunu boyunca bir yaxud bir neçə belə hüceyrə yerləşir və bugumla çox davamlı kompleks yara-

dırlar.

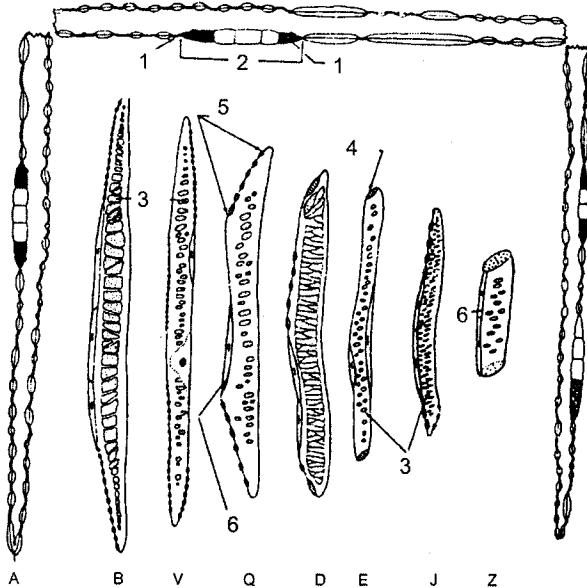
Ələkvari borunun bugumları və onu müşayiət edən hüceyrələr eyni inisial hüceyrədən inkişaf edir. Bu hüceyrənin uzununa arakəsmə ilə bölünməsi nəticəsində iki hüceyrə əmələ gəlir: onlardan biri eninə böyükür və ələkvari borunun bugumuna diferensiasiya edir, digəri isə ensiz qalır və müşayiət edən hüceyrəyə çevrilir; yaxud da eninə arakəsmələrlə bölünərək, müşayiət edən hüceyrələrin qoşqu qayışını əmələ getirir. Bu qoşqu qayışının uzunluğu ələkvari borunun bugumunun uzunluğuna bərabər olur yaxud ondan qısa olur. Bəzi birləşənlərdə ilk hüceyrədən ələkvari borunun bugumu və onun müxtəlif divarlarının uzununa yerləşən müşayiətedici hüceyrələrin 2-3 qoşqu qayışı əmələ gəlir.

Bələliklə, floema ilə fotosintez məhsullarının hərəkəti ələkvari elementlərin və ixtisaslaşmış parenxim hüceyrələrinin (müşayiət hüceyrələri, Strasburger hüceyrələri) sıx əlaqəsinə əsaslanır. Ələkvari boruların fəaliyyəti dayananda müşayiət edən hüceyrələr məhv olur, Strasburger hüceyrələri isə bir çox bitkilərdə canlı qalır və ehtiyat hüceyrələri kimi fəaliyyət göstərilərlər.

Ksilema kimi, floema da **birinci** və **ikinci floemaya** bölünür. Birinci floema prokambidən əmələ gəlir və proto və metafloemadan ibarətdir, lakin onları ayırmak üçün dəqiq kriterilər yoxdur. Bitkilərin çoxunda protofloemanın ələkvari borularının, çox güman ki, müşayiət hüceyrələri olmur (şəkil 51).

Metafloemada ələkvari borunun hər bir bugumu müşayiət edən hüceyrələrlə bağlıdır, lakin ikinci floemanın ələkvari borularının bugumları ilə müqayisədə onların miqdarı azdır.

Ksilema kimi, floema da mürəkkəb toxumadır. Ötürücü və parenxim elementlərlə yanaşı onların tərkibində həmçinin **floema** yaxud **lub** lifləri olur. Bir qayda olaraq, bunlar qilafları qalın odunlaşmış olan ölü hüceyrələrdir.



Şekil 51. İkinci floemanın ötürücü elementlerinin çevrilmeleri: A – ələkvəri hüceyrə; B – Z-təkamül prosesində ələkvəri boruların qısalması. 1-Strasburger hüceyrələri; 2-floema şüası; 3-ələkvəri sahələr; 4-sadə ələkvəri lövhəcik; 5-mürəkkəb ələkvəri lövhəcik; 6-qonşu hüceyrələr

Odunlaşmamış, sellüozadan ibarət qilafları olan floem liflerinin nümunəsi sənayedə istifadə edilən kətanın lifləridir. Bu liflərin kapsulaya oxşar boşluğunun genişlən-mələrində canlı tərkib saxlanılır.

Bir çox otvari bitkilərin gövdələrində liflər yalnız protofloemadan inkişaf edir. Gövdənin ucla böyümə vaxtı onlar hələ differensiasiya etməmiş canlı nazikdivarlı hüceyrələrdir. Protofloemanın ötürücü və parenxim hüceyrələri uzunömürlü deyil, orqanın böyüməsinin axırında onların fəaliyyəti dayanır. Onlar ölürlər və tökürlər. Adətən bundan sonra protofloemanın liflərinin differensiasiyası başlayır.

«Floema» və «qabiq» anlayışları «ksilema» və «oduncaq» anlayışları kimi bərabər mənalıdır, lakin «oduncaq» və «lub» terminlərini adətən ağacvari bitkilərə aid edirlər. Lubun bütün

nazikdivarlı elementlerinin cəmini isə **bərk qabıq** adlandırırlar.

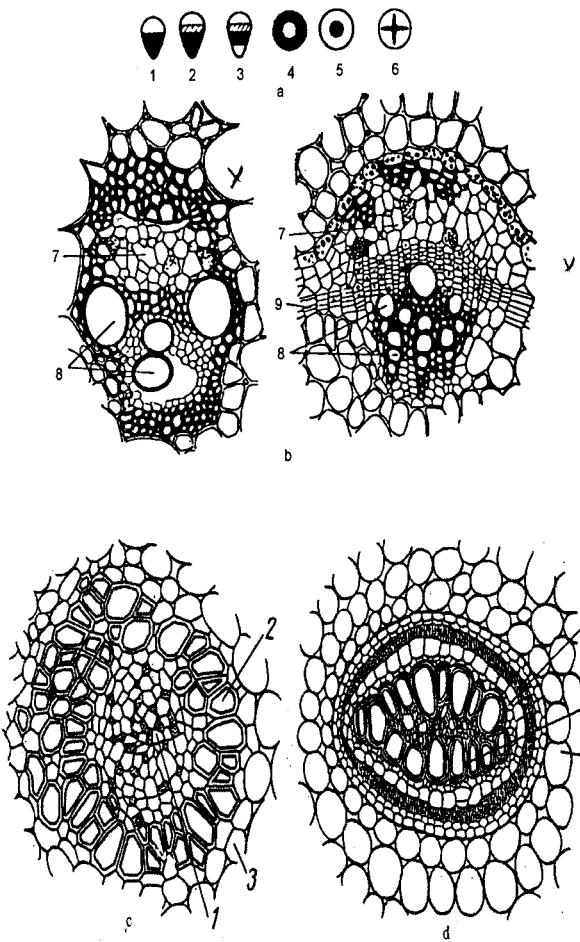
Maddələri yalnız sulu məhlullar şəklində nəql edə bilməsi ilə əlaqədar ötürücü toxumaların ikisinin arasında sıx əlaqələrin olması, onların bir-birilə qarşılıqlı əlaqədə olan **ötürücü topalar** sistemində birləşməsi çox vacibdir.

ÖTÜRÜCÜ TOPALAR

Ksilema və floema əksər hallarda yanaşı yerləşir və ötürücü topalar əmələ gətirirlər. Ötürücü topaların inkişafı böyümə konusunun altında prokambi hüceyrələrindən başlanır. Orqanın periferiyasına yönələn hüceyrələrin bir hissəsi birinci floema hüceyrələrinə, digərləri isə – birinci ksilema elementlərinə çevrilir. Onların arasında yeni ötürücü elementlər əmələ gətirə bilən meristem hüceyrələri qalmır. Bu topalar öz böyüməsini qurtarmış olur və **qapalı** adlanır. Onlar bütün birləşənlərdə və qızılarda, bəzi ikitəpələrdə də olur.

Cox hallarda isə ikitəpəli və çılpaqtoxumlu bitkilərin gövdələrində birinci floema və birinci ksilemanın əmələ gəlməsindən sonra onların arasında meristem hüceyrələri qalır. Onlar əsasən tangental istiqamətdə bölünməyə başlayırlar. Əmələ gəlmiş toxuma **kambi** adlanır. Kambi hüceyrələrinin tangental bölünməsi hesabına onlardan əmələ gəlmiş elementlər nizamlı radial sıralarla yerləşir. Periferiyada ikinci floema elementləri artır, mərkəzə doğru isə – ikinci ksilemanın elementləri yüksəlir. Bu topa sonrakı böyümə üçün açıqdır, buna görə onu **açıq** adlandırırlar (şəkil 52).

Ksilemanın və floemanın bir-birinə nisbətən yerləşməsinə görə bir neçə tip topa mövcuddur. **Kollateral topalarda** floema ksilemadan xaricdə yerləşir. Kollateral topalar ən geniş yayılmışdır. Onlar **açıq** və **qapalı** ola bilər. **Bikollateral** topalarda floema ksilemanın iki tərəfində yerləşir, topalar açıqdır. Xarici floema birinci və ikinci ksilemadan kambi ilə ayrılmışdır, daxili floema-yalnız birinci olur.



Şəkil 52. Ötürücü topalar: a – ötürücü topa tiplərinin sxemi; b – kollateral topaların eninə kəsiyi (solda-qapalı, sağda-açıq); 1-kollateral qapalı; 2-kollateral açıq; 3-bikollateral açıq; 4, 5-konsentrik qapalı (4-americian, 5-cambiferous); 6-radial tetrarx topa; 7-floema; 8-ksilema; 9-kambi

Konsentrik tipli ötürücü topalar: c-inciçeyin kökümsovunda xarici ksilema ilə; d-qıcı kökümsovunda xarici floema ilə. 1-floema; 2-ksilema; 3-gövdənin əsas parenximası

Konsentrik topalar həmişə qapalıdır, bir halda ksilema floemanı (**amfivazal topa**), yaxud da floema ksilemanı əhatə edir (**amfikribral topa**).

Bütün bitkilərdə cavan köklərdə **radial qapalı topalar** inkişaf edir. Bu topalarda ksilema yaxud floema radiuslarla yerləşir. Ksilema və floema sahələrinin sayına görə radial topalar aşağıdakı kimi olur: **diarx** (topada ksilemin iki və floemin iki sahəsi olur), **triarx** (ksilem və floemin üç sahəsi olur), **tetrarx** (dörd sahə), **pentarx** (beş sahə) və **poliarx** (beşdən artıq sahə) olur (cədvəl 4).

Cədvəl 4
Ötürücü topalar

| <i>Topanın tipi</i> | <i>Ksilemanın və floemanın bir-birinə qarşı yerləşməsi</i> | <i>Nümunələr</i> |
|-------------------------------|--|--|
| Kollateral | Ksilema və floema bir-birinə yanaşı yerləşir | |
| Açıq | kambi var | İkiləpəli və çilpaq-toxumluların gövdələri |
| qapalı | kambi yoxdur | Birləpəli bitkilərin gövdələri |
| Bikollateral açıq | Floema iki tərəfdən ksilema ilə yanaşı | Balqabaqkimilər nümayəndələrinin gövdələri |
| Radial qapalı | Birinci ksilemanın şüaları arasında floemanın sahələri yerləşir. | Bütün bitkilərin cavan kökləri |
| Konsentrik qapalı: amfi-vazal | Ksilema floemanı əhatə edir | Birləpəlilərin gövdələri və kökümüzsovları |
| amfikribral | Floema ksilemanı əhatə edir | Qızılaların yarpaqları və kökümüzsovları |

TRANSFUSİON TOXUMA

Transfusion toxuma, ksilema və floema kimi, maddələrin daşınmasında iştirak edir, lakin bu toxuma yalnız çılpaqtoxumlu bitkilərin yarpaqlarında müşahidə edilir. Bu toxuma ötürücü topaların ətrafında yerləşir (şam ağacında) yaxud da yeganə topadan qoşqu kəmərile ayrırlar və mezofilə batır. Transfuzion toxuma nəzərdən hüceyrələrin 2 növündən: adı parenxim və transfuzion traxeidlərdən ibarətdir.

Parenxim hüceyrələr canlıdır, qilafları sellüozadan ibarətdir. Cox vaxt onlarda qətran maddələri, tanninlər (aşı maddələri), nişasta olur. Topanın floema hissəsinin yaxınlığında yerləşən bəzi hüceyrələrdə nüvə iridir, sitoplazma qalındır. Öz funksiyalarına görə onlar floemanın albuminin hüceyrələrinə, yəni Strasburger hüceyrələrinə oxşayır.

Transfuzion traxeidlər qılaflı odunlaşmış, ölü, su keçirən hüceyrələrdir. Onlar həm qısa, həm də çox uzun ola bilər (xüsusən mezofildə yerləşəndə və topadan uzaqlaşanda). Onların bəzilərinin qilafları spiral qalınlaşmaya malikdir, lakin əksər hallarda onların divarlarında haşiyəli məsamələr əmələ gəlir.

Transfuzion toxuma suyun və fotosintez məhsullarının daşınmasında ötürücü topalar və mezofil arasında əlaqəni yerinə yetirir. Bu toxumanın inkişaf dərəcəsi xarici şeraidən asılıdır. Rütubətli yerlərdə yaşayan və zəif transpirasiya edən küknarın, ağ şam ağacının yarpaqlarında transfuzion toxuma azdır. Əksinə, açıq, günəşli yerlərdə böyük şam ağacının yarpaqlarında o yaxşı inkişaf edir.

SEKRETOR YAXUD İFRAZAT TOXUMALARI

Maddələr mübadiləsi prosesində müxtəlif fizioloji əhəmiyyətə malik olan kimyəvi birləşmələr əmələ gəlir. Onlardan bəziləri bitki tərəfindən konstruktiv yaxud ehtiyat maddələr kimi istifadə edilir, digərləri isə xüsusi tutumlarda ballast kimi toplanır yaxud orqanizmdən çıxarılır. Bunlara metabolizmin ilk məhsulları – karbohidratlar, bəzi zülallar, hormonlar və ikinci məhsullar – terpenoid birləşmələr (efir yağları, qətranlar, saponinlər), alkaloidlər, flavanoidlər, aşı maddələri aid ola bilər.

Lazım olmayan maddələrdən azad olma üsulundan asılı olaraq, hüceyrələr **sekretor** (lat. *secretio*-ayırma) – bunlarda maddələr (sekret) hüceyrələrin özündə qalır və **ekskretor** – bu halda maddələr xaricə – ya xarici mühitə, ya da hüceyrlərəaralarına ifraz edilirlər.

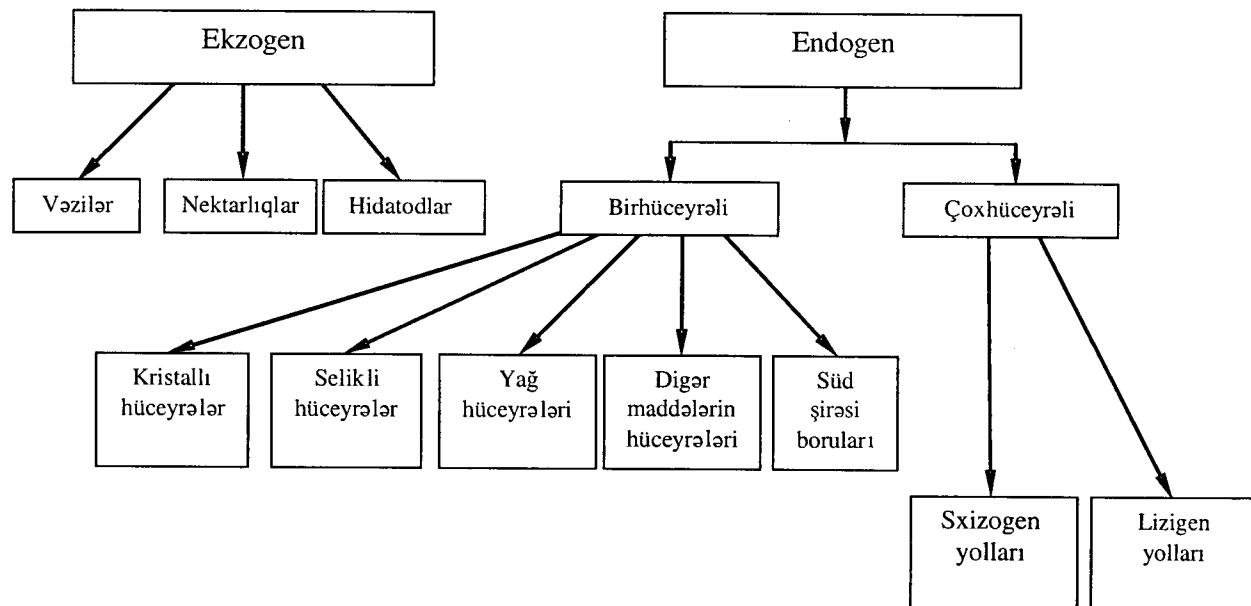
Müəyyən yerləşmə ilə səciyyələnən örtüyü, ötürücü və fotosintetik toxumalardan fərqli olaraq, sekretor quruluşlar bu və ya digər dərəcədə diffuz yerləşir və müxtəlif mənşəli olur: onlardan bəziləri prodermanın törəmələridir və onları **ekzogen** adlandırırlar, digərləri isə əsas meristemanın, vaskulyar meristemaların - prokambi və kambinin yaxud xüsusi sabit toxumaların, məsələn floemanın törəmələridir. Onlar **endogen** adlanır.

Sekretor hüceyrələrin formallaşması onları əhatə edən toxumaların inkişafını qabaqlayır. Bu hüceyrələrin meristema hüceyrələri ilə bəzi oxşarlığı var: onlar nazikdivarlıdır, bir – birilə azzayılı plazmodesmalarla birləşir, sitoplazmanın miqdarı yüksəkdir, nüvələr iridir, leykoplastlar var. Sekresiya bir neçə əlaqəli sahələrdən ibarət olan mürəkkəb prosesdir: sekretin sintezi üçün istifadə edilən maddələrin əmələ gəlməsindən, onların toplanmasından, polimerləşməsindən, hüceyrədən onların kənar edilməsindən və s. ibarətdir.

Sekretin sintezi üçün zülallar, yağlar və karbohidratlar lazımdır. Ona görə də sekresiyada müxtəlif hüceyrə organoidləri iştirak edir və onlardan hər biri bu prosesin müəyyən mərhələsində fəaliyyət göstərir.

Əgər sekretin əmələ gəlməsi karbohidratların çevrilmesi ilə bağlırsa (nektarlıqlarda, selikli tutumlarda) hüceyrədə çoxsaylı plastidlər və yaxşı inkişaf etmiş Holcə aparatı olur; əgər sekret terpenoid birləşmələrdən ibarətdirsə (inyəyarpaqlı bitkilərin qətran yollarında) hüceyrələrdə plastidlərlə yanaşı çoxlu hamar endoplazmatik şəbəkə müşahidə edilir; əgər sekret zülal təbiətlidirsə (həşəratyeyən bitkilərin vəzilərində) hüceyrə nahamar endoplazmatik şəbəkə və Holcə aparatı çox yaxşı inkişaf edir. Süd şirəsi borularının daxili tutumunu tərtib edən maddələrin sintezində, əsərsən, endoplazmatik şəbəkə iştirak edir.

Ali bitkilərin sekretor quruluşlarının tipləri

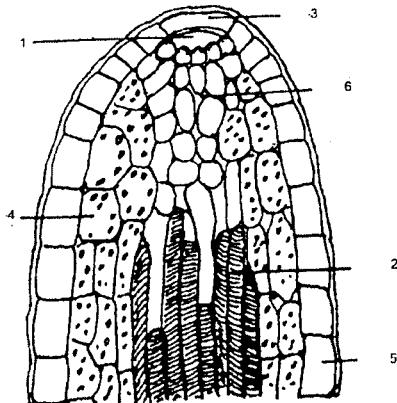


EKZOGEN QURULUŞLAR

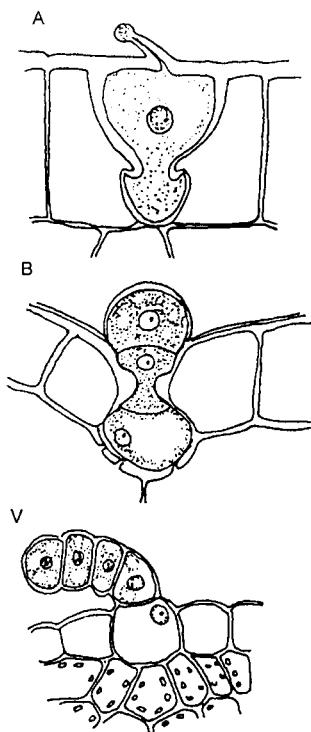
Hidatodlar (yun.*hidatos-su*, *hodos-yol*) damcı şəklində su və onda həll olmuş duzları ifraz edirlər (quttasiya). Bu hadisə torpağın yüksək rütubətliyi və zəif transpirasiya vaxtı baş verir. Nəticədə suyun udulması və onun buxarlanması arasında farazlıq saxlanılır. Ən sadə hallarda hidatodlar bir hüceyrəli yaxud çox hüceyrəli tükcüklərdir. Xarici görünüşünə görə onlar adı ötürüçü tükcüklərlə oxşardırlar (şəkil 53, 53a, 54).

Bir hüceyrəli hidatodlardan tropik bitkilərin hidatodlarının quruluşu böyük maraq doğurur. Hüceyrə 3 hissədən ibarətdir: **daxili** - osmotik təzyiqin tənzimedici kimi fəaliyyət göstərən nazikdivarlı qovuqcuqdur; **orta** - qıf formalı, qalındıvarlı, daxili hissədən kəskin surətdə ayrıılır, və xarici - yarpağın səthindən məməcik şəklində qabağa çıxır, ortada kanal yerləşir. Məməciyin selikləşmiş ucu kiçik çıxıntı əmələ gətirir.

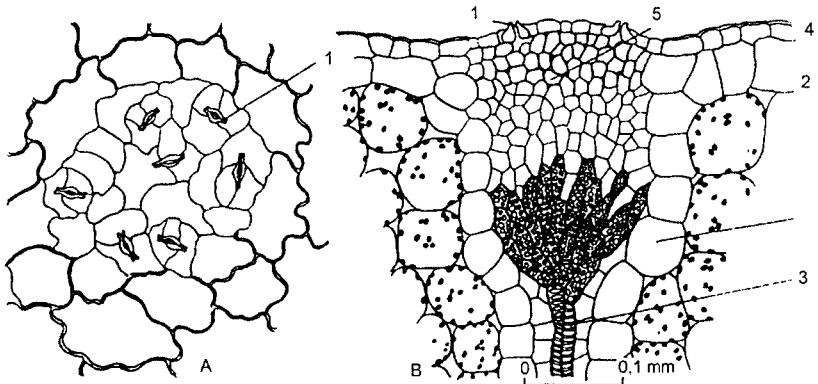
Qara istiotda və bəzi digər bitkilərdə hidatodlar yarpaq aylarının dərinliklərində yerləşən başlıqlı tükcüklər formasındadır. Tükcük hüceyrələrin üç mərtəbəsindən ibarətdir: bünövrəsində (əsasında) bir yaxud bir neçə toplayıcı hüceyrələr yerləşir. Onların mezofil hüceyrələri ilə sərhədləşən daxili divarları qalınlaşmışdır və məsamələrə malikdirlər; orta mərtəbənin yeganə hüceyrənin divarı ilə yanaşı olan xarici divarı nazikdir. Divarlar çox qalınlaşdıqdan hüceyrə boşluğu kəskin daralmış və kanal əmələ gətmışdır. Yuxarı mərtəbə -başçıq bir və bir neçə nazikdivarlı toplayan hüceyrələrdən ibarətdir. Başçıq hüceyrələrinin xarici divarları nazik kutikula ilə örtülüür. Divarın kutikulası selikləşmə nəticəsində çox şişmiş divarın təzyiqindən parçalanır. Çoxçiçəkli lobyada yarpağın alt tərəfində inkişaf edən hidatodlar şişmiş qabarcıq şəkilli epidermal hüceyrədən aralanır. Bütün hüceyrələr irinüvəli, sitoplazma ilə zəngin, yaxşı inkişaf etmiş vakolyar sistemlərdir.



Şəkil 53. Primula bitkisinin hidatodu: 1 – su saxlayan boşluq; 2 – ötürücü topa; 3 – ağızçıq; 4 – xlorofilli hüceyrələr; 5 – epiderma; 6 – epitema



Şəkil 53 a. Hidatodlar:
A – qonokarium; B – qara istiot;
V – çoxçıçəkli lobya



Şəkil 54. Dovşankələmi bitkisinin yarpağında hidatod: A – üstdən görünüş; B – yarpağın eninə kəsiyi: 1-su ağızçıqları (hidatodlar); 2-hipoderma; 3-ötürücü topa; 4-epiderma; 5-epitema

Bəzi qıjılarda hidatodlar yarpaq ayalarının dərinliklərində yerləşən hüceyrə nazikdivarlı, sitoplazma ilə zəngin, irinüvəli, vakuollu qruplarından ibarətdir. Hidatodlar epidermeye yaxınlaşan ötürücü topanın şaxəsinin traxeidlərilə temasda olur.

Bir çox bitkilərdə hidatodlar ontogenetik olaraq ağızçıqlarla bağlı olur. Hidatodların qapayıcı hüceyrələri, adətən adı ağızçıq hüceyrələrindən iri və divarları nazik olur. Bir sıra bitkilərdə protoplazma çox tez məhv olur və qapayıcı hüceyrələr ağızçıq yarığının ölçülərini tənzimlənmək qabiliyyətini itirirlər. Bu halda onlər məsələn, çövdarda və ərikgülündə olduğu kimi həmişə açıq qalırlar.

Çox vaxt ağızçıqaltı boşluğun altında epitema-nazikdivarlı, irinüvəli canlı hüceyrədən ibarət olan boş parenxim toxuması yerləşir. Epitemaya spiral traxeidlərdən ibarət olan ötürücü topanın şaxəsi söykənir. Su onlardan epitemaya daxil olur, sonra-ağızçıqaltı boşluğa və ağızçıq yarığından xaric olur. Belə quruluşlu hidatodlar ciyələk, qaymaqcıçəyi, küpəçiçəyi primula yarpaqlarında müşahidə edi-

lir. Səhərlər bu bitkilərin yarpaqlarında su damcılarını gör-mək olar.

Tropik və subtropik bitkilərində quttasiya xüsusilə güclüdür. Məsələn yarpaq ayasının ucunda yerləşən hidatod dəqiqdə 200-dək, gecə isə – təxminən 100sm^3 su damcıları ifraz edir.

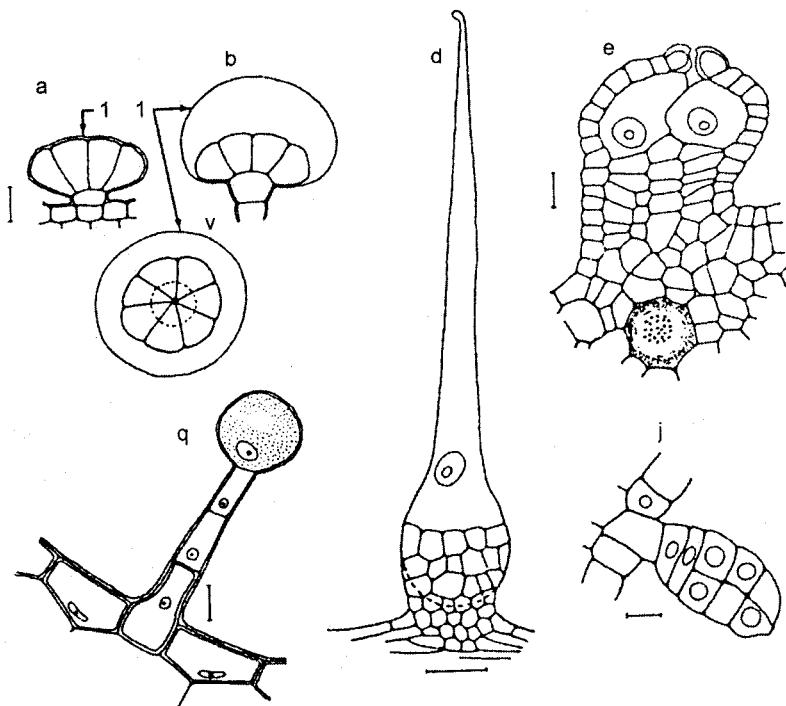
Bəzi sezalpinlərdə yarpaqlar suyu o qədər çox ifraz edir ki, bu görüntüsü yağışı xatırladır. Müləyim iqlim şəraitində yaşayan kövrək söyüdün yarpaqları da suyu intensiv ifraz edir. Bir çox ağac növlərində, məsələn meşə gilasında, qarağatda hidatodlar vaxt gələndə yarpaqların dişicikləri ilə birlikdə quruyur.

Epitema suyun həm ağızçığa ötürülməsi üçün, həm də bitkinin müdafiəsi üçün suda həll olmuş mineral maddələrin xaric edilməsi baxımından vacib əhəmiyyət kəsb edir. Epitema bu maddələrin bir hissəsini saxlayan süzgəc rolunu oynayır. Lakin bəzi hidatodlar su ilə birlikdə yüksək miqdarda əhəng ifraz edirlər, əhəng isə yarpağın səthində bərk çöküntü əmələ getirir.

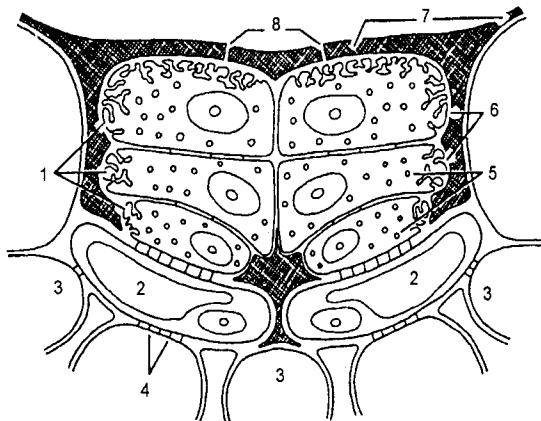
Vəzili tükcükler epidermanın törəmələridir, yəni trixomalardır. O, bir yaxud çox hüceyrəli ayaqcıqdan və bu və ya digər dərəcədə kürəşəklli başçıqdan ibarətdir. Başçıqın hüceyrələri efir yağları sintez edirlər. Yağlar hüceyrənin xarici divarından keçərək kutikulanın altında toplanır və onu azca qaldırırlar. Efir yağıının miqdarı çox yüksək olanda kutikula onun təzyiqinə davam gətirməyərək, parçalanır, yağ xaricə töklür. Adətən bu halda hüceyrələr məhv olur, yalnız kutikula nadir hallarda bərpa olur (şəkil 37, 38, 57, 58, 59).

Pellarqonianın vəzili tükcüyü çox hüceyrəli ayaqcıqdan və bir hüceyrəli başçıqdan ibarətdir. Başçıq sellülozalı qılaflı və kutikulanın arasında olan boşluğa efir yağları ifraz edir. Sirkən bitkisinin yarpaqlarında suyu və duzları ifraz edən və başçıqları olan trixomalardan ibarət unlu qat əmələ gəlir.

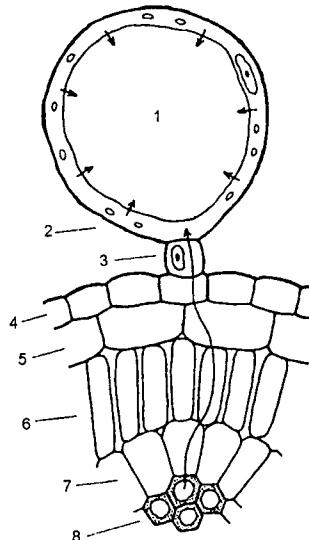
Peltat (pulcuq) tükcüklərdən peltat vəzilərini ayırmaq lazımdır. Peltat vəzilər həm epidermal, həm də subepidermal hüceyrələrdən inkişaf edirlər. Əksər hallarda onlar çox tez formalaşır və ötürüçü orqanın inkişafının sona çatmağından əvvəl fəaliyyətə başlayırlar. Sallanan tozağacının peltat vəziləri cavan gövdələrin, yarpaqların, tumurcuq pulcuqlarının səthində «ziyirciklər» şəklində əmələ gəlir. Onlar xarici (ifrazat) sütunvari və 2-3 daxili parenxim qatından ibarətdir. Bu vəzilər efir yağı, həmçinin terpenləri və flavonoidləri ifraz edirlər. Trixomalardan fərqli olaraq, epidermanın soyulmasından sonra onlar orqanın səthində qalır (Şəkil 39).



Şəkil 55. Xarici sekretor quruluşları: a, b, v – lavanda yarpağının vəzili tükcükləri; q – pelarqoniya yarpağının vəzili tükcüyü; d – gicitkanın yandırıcı tükcüyü; e – üzüm yarpağının sədəf vəzisi; j – pambıq yarpağının vəzili tükcüyü



Şəkil 56. *Tamarix aphylla* bitkisinin duz vəzisinin quruluş sxemi: 1 – sekretor hüceyrələri; 2 – toplayan hüceyrələr; 3 – mezofil hüceyrələri; 4 – plazmodesmalar; 5 – sekreti saxlayan hüceyrə divarının protuberansları; 7 – kutikula; 8 – məsamələr



Şəkil 57. Sirkən bitkisinin duz tükçüyü: 1 – vakoul; 2 – qabarcıqşəkilli hüceyrələr; 3 – hüceyrə-ayaqcıq; 4 – epiderma; 5 – hipoderma; 6 – xlorenxima; 7 – topanın örtüyü; 8 – ksilema

Qara qarağatın vəziləri nəlbəki formasındadır və epiderma ilə çox qısa ayaqcıqla birləşir. Onlar da efir yağı ifraz edirlər.

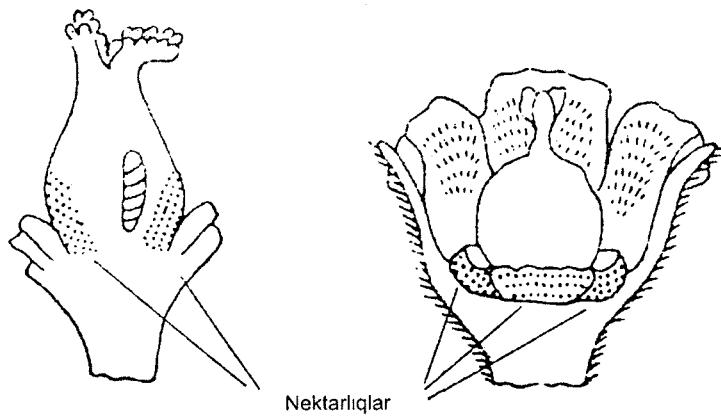
Ətirli ağcaqovaqda vəzilər yarpaqların dişciklərində yerləşir. Bu özünəməxxsus sütunvari toxumaya differensiasiya etmiş epidermal hüceyrə qruplarıdır.

Bir sıra ağacvari bitkilərin örtücü tumurcuq pulcuqlarında vəzilər inkişaf edir. Bu vəzilər tumurcuqların pulcuqlarını bir-birinə yapışdırıan maddələr ifraz edirlər. Bu da tumurcuğun daxili hissəsinin qışın soyuğundan müdafiəsi üçün vacib əhəmiyyət kəsb edir. Bu törəmələr morfoloji cəhətdən çox müxtəlifdir. Məsələn, at şabalıdında, ötürücü pulcuqlarda başçıqlı vəziciklər, yalançı zoğlarda isə uzun vəzilər əmələ gəlir. Hər iki halda epidermanın hüceyrələri vəzili epiteliyə çevrilir.

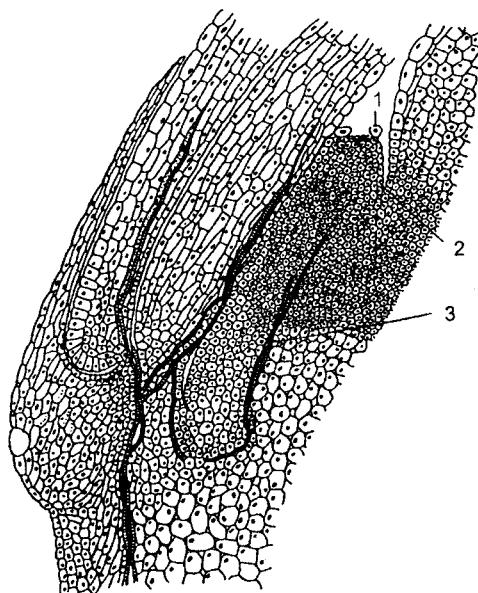
Şoran torpaqlarda inkişaf edən bir çox bitkilərin duz vəziləri transpirasiya axını ilə yerüstü orqanlara daxil olmuş mineral maddələrin artığını ifraz edir. Bu funksiyani orqanın ötürücü sistemi ilə bağlı olmayan morfoloji cəhətdən müxtəlif törəmələr də yerinə yetirir. Adətən onlar yarpaqların dərinliklərində yerləşir, lakin bəzi hallarda yarpaqların səthindən qabağa çıxırlar. Duz vəziləri qurquşunlular, minəçiçəklilər fəsilələrində, taxıl bitkilərində müşahidə edilir.

Bəzi su bitkilərinin yarpaqlarında hidropotlar əmələ gəlir. Bu sitoplazma ilə zəngin olan xüsusi epidermal hüceyrələr yaxud hüceyrə qruplarıdır. Onlar həm də suyun udulması və ifraz olunması funksiyasını yerinə yetirirlər.

Nektarlıqlar, selikli və həşəratyeyən yaxud **yırtıcı** bitkilərin həzm şirələri ifraz edən **vəziləri** böyük maraq doğurur (şəkil 58,58a).



Şəkil 58. Çiçəkdə nektarlıqların yerləşmə variantları: 1 – ekstrafloral; 2 – floral



Şəkil 58 a. Sabahgülü bitkisinin çiçəklərində nektalıqlar: 1 – vazili tüküklər; 2 – nektarlığın toxuması; 3 – ötürücü topa

Məsələn, bəzi bitkilərdə sekretor quruluşların 2 tipi var: seliyi ifraz edən uzun **alıcı tükcüklər** və **həzm tükcükləri**. Həzm tükcükləri əsasdan, qısa ayaqcıqdan, 8-12 hüceyrəli başçıqdan ibarətdir. Həşəratlarla törədilən qıcıqlandırma vaxtı bu vəzilər üzvi maddələrin həzmini təmin edən fermentləri ifraz etməyə başlayır.

Şahçıçeyin yarpaqlarında yerləşən vəzi tükcükləri çox hüceyrəli ayaqcıqdan və oval başçıqdan ibarətdir. Ayaqcıqdan başçığa spiral traxeidlərdən ibarət ötürücü topa daxil olur, çünkü tükcüyün sekretor fəaliyyəti üçün çox miqdarda su lazımdır. Traxeidlərin kompleksi hüceyrələrin 3 qatı ilə əhatə edilmişdir; daxili qat müdafiədici qın rolunu oynayır, xarici qatlar isə sekretor kimi fəaliyyət göstərirler.

Tropik bitkilərdə vəzilər yarpaq mənşəli bardaqsəkilli orqanın daxilində yerləşir. Onlar çox hüceyrəli quruluşa malikdirlər və epiderma tərəfindən yaranmış cuxurlara batmış vəziyyətdədirler. Bu vəzinin əsasına ötürücü topa söykənir.

Yırtıcı bitkilərin hamısında sekretor hüceyrələr zülal maddələri ilə zəngin olan qalın protoplazmaya, iri, bəzi halarda poliploid nüvələrə malikdirlər. Aktiv vəziyyətdə onlarda vakuollar azdır.

Nektarlıqlar. Xarici ifrazat toxumalarına nektarlıqlar da aiddir. Nektarlıqlar **floral** və **ekstrafloral** ola bilər. **Floral** (lat. *floral*-çiçək) nektarlıqlar çiçəklərdə inkişaf edirlər. Onlar həşəratları - tozlandırıcıları cəlb edirlər. **Ekstrafloral** nektarlıqlar isə vegetativ orqanlarda - gövdələrdə, yarpaqlarda, çiçək saplaqlarında, çiçək topalarının oxlarında əmələ gələ bilər. Ciçəkli bitkilərdə nektarlıqların müxtalifliyi çox genişdir. Sözsüz ki, onların əmələ gəlməsi təkamüldə çox böyük əhəmiyyət kəsb edir. Xüsusən həşəratlarla tozlanmağa uyğunlaşan bitkilərdə nektarlıqlar geniş yayılmışdır. Külək vasitəsilə tozlanan bitkilərdə nektarlıqlar, bir qayda olaraq, olmur.

Nektarlıqlar, çiçəyin orqanı olmaya da ola bilər. onlar ifrazat toxumalara aid olur. Məsələn, çox vaxt nektarlıqlar halqaşəkilli, ulduzşəkilli disk əmələ gətirir. Həmin disk yumurtalığın əsasında, çiçəkyatağının üstündə əmələ gəlir

(ağcaqayın, üzüm, dodaqcıçəklilər). Xaççıçəklilərdə nektarlıqlar erkəkciklərin ətrafında müxtəlif formalı qabarcıqlar şəklində yerləşir, bəzi hallarda isə ayri-ayrı erkəkcikləri əhatə edən halqa kimi əmələ gəlir. Çətirçiçəklilərdə isə yumurtalığın ucunda sütuncuğun əsasında dişiciyin üstündə disk əmələ gəlir. Çətirçiçəklilərdə nektarlıqlar çox açıq yerləşir. Buna görə də onların çicəkləri əsasən qeyri-ixtisaslaşmış tozlayıcılarla tozlanır (milçəklər). Bununla əlaqədar olaraq, çox gümanki, bu çicəklərin ətri xoşagəlməz olur. Nektarlıqlar, nektar adlı maye ifraz edirlər. Nektarda müxtəlif şəkərlər və cüzi miqdarda digər üzvi və qeyri-üzvi birləşmələr olur. İfraz edilən nektarın miqdarı haqqında təsəvvür yaratmaq üçün aşağıdakı rəqəmləri göstərmək olar: məsələn, 1 kq bal almaq üçün təxminən yoncanın 6 milyon çicəyi yiğilmalıdır.

Xarici ifrazat toxumalara osmoforlar da aididir. Osmo-forlar-çicəkyanlığının epidermisinin hüceyrələrində uçucu efir yağıları əmələ gətirən xüsusi orqanlardır. Onlar müvafiq çicəklərin ətrini yaradır. Adətən, uçucu ekskretin ifrazı qısa müddətlidir. Bu ekskret həşəratları-tozlayıcıları cəlb edir.

ENDOGEN QURULUŞLAR

Bu quruluşlar yağ, selik hüceyrələri, rəngləyici və aşı maddələrlə dolu olan hüceyrələr kimi adətən tək-tək yerləşən yaxud da kiçik qruplara yiğilmiş nazikdivarlı idioblastlardır. Onlar müxtəlif toxumalarda: epidermada, parenximada və floemada yerləşirlər.

Yağ hüceyrələri inkişafın ilk mərhələlərində zəngin sitoplazmaya və iri nüvəyə malik olurlar. Yağın miqdarı ar-tanda sitoplazma və nüvə degenerasiya edir, hüceyrənin qılaflı çox vaxt mantarlaşır.

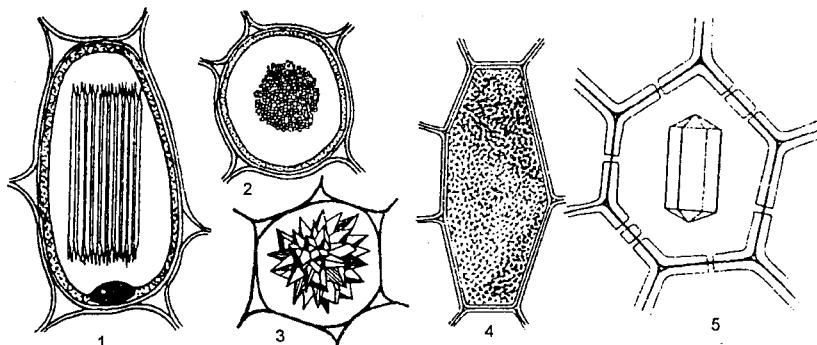
Yağ hüceyrələri kirkazon, dəfnə, istiot fəsilələrinin nümayəndələrinə məxsusdur.

Selik hüceyrələri bütövlükla protoplazmanın kimyəvi dəyişmələri nəticəsində əmələ gələn seliklə dolur. Bu və ya digər dərəcədə kürəşəkilli selik hüceyrələri kaktus, əməkö-

məci, cökə fəsilələrinə aiddir, ağ şam ağacının floeması üçün də səciyyəvidir. Onun cavan zoğlarının birinci qabığında onlar xortum formasındadır.

Mirozin hüceyrələri mirozin fermenti ilə dolu olur. Bu hüceyrələr xacçıçəklilər, istiot, quzuotlular fəsilələrinin vegetativ orqanlarına məxsusdur. Mirozin xardal yağının əmələ gəlməsində iştirak edir.

Kristaldaşıyan hüceyrələr bir çox bitkilərin vegetativ və reproduktiv orqanlarında müşahidə edilir (şəkil 59.).



Şəkil 59. Hüceyrələrdə kalsium oksalat kristallarının formaları: 1, 2 – rafidlər; 3 – druz; 4 – kristalik qum; 5 – tək kristallar

Əksər hallarda onlarda kalsium oksalatın kristalları top-lanır. Həyat fəaliyyəti nəticəsində oksalat turşusu ($H_2C_2O_4$) əmələ gəlir, kalsium ionları ilə birləşmə yolu ilə neytrallaşır. Kalsium oksalatın kristallaşması vakuollar-da baş verir. Kalsium oksalatın monohidrat ($CaC_2O_4 \cdot H_2O$) kristalları izodiametrik, çubuqvari yaxud romboedrik formalı olur. Dihidratın ($CaC_2O_4 \cdot 2H_2O$) kristalları isə adətən prizma formasındadır (soğanın soğanığının xarici pulcuq hüceyrələrində). Kristalların birləşərək əmələ gətirdikləri ulduzşəkilli törəmələr- **druzlar** çox geniş yayılmışdır. Əynək dəstə şəklində yiğilmişdir. Onlar üzüm, xınaçıçəklilər, səhləbçiçəklilər fəsilələrinin nümayəndələrində müşahidə edilir. Bəzi tək-tək kristallar inkişaf prosesində sürətlə

uzununa böyük və vakuolu əhatə edən tonoplastı deşirlər. Bu hüceyrələrin protoplazmaları adətən məhv olur və turqoru itirən hüceyrələr onların əhatəsində olan hüceyrələr tərəfindən sıxılır. Bu halda belə təsəvvür yaranır ki, **stiloidlər** adlanan kristallar hüceyrənin qılaşımı ilə örtülü (məsələn, sitrus bitkilərinin yarpaqlarında).

Kalsium oksalat hüceyrələrdə çox xırda müxtəlif formalı kristallar şəklində toplanır. Onların cəmi **kristalik qum** adlanır. Xanimotu yarpaqlarında, kəndalaş və göyüşün floem parenximində onların miqdarı yüksəkdir. Bəzi iynəyarpaqlıların, məsələn, qaraçöhrə, arakuarianın ikinci floemasının histologi elementlərinin divarları kristalik qumla inkrustasiya (naxışla) bəzənilir.

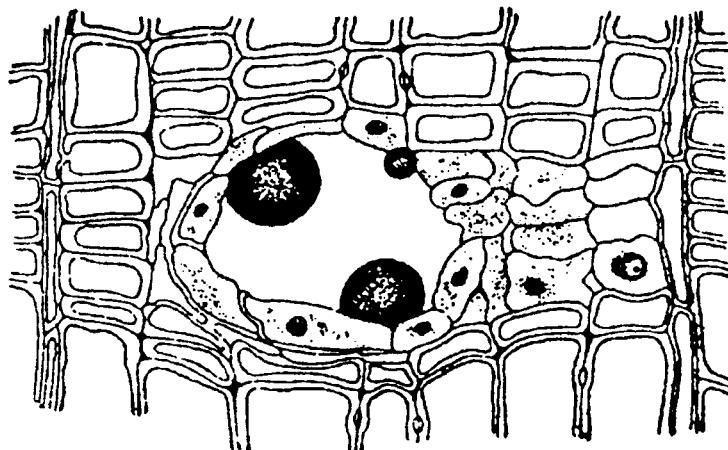
Hüceyrələrdə tez-tez kalsium karbonat toplanır. Üçqatlı epidermaya malik olan fikus yarpaqlarında daxili qatın bəzi hüceyrələri çox iri olur. Onların daxilində **sistolit** (yun. *kystos* – qabarcıq, *lithos*-daş) adlanan salxımabənzər cisim olur. Bu hüceyrələr **litosistlər** adlanır. Litosistin xarici divarından boşluğun daxilinə ayaqcıqda oturan kisəşəkilli çıxıntı ayrıılır. Həmin çıxıntı əhənglə dolur. Əhəng səthdə məməcik şəklinde də yiğilir. Sistolitin ayaqcığı silisium oksidi ilə bəzədir. Müxtəlif formalı sistolitlər gicitikan, qabaq fəsiləsinin nümayəndələrində müşahidə edilir. Taxilların yarpaqlarının qısa epidermal hüceyrələrində silisium cisimcikləri əmələ gəlir.

Çox hüceyrəli sekretor quruluşlar uzun kanalların, yolların qapalı kisəşəkilli yaxud sferik boşluqlar şəklində olan hüceyrəalaralara maddələri ifraz edirlər. Hüceyrəalaralının əmaləgəlmə üsullarından asılı olaraq bu sekretor tutumlar sxizogen, lizigen və sxizo-lizigen olur.

Sxizogen (yun. *schizo*-ayırıram və *genезис* - yaradıcı)- hüceyrəaları hüceyrələri birləşdirən pektin qatının parçalanması nəticəsində əmələ gəlir. Hüceyrəarasinın əmələ gəlməsindən sonra ayrılmış hüceyrələr ya bilavasitə ikiqatlı epiteliyə çevrilir, yaxud da əvvəlcədən tangental arakəşmələrlə bölünür və daxili qatın epithelial hüceyrələri olurlar. (Şəkil 60).

Çətirçiçəklilərdə epitelial hüceyrələr uçucu terpenlər hasıl edir, iynəyarpaqlıların qətran yollarında özlü balzamlar, bəzi qıylarda, saqo bitkisində, aralıya fəsiləsinin nümayəndələrində selik əmələ gəlir.

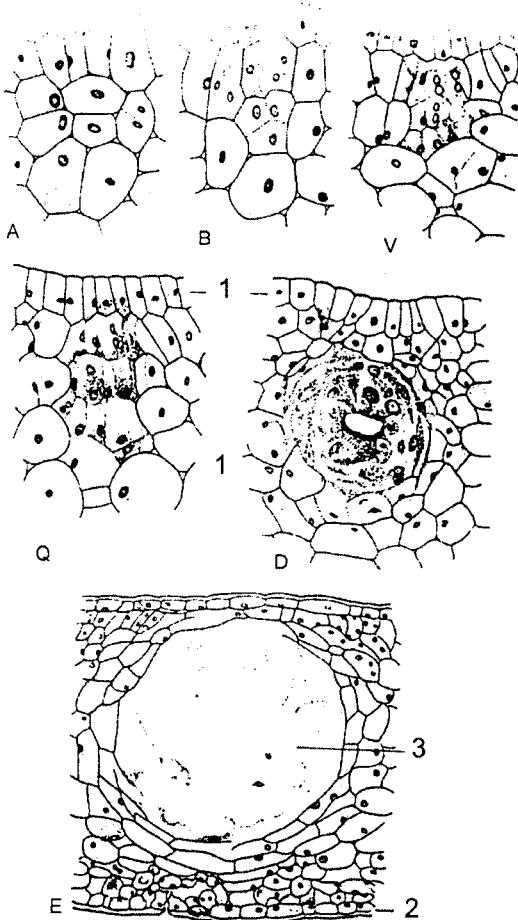
Əksər hallarda ifrazat quruluşları travmatik mənşəli olur, məsələn, sidr ağacının oduncağında qətran yolları və, həmçinin, kitrədaşıyan yollar. Onların formalaşması qummozla bağlıdır. Qummozun nəticəsində kitrələrə aid olan mürəkkəb və kimyəvi cəhətdən müxtəlif maddələr əmələ gəlir. Sxizogen tutumlar dəziotu fəsiləsinin xarakter xüsusiyyətidir. Onların tərkibində kitrələr və qətranlar olur. Tərkibin rəngi ağ, sarı, yaşılımtıl yaxud da tünd ya da ki, qırmızı piqmentlə rənglənmişdir (dəziotuda).



Şəkil 60. Şam ağacı oduncağında qətran yolu

Lizigen (yun. *lisis* – həll edilmə) tutumlar hansısa bir toxumanın daxilində xüsusi hüceyrə qruplarının həll edilməsi nəticəsində əmələ gəlir (şəkil 61). Bu hüceyrələr sitoplazma ilə zəngindir. Onların bölünmələri sekret hasıl edən xırda hüceyrələrin kiçik qrupunun əmələ gəlməsinə gətirib çıxarır. Sonralar hüceyrələrin qilafları həll olur, onların yerində sekretlə, protoplazmanın və qilafların qalıqları ilə dolu olan boşluq formalaşır. Daha sonra bu boşluğu əhatə edən hüceyrələr

də həll olur. Bununla əlaqədar bu boşluğun ölçüləri artır. Lizigen tutumlar evkaliptin, sədəfotunun yarpaqlarında, sitrus bitkilərin meyvəyanlıqlarında olur.



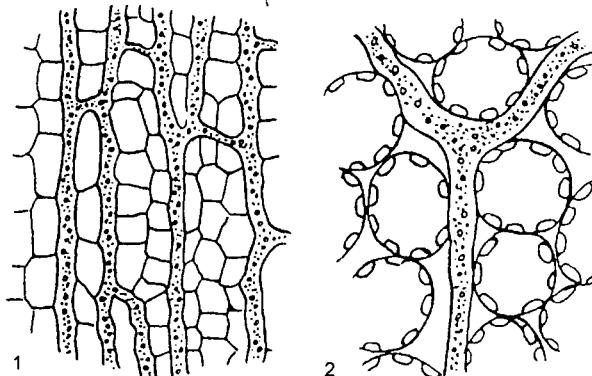
Şəkil 61. Sitrus yarpağında lizigen tutumun inkişafının müxtəlif mərhələləri:
1 – üst epidermə; 2 – alt epidermə; 3 – tutumun boşluğu

Sərvkimililər fəsiləsinin iynəyarpaqlarının ikinci floemasına qətran tutumları səciyyəvidir. Onların inkişafı sxizo-

gen başlayır. Ölçülerin artması ətrafdakı hüceyrələrin lizisi yolu ilə baş verir. Bu tutumlar sxizo – lizigen adlanır.

Süd şirəsi borucuqları bir hüceyrəli yaxud çox hüceyrəli endogen quruluşlardır. Bitkilərin orqanlarının zədələnməsi vaxtı onlardan süd şirəsi (lateks) ayrılır. Süd şirəsinin rəngi müxtəlif olur: rəngsiz, şəffaf (tut, oleandr), ağ (zəncirotu, südləyən), sarı (dəmrovotu) və hətta qırmızı (Şimali Amerikada bitən xəşxəkimilər fəsiləsinə aid olan sanqvi-niya).

Süd şirəsi borucuqları iki – və birləpəli bitkilərin 900 cinsinin 12500 növü aşkar edilmişdir. Süd şirəsi borucuqları **buğumsuz** və **buğumlu** olur (şəkil 62).



Şəkil 62. Süd şirəsi borucuqları: 1 – buğumlu süd şirəsi borucuğu; 2 – buğumsuz süd şirəsi borucuğu

Buğumsuz süd şirəsi borucuqları bir hüceyrəlidir. Onları inkişafi ən yaxşı südləyən bitkisində öyrənilmişdir. Südləyən süd şirəsi borucuqları bir yaxud bir neçə sayda rüşeymdə əmələ gəlir. Onlar böyüyür, saxələnir və böyümə konusundan başqa, praktiki olaraq rüşeymin bütün hissələrinə daxil olurlar. Əhatədici hüceyrələrdən inkişaf edən süd şirəsi borucuqları sitoplazmanın az miqdarı və iri nüvələrlə fərqlənir. İnkişaf vaxtı süd şirəsi borucuqlarının nüvəsi bölünür və o çox nüvəli olur. Südləyənin əmələ gəlmış süd şirəsinin borucuqlarının qilafları qalınlaşmışdır. Onlar pektin maddələrilə zəngindirlər, məsamələr azdır. Onları əhatə edən

parenxim hüceyrələrilə plazmodesmalar vasitəsilə birləşirlər. Süd şirəsi borucuqları yetkin bitkilerin müxtəlif hissələrində yerləşir: birinci qabıqda, özəkdə, birinci floemada. Onların şaxələri birinci floemadan ikinci floemaya daxil olur. Bəzi bitkilərdə, məsələn, cəzayır bənövşəsində, bugumsuz süd şirəsi borucuqları uzun duz şəklindədir.

Buğumlu süd şirəsi borucuqları birsəralı qosqu kəmərinə taxılan boruşəkilli hüceyrələrdən ibarətdir. Hü-ceyrələrin sonuncu divarları boruların bugumlarındakı kimi qismən ya-xud tamamilə parçalanır.

Buğumlu süd şirəsi boruları bir-birindən bu və ya digər dərəcədə ayrılmış ola bilər (soğan), yaxud da anas-tomozlar vasitəsilə mürekkeb təşəkilli quruluşlarda birləşirlər. Buğumsuz süd şirəsi borucuqları kimi bugumlu borucuqlar çoxnüvəlidir. Coxnüvəlik nüvelərin bölünməsinin yox, hüceyrələrin protoplasmalarının birləşməsinin nəticəsidir. Buna görə də bugumlu süd şirəsi borucuqları sinsitlər (yun *syn*-birlikdə və *kutos* – hüceyrə) adlanır. Bu termin əvvəllər ayrılmış hüceyrələrin protoplasmalarının birləşməsi və qılafların yox olması nəticəsində əmələ gələn çoxnüvəli quruluşları ifadə etmək üçün istifadə edilir.

Süd şirəsi borucuqları müxtəlif orqanlarda müşahidə edilir: mürekkebçiçəklilərdə, məsələn, köklərdə və gövdə-lərdə, lalədə – yarpaqlarda və qozalarda.

Süd şirəsinin tərkibi hər bir bitki növü üçün spesifikdir. Bu emulsiyadır. Onun suda həll olmayan hissəsini kauçuk, quttaperça, politerpenlər, suda həll olan hissəsini isə bəzi üzvi maddələr, şəkərlər, aşı maddələri, alkaloidlər və digər maddələr təşkil edir. Süd şirəsi borucuqlarında özünəməxsus formalı nişasta dənələri, kalsium oksalat kristalları müşahidə edilir. Narkotik maddlərərin və bir sıra dərman preparatlarının alınması üçün mənbə olan xaş-xaşın hüceyrə şirəsi xüsusi əhəmiyyət kəsb edir. Tərkibində 40-45% kauçuk olan gevyanın və quttaperça ilə zəngin olan evkommianın süd şirəsi çox qiymətlidir.

Süd şirəsi borucuqlarının bitki həyatında rolü axıradək aydın deyil. Guman edilir ki, süd şirəsi borucuqları maddələ-

rin daşınmasında iştirak edirlər. Təsadüfi deyil ki, onlar floemada yerləşir. Onları, həmçinin, qida maddələri ehtiyatı saxlayan quruluşlar sayırlar, lakin bir qayda olaraq, bu maddələrin istifadəsi çox çətinliklə baş verir, kauçuk isə metabolizmə heç daxil olmur. Süd şirəsi borucuqlarını su rejiminin özünəməxsus tənzimediciləri sayırlar. Bu qismən onunla təsdiqlənir ki, yağılı havada lateksin miqdarı artır, isti havada isə, bitki aktiv transpirasiya edən vaxtı-azalır. Süd şirəsi borucuqlarının bütün funksiyalarının yerinə yetirilməsi mümkün ola biləndir, lakin bu eksperimental yolla öz təsdiqini tapmamışdır. Hal-hazırda süd şirəsi borucuqları hüceyrə qilaflarından keçməyən məhsulları toplayan sekretor quruluşlar sayılır. Süd şirəsi tərkibində olan maddələr, çox güman ki, bitkiləri heyvanlardan qoruyurlar.

Cədvəl 6

Ən geniş yayılmış ifrazat quruluşları Xarici sekresiya

| <i>Adı</i> | <i>Ifrazat məhsulları</i> | <i>Yerləşmə yerləri</i> |
|------------------|-----------------------------------|--|
| Vəzili tükcükler | Efir yağları | Astrakimilərin nümayəndələrinin yarpaqları və gövdələri |
| Vəzilər | Qətranlar, efir yağları, seliklər | Ağacvari bitkilərin tumurcuq pulcuqları, nadir hallarda gövdələr və yarpaqları |
| Həzm vəziləri | Həzm fermentləri | Həşəratyeyən bitkilərin yarpaqları |
| Nektarlıqlar | Şəkərli maye (nekter) | Həşəratlarla tozlanan bitkilərin çiçəkləri |

| | | |
|------------|----------------------------|---|
| Osmoforlar | Uçucu efir yağları | «-----» |
| Hidatodlar | Bəzi mineral maddələrlə su | Qırılıckimilər, kələmkimilər fəsilələri bitkilərinin yarpaq aylarının ucları və dişicikləri |

Daxili sekresiya

| | | |
|--|--|--|
| Vəzilər və sferik tutumlar | Efir yağıları, qətramlar, kristalik ekskretlər (kalsium oksalatın kristalları) | Dəfnə, iynəyarpaqlıların, sitrus, zambaqgülü, amarillisin yarpaqları |
| Vəzilər və kanalşəkilli tutumlar, qətran yolları | Efir yağıları, qətramlar | İynəyarpaqlıların gövdələri və yarpaqları |
| Süd şirəsi borucuqları | Süd şirəsi | Südləyən, xaxxaşkimilər və astrakimilər fəsilələri bitkilərinin yarpaqları, gövdələri və kökləri |
| Selik yolları | Seliklər | Bəzi saqo və araliya bitkilərinin gövdələri və kökləri |

Beləliklə, sekretor (ifrazat) quruluşlarının müxtəlifliyinin mövcudluğu və onların maddələrin ifraz olunmasında yaxud hüceyrədaxili toplanması yolu ilə metabolizmdən kənarlaşmasında iştirakı bitkilərin normal fəaliyyəti üçün böyük əhəmiyyət kəsb edir. Buna görə də təsadüfi deyil ki, sekretor quruluşlar adətən onları əhatə edən toxumalardan əvvəl formaslaşır və bu toxumaların diferensiyasiyası vaxtı hüceyrələrdən yaxud orqanizmdən lazımlı olmayan məhsulların çıxarılması üçün artıq hazır olurlar. Maddələrin xaricə ifraz edilməsinə yalnız protodermal mənşəli ekzogen quruluşlar (vəzili tükcükəklər, vəzilər, hidatodlar) hazırlıdır. Endogen tutumlar ya maddələrin hüceyrədaxili toplanmasını həyata keçirirlər (süd şirəsi borucuqları, müxtəlif bir hüceyrəli idioblastlar) yaxud da bu maddələri hüceyrəaralarına ifraz edirlər (sxizogen və

lizigen tutumlar), lakin hər iki halda ifraz edilən maddələr bitkidə qalır.

Cədvəl 2

Toxumaların təsnifatı

| Toxumanın adı | Yarımqrupun adı | Yerləşmə yeri |
|----------------------|---|--|
| Meristemalar | Təpə (uc) (birinci) Yan (ikinci) İnterkalyar (birinci və ikinci) Zədə (travmatik) (ikinci) | Gövdənin və kökün ucları Əsas orqanların uzununa silindr formasında Buğumaralarının və yarpaqların əsaslarında Orqanların zədələnmiş yerlərində |
| Örtücü | Epiderma (birinci) Mantar (ikinci) Ölü qabıq (üçüncü) | Yarpaqların, cavan gövdələrin, meyvələrin səthində Gövdənin və kökün çoxillik hissələrinin səthində Gövdənin və kökün qocalmış hissələrinin səthində |
| Əsas, yaxud parenxim | Assimilyasiya Ehtiyat Sorucu | Yarpaqlarda və cavan gövdələrdə Gövdələrdə, köklərdə, toxumlarda və meyvələrdə Köklərin sorucu zonasında |

| | | |
|----------|---|--|
| | Aerenxima | Sualtı orqanlarda, hava və tənəffüs köklərində |
| Mexaniki | Kollenxima Sklerenxima (qabıq və oduncaq lifləri) Sklereidlər (daşlaşmış hüceyrələr, dayaq hüceyrələri) | Cavan əsas orqanlarda və yarpaqlarda Əsas orqanlarda Yarpaqlarda və meyvələrdə |
| Ötürüçü | Traxeidlər Traxeylər (borular) Ələkvari borular | Ksilemada Ksilemədə Floemada |
| İfrazat | Daxili: süd şirəsi boruları, yağ hüceyrələri, sxi-zogen və lizigen tutumlar Xarici: vəzili tükcükler, nektarlıqlar, hidatodlar, osmoforlar | Orqanların daxilində Orqanların səthində |

III FƏSİL

BİTKİLƏRİN VEGETATİV ORQANLARININ ANATOMİK QURULUŞU

Kökün anatomiyası

Kök bitkinin əsas vegetativ orqanı olaraq tipik hallarda torpaqla qidalanma funksiyası yerinə yetirir. Kök radial simmetriyaya malik və həmçinin apikal (təpə) meristemanın fəaliyyəti nəticəsində uzun müddət uzana bilən əsas orqandır. Morfoloji cəhətdən kök gövdədən, onlarda yarpaqların inkişaf etməməsi və apikal meristemanın daim üsküklə örtülü olması ilə fərqlənir.

Köklərin yaranma təkamülü

Psilofitlər quruluş etibarı ilə gövdəyə və kökə ayrılmayıblar. O, sadəcə apikal meristemanın sayəsində uzanan və dixotomik şaxələnən orqanlardan ibarət olub. Şaxənin bir qismi şaquli olaraq yuxarı qalxarkən digər qismi torpağa söykənərək ordakı suyu və mineral maddələri udurdu. Belə bəsit quruluşa malik olmalarına baxmayaraq, bitkilər yetərincə su ilə təmin olunublar. Bunun da əsas səbəbi bitkilərin ölçülərinin kiçik, iqlimin isə rütubətli olması idi.

Təkamül nəticəsində bəzi şaxələr torpağın dərinliklərinə işleyərək torpaqdan qidalanan daha mükəmməl köklərə başlanğıc vermişlər. Torpaqdan qidalanan ixtisaslaşmış orqan kimi köklərin yaranması onun quruluşunun yenidən qurulması ilə müşayət olunur.

Torpaqdan maddələrin udulması funksiyasını səthində, həyat fəaliyyəti olan hüceyrələr saxlayan cavan ucluqlar (sonluqlar) üzərinə götürür. Bu hüceyrələr isə, öz növbəsində, fəaliyyət baxımından çox mühüm toxuma olan rizodermanı əmələ gətirirlər.

Köklərin ümumi uducu səthi bir neçə səbəbdən genişlənmə imkanına malik olur: a) geniş şaxələnmə və çoxlu sayıda sorucu ucluqların yaranması; b) köklərin daim uzanması; c) kök tüküklərinin əmələ gəlməsi.

Kökün yaranması nəticəsində bitkilərdə yuxarıya doğru di-kələn daha iri zoqlar əmələ gəlmış və onlar daha quraq yerlərdə yaşamağa uyğunlaşmışlar.

Kökün anatomik quruluşu

Kökün həm uducu və həmçinin bitkini substrata bərkidən orqan kimi ixtisaslaşması, ilk növbədə bilavasitə torpaqla təmasda olan səthinin böyüməsilə əlaqədardır. Bu, kök sisteminin güclü şaxələnməsi və çoxsaylı kök tükcüklerinin əmələ gəlməsi sayəsində mümkün olur. Bu halda apikal meristemanın incə hüceyrələrini üskük kimi əhatə edən *kök üsküyünün* böyük əhəmiyyəti var. Kök məhz onun qoruyucu fəaliyyəti nəticəsində torpağın dərinliklərinə işleyir, eyni zamanda bitkinin mineral qidalanmasını yaxşılaşdırıran bakteriya və göbələklərlə simbiotik əlaqəyə girə bilir. İndi isə kökün funksiyaları və anatomik quruluşu arasındaki qarşılıqlı əlaqəni aşqdırıq.

Cavan kökün uzununa kəsiyində aşağıdakı zonaları aydın seçmək mümkündür (şəkil 63).

1. Hüceyrələrin *bölünmə zonası* – kök üsküyü (*calyptra*) ilə örtülmüş apikal meristema ilə təmsil olunub;

2. *Böyiymə* və ya *uzanma zonası* – burada meristemanın hüdudlarından kənara çıxan və uzununa istiqamətdə dərtılmanın müxtəlif mərhələlərində olan hüceyrələr yerləşir;

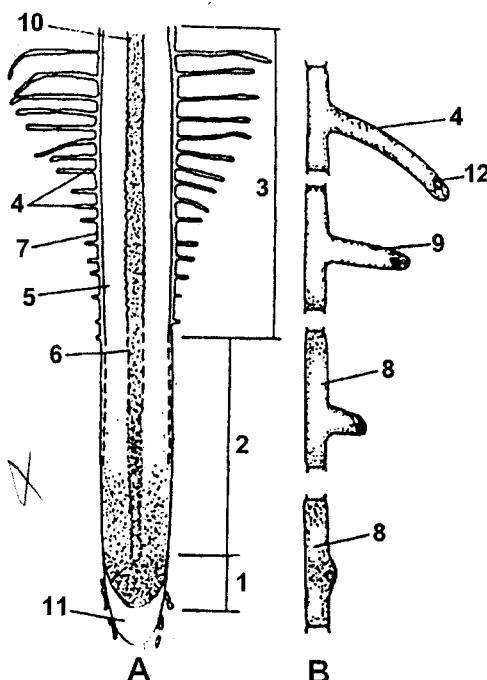
3. *Maddələrin udulması* və *daimi toxumaların diferensiasiyasının başlandığı zona – rizoderma* – kök tükcüklerinin (əmici tellər) əmələ gəlməsi və təməli hələ böyümə zonasında qoyulan ksilema və floemanın ötürücü elementlərinin əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunur;

4. *Sabit toxumaların diferensiasiyasının başa çatlığı ilkin quruluş zonası* – burada ilkin qabıq və mərkəzi silindr və ya stel aydın görünür;

5. *Şaxələnmə zonası* – bu zananın aşağı hissəsində yan köklərin rüseymləri formalaşır, onun yuxarı hissəsində isə onlar artıq kökün səthinə çıxmış olurlar.

Bölünmə zonası

Kökün apikal meristemasi. Zoğun *terminal* vəziyyətdə yerləşən apikal meristemasından fəqri olaraq, kökün apikal meris-



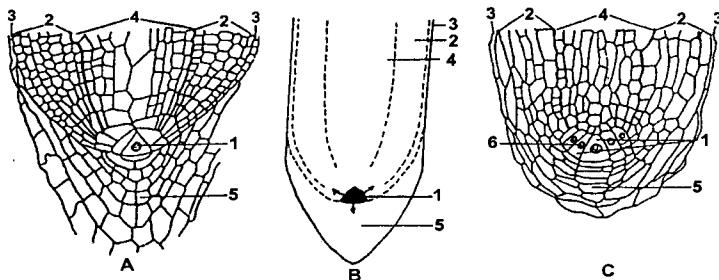
Şəkil 63. Buğda bitkisinin cavan kökü: A – kökün topoqrafik zonası; B – kök tükcüklerinin inkişaf mərhələsi. 1 – bölünmə zonası, 2 – böyümə zonası, 3 – maddələrin udulma zonası və daimi toxumaların diferensiasiyası, 4 – kök tükcükleri, 5 – ilkin qabıq, 6 – prokambi, 7 – rizoderma, 8 – trixoblast, 9 – si-toplazma, 10 – kökün mərkəzi silindri, 11 – kök üsküyü, 12 – nüvə.

teması *subterminal* vəziyyətdə yerləşir, yəni o, həmişə üskükə örtülümiş olur. Meristemanın həcmi kökün qalınlığı ilə sıx əlaqəlidir. Zoğun köklərin meristemasi, naziklərdə olduğundan daha çoxdur. Lakin bunu da qeyd etmək lazımdır ki, kök meristemasi mövsüm dəyişkənliliklərinə məruz qalmır və həmçinin yan orqanların əmələ gəlməsində də iştirak etmir. Bununla əlaqədar olaraq, onun yeganə funksiyası hüceyrələrin yenidən əmələ gəlməsində

ıstirak etmekdir. Sonralar bu hüceyrələr sabit toxumaların hüceyrələrinə çevrilirlər. Beləliklə, zoğun apikal meristeması həm histogen, həm də orqanogen rol oynadığı halda, kökün apikal meristeməsi yalnız histogen rol oynayır. Kök üsküyü də həmin meristemənin törəməsidir.

Ali bitkilərdə kökün apikal meristeməsinin, əsasən, inisial hüceyrəların mövcudluğu və yerləşməsi ilə yanaşı, həmçinin tükcük daşıyan qatın, yəni rizodermanın mənşəyinə görə bir-birindən fərqlənən bir neçə növü məlumdur.

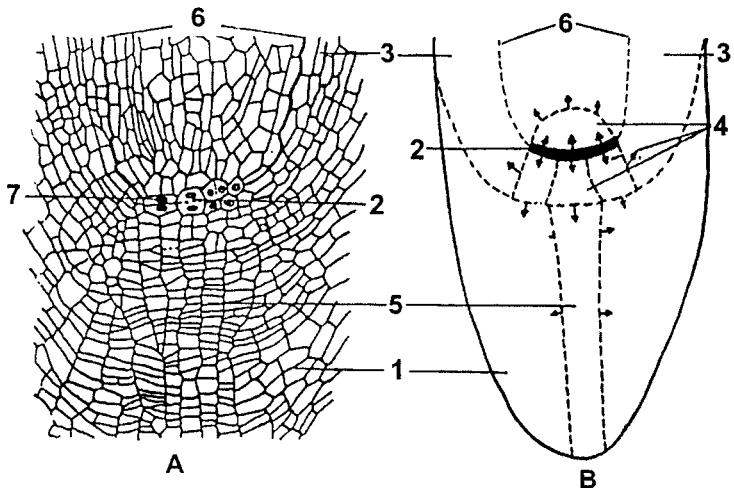
Qatırquruğu bitkisinin və əksər qızılaların köklərinin yeganə inisial hüceyrəsi, onların zoğlarının apeksində olduğu kimi; üçüncü piramida şəklindədir, lakin onun qabarıq əsası aşağı, yəni kök üsküyünə doğru istiqamətlənib (şəkil 64 A, B). Bu hüceyrənin bölünməsi dörd istiqamətdə, yəni piramidanın hər üç yan tərəfinə və əsasına parallel olan istiqamətdə baş verir. Sonuncu halda bölünməklə kök üsküyünə başlangıç verən hüceyrələr əmələ gəlir. Onun daxili mərkəzi hissəsi kiçik hüceyrələrdən, xarici hissəsi isə nisbətən daha iri hüceyrələrdən təşkil olunub. Inisial hüceyrənin yan tərəflərinə parallel olaraq ardıcıl bölünməsi nəticəsində yaranan yasti hüceyrələr antikinal olaraq iki dəfə bölünərək, hərəsi üç hüceyrə əmələ gətirir: xarici (aşağı) hüceyrə - tükcük daşıyan qata, orta - ilkin qabıq zonasına, daxili (yuxarı) hüceyrə isə - mərkəzi silindrə başlangıç verir. Bəzi qızılaların kök meristeməsi bir deyil, bir neçə prizmatik inisial hüceyrələrə malik olur (şəkil 64 C).



Şəkil 64. Qızıkimilərin kökünün uzununa kəsiyi: A, B – bir inisial hüceyrə ilə, C – bir neçə inisial hüceyrə ilə, A,C – hüceyrə quruluşu, B – quruluşu sxemi. 1 – inisial hüceyrələr, 2 – ilkin qabıq, 3 – rizoderma, 4 – mərkəzi silindr, 5 – kök üsküyü, 6 – nüvə

Bu halda ilkin qabığın daxili hissəsi yalnız kənar inisial hüceyrələrin törəmələrindən, qabığın xarici qatları və kök üsküyü isə əsaslıara paralel bölünən inisial hüceyrələrdən əmələ gəlirlər. Inisial hüceyrələrdən yuxarıya doğru ayrılmış hüceyrələr gələcək mərkəzi silindri təşkil edirlər. Plaunların köklərində inisial hüceyrələr aşkar olunmasa da, həmin şobəyə aid olan selaginella bitkisində onlara rast gəlinir.

Çilpaqtoxumluların köklərində kiçik inisial hüceyrələr apikal meristemanın daxili hissəsində, üskükdən bir qədər yuxarıda yerləşirlər (şəkil 65 B).



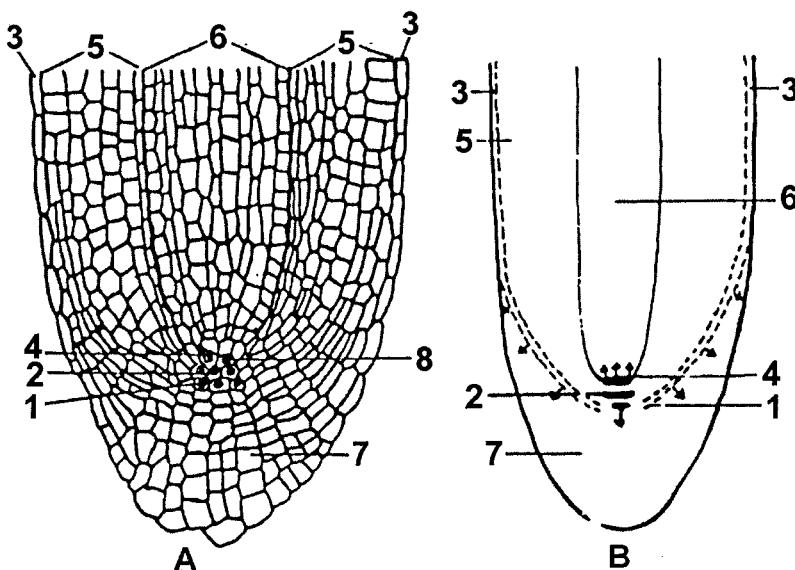
Şəkil 65. Pseudotsuga bitkisinin kök ucunun uzununa kəsiyi. A – hüceyrə quruluşu; B – sxem. 1 – kök üsküyunun yan tərəfləri, 2 – bütün kök zonalarının ümumi inisiali, 3 – ilkin qabıq, 4 – ümumi inisial mehsulları, 5 – sütuncuq, 6 – mərkəzi silindr, 7 – nüvə

Uzununa kəsiklərdə onlar tangensial və bir qədər əyilmiş lövhəcik təşkil edirlər. İnisiallar köndələn müstəvilərdə bölünərək daxilə doğru gələcək stelin (mərkəzi silindrin) hüceyrələrini, xaricə və aşağıya istiqamətdə isə yüksək hüceyrələrini yaradırlar. Üsküyün orta hissəsində onlar uzununa sıralar şəklində yerləşmiş dirəkciklər (*columella*) əmələ gətirirlər.

Inisialların kənar hüceyrələri gələcək ilkin qabığın zonasına

başlangıç verirlər ki, meristematiq zonadan yuxarı onlardan, gələcək rizodermanın hüceyrələr qatı formalasılır. Soğanın apikal meristeməsi təsvir etdiyimiz bu quruluşa bənzəyir, lakin bu nümunədə inisial hüceyrələr üsküyə daha yaxın yerləşmiş olurlar.

Örtülütoxumluların ikiləpəli bitkilərinin eksəriyyətində inisial hüceyrələr üç mərtəbə yerləşmiş olurlar (Şəkil 66).



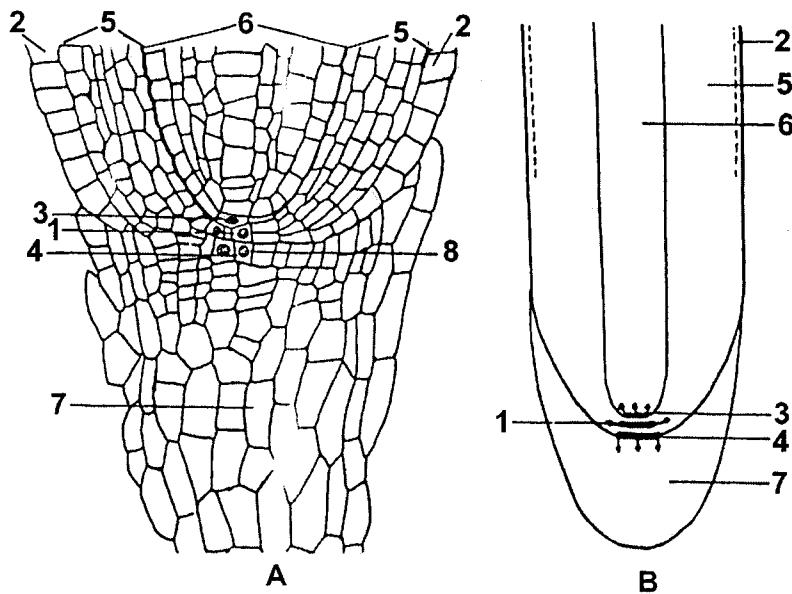
Şəkil 66. Kələm bitkisinin kök ucunun uzununa kəsiyi: A – hüceyrə quruluşu; B – sxem. 1 – dermatokaliptrogen, 2 – ilkin qabıqın inisiali, 3 – rizoderma, 4 – mərkəzi silindrin inisiali, 5 – ilkin qabıq, 6 – mərkəzi silindr, 7 – kök üsküyü, 8 – nüvə

Üst mərtəbənin derivatlarından (törəmələrindən) - pleromdan sonradan mərkəzi silindr əmələ gəlir, orta mərtəbənin hüceyrələri (periblem) ilkin qabığa, aşağı mərtəbə isə - üskük və rizodermaya başlangıç verirlər (bax Gövdə, s. 180). Bu qat *dermatokaliptrogen* (yunan. derma – dəri və lat. calyptra – üskük) adlanır.

Dənli bitkilərdə də inisiallar 3 mərtəbə təşkil edir (Şəkil 67) ki, aşağıdakı mərtəbənin hüceyrələri yalnız kök üsküyünün

hueyрeлeни өмeлe гeтиrlеr, bu sеbеdеn bu qat *kaliptrogen* ad-
lanır. Rizoderma, inisialların orta mertebesinin töremesi olan bi-
rincili qabiqdan ayrılır. Merkезi silindr, ikilepeliлerdе olduğu
kimi, yuxarı mertebənin hueyрeлeriinden өmеlе gelir.

Beləliklə, müxtəlif bitki qrupları rizodermanın mənşəyi ilə fərqlənilir. Yalnız sporlu arxeqonal və ikiləpəlilərdə o, xüsusi inisial qatdan əmələ gəlir, cülpətqoxumular və birləpəlilərdə rizoderma ilkin qabığın törəməsidir.



Şəkil 67. Buğda bitkisinin kök ucunun uzununa kəsiyi: A – hüceyrə quruluşu; B – sxem. 1 – ilkin qabığın inisialı, 2 – rizoderma, 3 – mərkəzi silindrin inisialı, 4 – kaliprogen, 5 – ilkin qabıq, 6 – mərkəzi silindr, 7 – kök üsküyü, 8 – nüve

Kökün apikal meristemasinın en mühüm xüsusiyyeti hemicinin bundan ibarətdir ki, normal şeraitdə inisial hüceyrələr süknət mərkəzlərini yaradaraq az hallarda bölünürlər. Bu halda meristemanın həcmi onların törəmələri hesabına artmış olur. Lakin mutagen amillərin, şüalanmanın və digər səbəblərin təsirindən kök ucunun zədələnməsi zamanı bu süknət mərkəzləri aktivlə-

şir və intensiv bölünərək zədələnmiş toxumaların bərpasını təmin edirlər.

Kök üsküyü. Kök üsküyü, apikal meristemi nəinki torpağın sərt hissələrindən mühafizə edir, həmçinin səthdə yerləşən hüceyrələrin selikləşməsi sayəsində kökün torpağa uzanmasını asanlaşdırır. O, 0,2-1,5 mm uzunluqda olmaqla meristemdən azacıq qıсадır.

Üskük, tərkibində nişasta dənələri olan canlı parenxim hüceyrələrindən təşkil olunub və bu dənələr adətən aşağı divara yaxın toplanırlar. Ehtimal edilir ki, onlar kökün geotropizminə səbəb olan statolit rolunu oynayırlar. Böyümənin istiqaməti dəyişdikcə ağırlıq qüvvəsinin təsiri altında onlar da yerlərini dəyişirlər. Bu nişasta dənələri çox nadir hallarda bitki tərəfindən istifadə olunur.

Üsküyün periferik hüceyrələri selikləşərək onun səthindən «sürüşüb düşürlər», bəzən hüceyrələrin yalnız daxili divarları selikləşdiyindən periferik təbəqə üsküyün qalan hissəsindən bir kolpak kimi qopa bilir. Periferik təbəqənin qopması nəticəsində üskük heç də nazikləşmir. Onun qalınlığı dərhal apikal meristemən əmələ gətirdiyi yeni hüceyrələr hesabına bərpa olunur.

Kök ucunu əhatə edən selikli hüceyrələr nəinki suyu cəlb edir, həmçinin köklə torpaq arasında sıx teması da təmin edirlər. Bu hüceyrələrin tərkibindəki üzvi turşular torpaq hissəciklərini həll edərək kökün torpağın dərinliklərinə işləməsinə şərait yaratır, fermentlər isə öz növbəsində onlardakı maddələri hidroliz edərək köklər tərəfindən mənimşənilməsini asanlaşdırır. Üskükdən qopan hüceyrələrdə bəzi ballast maddələr də toplanlığı üçün bitkilər bununla həmin maddələrdən də azad olmuş olurlar.

Bilavasitə köklə sıx temasda olan torpaq təbəqəsində çox-sayılı mikroorganizmlər inkişaf edir. Bu mikroorganizmlər çətin mənimşənilən birləşmələri çevirərək bitkilər tərəfindən asan mənimşənilə bilən hala gətirir, həmçinin bəzi bioloji aktiv maddələri sintez edirlər. Gobələklər və azotfiksədici bakteriyalar köklə simbioza girərək bitkinin su təhcizatını və qidalanmasını yaxşılaşdırırlar. Torpağın cavan kökü əhatə edən və mikroorganizmlərlə zəngin bu təbəqəsi *rizosfera* adlanır.

Beləliklə, üskük nəinki apikal meristemanı mühafizə edən bir strukturda çıkış edir, o həmçinin bitkinin qidalanmasını yaxşılaşdırır və kökün torpaqda hərəkət etməsinə yardım edir.

İntensiv və fasılısız apikal böyüməsi olan köklərdə kök üsküyü yaxşı inkişaf edib. Yumşaq substratda bitən bitkilərdə və hazır üzvi maddələrlə qidalanmaya uyğunlaşmış saprotroflarda üskük yoxdur. Kök üsküyü həmçinin su bitkilərində də olmur.

Böyümə zonası

Bu hissə bölünmə zonası ilə kök tükcükleri arasında yerləşir. Bu zonada hüceyrələr güclü şəkildə uzanırlar. Meristemmatik zona böyümə zonasına tədricən keçir. Böyümə zonasının uzunluğu boyunca hüceyrələrin uzanma intensivliyi birtəpəli əyriylə səciyyələnir. Meristemmatik zona yaxınlığında bu, o qədər də böyük deyil, sonra qəfil artaraq öz maksimumuna çatır, daha sonra tədricən yenə də azalır. Böyümənin belə xüsusiyyəti gövdənin bugumaraları üçün də xasdır. Bunula belə, gövdə və kök arasında bir fərq mövcuddur. Gövdədə apikal böyümə interkalyar böyüməyə uyğunlaşış, amma kökdə interkalyar böyümə mövcud deyildir.

Maddələrin udulması və sabit toxumaların diferensiasiyası zonası - rizoderma

Bu zona, kökün ucundan adətən 0,1-10 mm məsafədə yerləşir. Müxtəlif bitkilərdə onun ümumi uzunluğu bir və ya bir neçə santimetr arasında dəyişə bilir. Kökdə ilk diferensiasiyalaşan və heç də uzunmüddətli olmayan toxuma üzərində kök tükcükleri daşıyan *epiblema* və ya *rizodermadır*. Bəzi qıjikimilərdə (ayıdöşəyi) rizoderma qalın selikli təbəqəyə malik olub tükcük yaratmayan iri şəffaf hüceyrələrdən ibarətdir. İlandılı bitkisində isə tükcükler ümumiyyətlə çox seyrək və qısa olur. Əksər ali sporlularda və bütün çılpaqtoxumlularda rizoderma 2 tip hüceyrədən təşkil olunub: tükcük yaradan trixoblastlardan və atrixoblastlardan.

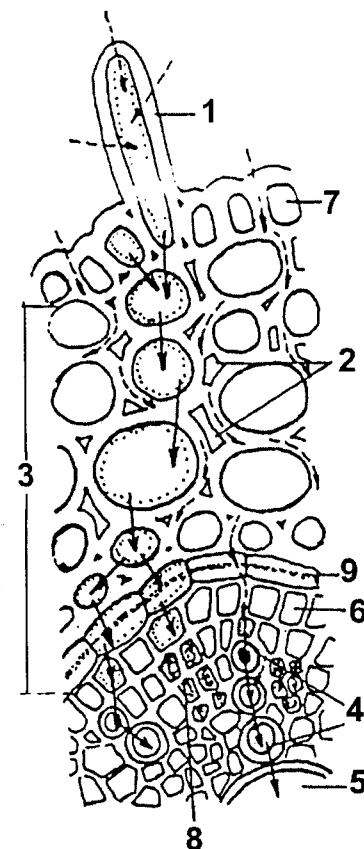
Kök tükcüyü çox sürətlə inkişaf edir. Alma toxmacarında (toxumdan cücərən bitki) bu, 36-40 saat ərzində baş verir. Tük-

cüyün uzunluğu adətən 0,15-8 mm təşkil edir, otvari bitkilərdə ağacvari bitkiləri ilə müqayisədə bu, daha uzun olur. Şəkər çuğundurunda tükcük 10 mm-ə qədər uzunluqda, göyrüşdə 0,45-0,5 mm ola bilər. İstixanalarda becərilən sitrus toxmacarında isə çox qıсадır-0,05 mm. Tükcüklər müvəqqəti olub, bir neçə gündən sonra məhv olurlar.

1mm² tükdaşıyıcı zonada tükcüklərin sayı bitkinin fərdi xüsusiyyətlərindən asılıdır. Noxudda 232, qarğıdalıda 425, alma toxmacarında 300-ə qədər ola bilir. Kifayət qədər rütubətli torpaqlarda yaşayan bitkilərdə tükcüklər daha çoxdur. Su bitkilərində tükcüklər ya hədsiz az sayda mövcud olurlar və ya ümumiyyətlə olmurlar. Suzanbağında adsorbsiyaedici səth tükcüklərin inkişaf etməsi səbəbi ilə deyil, kökün saçاقlanması hesabına artırm. Bəzən kifayət qədər rütubətli substratda inkişaf edən soğanaqlı bitkilərin əlavə köklərində tükcük olmur. Amma bəzən quru torpaqda bitən bitkidə də tükcük olmaya bilir, məsələn, zəfəranda, qaymaqcıçəyinin bəzi növlərində olduğu kimi. Tükcüklər kökün adsorbsiyaedici səthini artırmaqla mühüm əhəmiyyət kəsb edirlər.

Bəzi alma sortlarının toxmacarlarında tükcüklərin ümumi sayı 17,5 mln, onların ümumi uzunluğu 3 km təşkil edir, əlverişli şəraitdə becərilən buğda bitkilərində isə 10 000 km-ə çata bilər. Tükcüklər suyu və suda həll olmuş mineral maddələri fəal şəkillədə udurlar. Qeyd etmək lazımdır ki, kökün nisbətən aşağıda yerləşən zonaları da hüceyrə sitoplazmasının yüksək sıxlığı sayəsində az-çox bu qabiliyyətə malikdirlər.

Meristema və böyümə zonası ilə udulmuş mineral maddələrin ionları konstruktiv mübadilə prosesinə daxil olurlar, yəni bu maddələr sitoplazmanın ümumi miqdarının artması üçün lazım olan amin turşuları, zülallar və digər birləşmələrin sintezinə sərf olunurlar. Tükcüklər vasitəsilə kökə daxil olan ionlar isə ixtisaslaşan su borularına keçərək bütün bitkiyə yayılırlar və beləliklə də mineral qidalanmanı təmin edirlər. Bu zaman torpaq məhlullarının udulması və onların kökün dərin qatlarına hərəkəti həm apoplast, yəni qilafların fibriliyalarası sahələri və hüceyrəaları ilə, həm də simplast, yəni plazmodesmalarla təmsil olunmuş sitoplazmatik əlaqələrdən istifadə etməklə hüceyrələrin protoplazmaları ilə baş verir (şəkil 68).



Şəkil 68. Kök tükcüyü zonasında kökün quruluşu. 1 – kök tükcüyü, 2 – hüceyrə araları, 3 – ilkin qabıq, 4 – protoksilema, 5- metaksilema, 6 – perisikl, 7 – rizoderma, 8 – floema, 9 – Kaspari qurşaqlı endoderma. Oxlarla torpaqdan udulan məhlulların getdiyi yol göstərilir. Bütöv xətlərlə məhlulların simplast-la daşınması, qırıq xətlərlə isə apoplastla daşınması göstərilib.

Heç də təsadüfi deyil ki, ksilemanın diferensiasiyası kök tükcüklerinin inkişafı ilə, demək olar ki, eyni zamanda başlayır. Bu zonada maddələrin yuxarıya istiqamətlənən axını baş verir. Gövdədə olduğu kimi kökdə də floemanın inkişafı ksilemanın inkişafını qabaqlayır. Bu toxumanın diferensiasiya etmiş elementləri artıq assimilyasiya məhsullarının aşağı istiqamətdə axınının

dayanmış olduğu böyümə zonasında aşkar olunurlar.

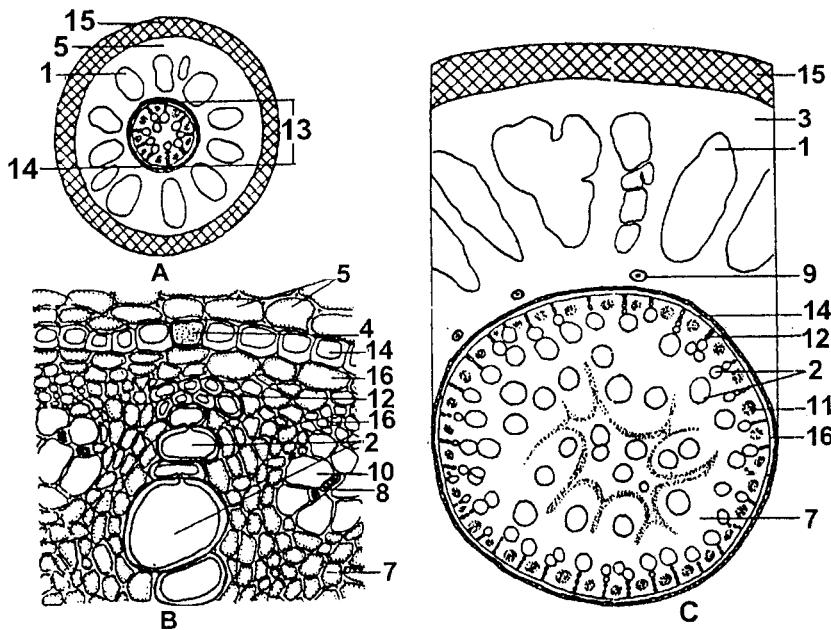
Ötürücü toxumaların inkişafından əvvəl kökün anatomik-topoqrafik zonalarının – ilkin qabığın və mərkəzi silindrin və ya stelin ayrılması baş verir.

İlkin quruluş zonası

Ilkin qabıq, parenxim hüceyrələrindən təşkil olunub və bu hüceyrə qatlarının sayı xeyli dərəcədə dəyişə bilər. Kök tükçüklərinin məhv olması və rizodermanın kənarlaşmasından sonra ilkin qabığın xarici qatı ilkin örtfcü toxuma – ekzoderma dиференциasiya olunur, daxili qatdan isə endoderma inkişaf edir.

Qılaflı mantarlaşmış hüceyrələrdən təşkil olunmuş ekzoderma sporlu arxeqonal bitkilərdə xüsusi toxuma kimi inkişaf etmir. Toxumlu bitkilərdə, o, kökün toxumalarını su və suda həll olan maddələrin itkisindən, eləcə də bu orqana mikroorqanizmlərin daxil olmasından müdafiə funksiyasını yerinə yetirir. Muxtəlif bitkilərdə onun quruluşu müxtəlifdir. İkiləpəlilərin eksəriyyətində köklər erkən ikincili qalınlaşmaya məruz qalırlar, bu isə bütövlükdə ilkin qabığın məhv olması və kənarlaşdırılması ilə müşayiət olunur. Bu səbəbdən bu bitkilərin ekzoderması bir qatlı olur. Birləpəlilərin köklərində isə ekzoderma adətən çoxqatlı olmaqla yanaşı (şəkil 69A) qilafları mantarlaşmayan ötürücü hüceyrələrə malikdir.

Kök tükçükləri zonasında endoderma, radial və eninə divarları ortasından Kaspari qurşağı (kəməri) ilə əhatə olmuş uzunsov nazik qilaflı hüceyrələrdən təşkil olunub. Kökün eninə kəsiklərində Kaspari qurşığını nadir hallarda müşahidə etmək olur, lakin bu, adətən qonşu radial divarlarda Kaspari ləkələri, şəklində aydın görünür. Kaspari qurşağının tərkibində olan suberinəbənzər maddələr sukeçirmə qabiliyyətinə malik olmadığı üçün ionların qilaflardan sərbəst diffuziyasına məncə tövədirler, Kaspari qurşağı plazmolemmaya sıx yapışmış olduğundan ionlar həmçinin onunla qilaflar arasında da hərəkət edə bilmirlər. Bununla əlaqədar olaraq ionların nəqli həmişə endoderma hüceyrələrinin sitoplazmasının nəzarəti altında olur.



Şekil 69. Xamerops palmasının nazik (A) ve yoğun (B) köklerinin kuruluşunun en kesiyi ve mərkəzi silindrden fragment (C). 1 – havadaşıyıcı boşluq; 2 – metaksilema; 3 – ilkin qabiq; 4 – örtücü hüceyrələr; 5 – ilkin qabığın parenxim hüceyrəsi; 6 – protofloema; 7 – mərkəzi silindrin parenximası; 8 – müşayiətedici hüceyrələr; 9 – sklereidlər; 10 – metafloemanın əlekvari boruları; 11 – floema; 12 – protoksilema; 13 – mərkəzi silindr; 14 – endoderma; 15 – ekzoderma; 16 – perisikl

Plaunlarda tipik endoderma olmur, ali bitkilərin digər sistematiq qruplarının nümayəndələrində isə o müxtəlif quruluşda ola bilər.

Kaspari qurşağı endodermanın inkişafının ilk mərhələsi üçün xarakterikdir. Erkən ikinci qalınlaşmaya malik ikilepəlilərin ak-səriyyətinin köklərində belə endoderma var. Onların bəzilərində endoderma inkişafın ikinci mərhələsində mövcud olur ki, bu mərhələ bütün hüceyrə divarlarının daxili səthində suberinəbənzər maddədən ibarət nazik təbəqənin əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunur. Kökləri ikinci qalınlaşmaya məruz qalmayan birləpəlli bitkilərdə endoderma inkişafın üçüncü mərhələsinə keçə bilər. Bu halda hüceyrələrin yan və daxili divarları xeyli dərəcədə qa-

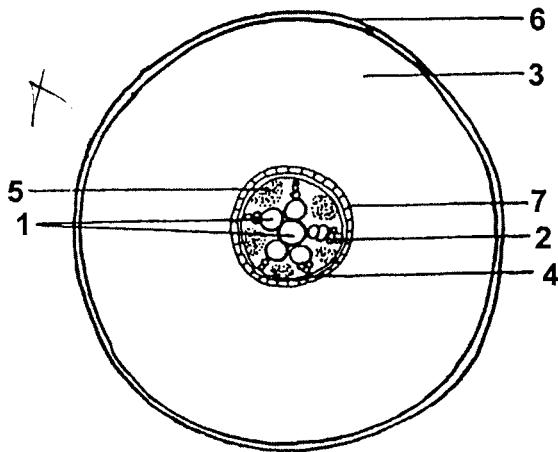
lınlaşır və odunlaşır, onların protoplazması məhv olur. Birləpəli-lərin əksəriyyətində endoderma iki növ hüceyrəyə differensiasiya etmiş olur; kökün eninə kəsiyində qılafların U-şəkilli qalınlaşması ilə xarakterizə olunan (Şəkil 69 C) və çox güman ki, mexaniki funksiyani daşıyan ölü hüceyrələrlə yanaşı, ilkin qabılıqla mərkəzi silindr arasında fizioloji əlaqəni təmin edən keçiricilik qabiliyyətinə malik olan canlı hüceyrələr. Adətən, onlar protoksilemanın elementləri ilə qarşı-qarşıya yerləşmiş olurlar (Şəkil 69 B). Qılafların U-şəkilli qalınlaşmalarına bəzi hallarda ekzodermdə və hətta digər orqanların endodermasında da rast gəlinir. Məsələn, inciçiçəyinin kökümsovularında onlar endodermaya bitişik olan ilkin qabiq hüceyrələrində ola bilər.

Qabığın orta hissəsi adətən çox qatlıdır, onun daxili hüceyrələri bəzi bitkilərdə periklinal bölmə qabiliyyətinə malik olurlar və onların kökün periferiyasına doğru ölçüləri tədricən artan törmələri tangensial istiqamətdə uzanaraq radial cərgələr üzrə yerləşmiş olurlar. Rütubətli şəraitdə böyükən bitkilərin, eləcə də əksər palmaların ilkin qabığında, adətən, reksigen hava boşluqları əmələ gəlir. Palmalar və bir sıra digər bitkilərin ilkin qabığında liflər qrupuna rast gəlinir, ilkin qabığın bəzi hüceyrələri skleralasır (Şəkil 69 C).

Kökün steli

Mərkəzi silindr və ya stel perisikldən və mürekkeb radial ötürüçü topadan ibarətdir ki, həmin topada ilkin floemanın radial şüaları dairə üzrə ilkin ksilemanın süaları ilə növbələşərək radial topa sistemini təşkil edirlər (Şəkil 69). Floema və ksilema sahəciklərinin arası parenxima hüceyrələri ilə dolu olur. Beləliklə, kökün ilkin olaraq əmələ gələn ksileması protoksilema, floeması isə protofloema adlanır. Qeyd etmək lazımdır ki, floema öz inkişafını ksilemadan daha önce başlayır və bölmə zonasının tam yanında yerləşməklə protofloemanı təşkil edir. Floemanın zaman etibarı ilə bir qədər sonra törəmiş elementləri kökün mərkəzinə doğru formalaşır və metafloemanı yaradırlar. Floemanın ksilemadan əvvəl yaranmasının əsasında meristemanın fəaliyyəti üçün zəruri olan plastik maddələrin protofloema ilə kökün apeksinə daşınması durur. Bir

qədər sonra və təbii ki, kökün apeksindən azacıq yuxarıda ksilema inkişaf etməyə başlayır. Onun ilk elementləri – *protoksilema böyümə zonasında* yaranır və uzanma xüsusiyyətinə malik olduğundan həlqəli və yaylı elementlərlə təmsil olunurlar. Protofloemanın ilk elementlərinin təməli *ekzarx* olaraq-başqa sözlə, kənardan mərkəzə doğru, kökdə yeganə bağ şəklində təmsil olunan prokambinin xarici hissəsində qoyulur. Bu elementlərin qrupları arasında həmçinin protoksilemanın elementlərinin də ekzarx və ziyyətdə təməli qoyulur. Bu halda kökün birinci ksilem elementləri kökün xaricinə yaxın, yeni əmələ gələnlər isə mərkəzdə yerləşmiş olurlar. Həm protoksilema, həm də protofloema perisikl qurşağına yaxın yerləşirlər. *Protoksilema* çox haldə gözleri (en həcmli) xırda olan *həlgəli* və ya *yaylı* elementlərdən təşkil olunur. Sonralar törəyen ksilema elementləri daha iri olmaqla *pilləli*, *torvari* və *nöqtəli* su borularından ibarət *metaksilemanı* təşkil edirlər. Beləliklə, protoksilema kökün perisklə yaxın-kənar hissəsində, metaksilema isə mərkəzdə yerləşmiş olur. Odur ki, kökün mərkəzinə doğru iri həcmli, kənara doğru isə kiçik həcmli su boruları yerləşir (Şəkil 69 B, 70).



Şəkil 70. Soğan bitkisinin en kəsiyində quruluşu (sxemdə). 1 – metaksilema; 2 – protoksilema; 3 – ilkin qabığın parenximası; 4 – perisikl; 5 – floema; 6 – ekzoderma; 7 – endoderma.

Ksilema və floema şüaları mərkəzi silindrin çevrəsi boyunca bərabər paylanır və ksilema şüalarının sayı həmişə floema şüalarının sayına bərabər olur. Ksilema şüalarının kökdə sayı növlər üçün xarakter əlamət sayılısa da o, dəyişkəndir. Bununla əlaqədar olaraq, ksilema və floemanın hər birinin tək şüasına malik olan *monoarx* (yun. arche-başlangıç) köklər, ötürücü toxumaların hər birinin iki şüasına malik *diarx* köklər, üçşüahlar - *triarx*, dördşüahlar - *tetrarx* və s. köklər ayırd olunur. Əgər ötürücü toxumaların şüalarının sayı çoxdursa, bu halda ötürücü sistemi *poliarx* adlandırırlar.

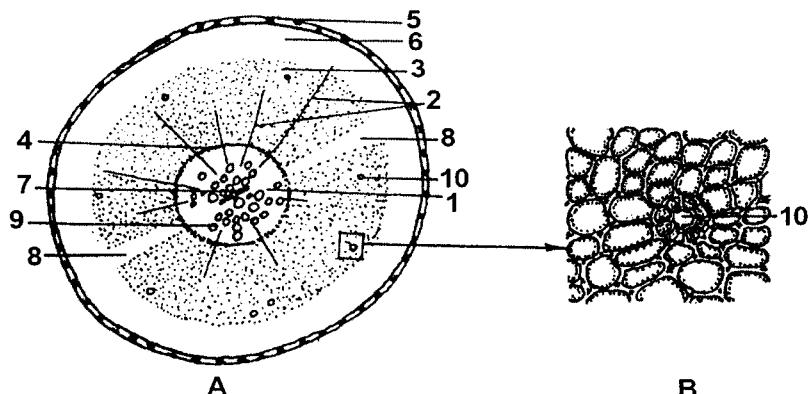
Monoarx köklərə çox nadir hallarda rast gəlinir, onlar qılıkimilər şobəsinə aid iländili bitkisinin bir neçə növü üçün xarakterikdir. Diarx köklər ən geniş yayılmış köklərdir. Onlara çetirkimilərin, mürekkebçiçəklilərin kökündə rast gəlinir. Poliarx köklər əsasən birləpəlilər üçün xarakterikdir.

Kökün eninə kəsiyində mərkəzi silindrin ümumi görünüşü metaksilema elementlərinin yerləşmə xüsusiyyətlərindən asılıdır.

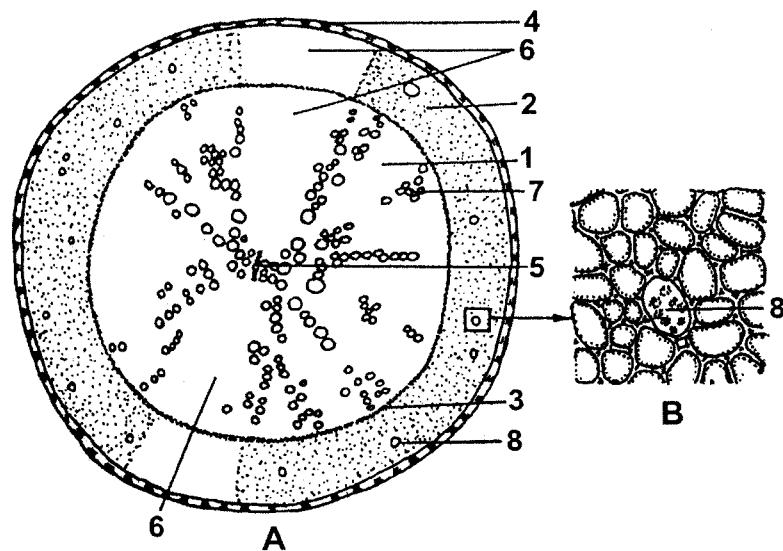
Soğanın (şəkil 70), balqabağın və digər bitkilərin köklərində metaksilemanın ən geniş deşikli və törəmə zamanına görə ən cavın suötürücü elementi mərkəzdə yerləşir. Bitkinin sistematik vəziyyətindən asılı olaraq o, ya su borusu, ya da traxeidlə təmsil oluna bilər. Belə kökün eninə kəsiyində ksilema radial ayrılan şüalara malik ulduz şəklində olur ki, onun daxili hissəsi metaksilemadan xarici hissəsi isə protoksilemadan təşkil olunur. Əgər kök diarxdırsa bu halda ksilema lövhə şəklində olur və onun hər bir tərəfində (lakin kenarları ilə deyil) bir floema şüası yerləşir (bax şəkil 71 A, 72 A, 73).

Bəzi bitkilərdə ötürücü elementlər prokambinin bütün qalınlığı boyunca deyil, yalnız onun xarici hissəsində formalaşırlar. Bu halda prokambinin daxili hüceyrələri parenxim hüceyrələrinə (qarğıdalı) və ya qilafları sonradan qalınlaşdır odunlaşan liflərə (süsən) diferensiasiya olunurlar. Mərkəzi silindrin bu daxili hissəsini gövdə ilə eyniləşdirərək özək adlandırmaq olmaz, çünkü özək zoğun bölünmə nöqtəsinin medulyar zonasının törəməsi olan əsas meristemadan inkişaf edir, kökdə isə o prokambial mənşəyə malikdir.

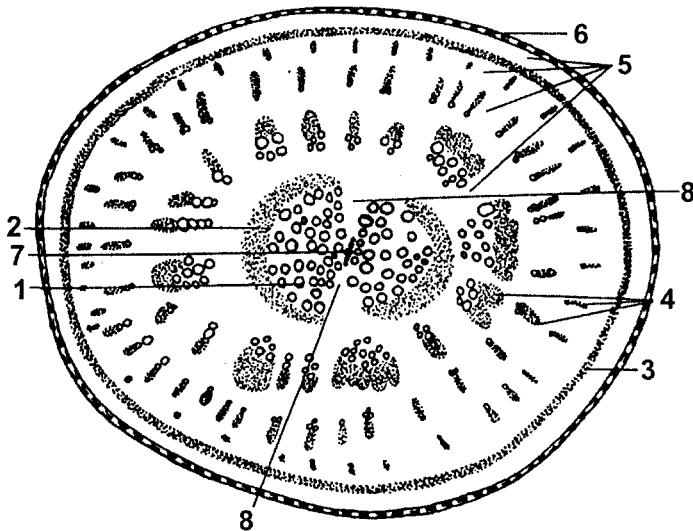
Palma (şəkil 69 C) və poliarx ötürücü sistemə malik bəzi bitkilərin kökündə mərkəzi silindrin daxili parenximası və ya mexaniki toxumasında metaksilemanın diffuz yerləşmiş və bəzi



Şəkil 71. Yerkökü bitkisi meyvökökünün quruluş sxemi (A) və ikinci floemadan fragmənt (B). 1 – ikinci ksilema; 2 – ikinci menşəli şüa; 3 – ikinci floema; 4 – kambi; 5 – periderma; 6 – parenxima zonası; 7 – birinci ksilema; 8 – birinci parenxima şüaları; 9 – su boruları; 10 – sxizogen ifrazat yerliyi



Şəkil 72. Turp bitkisi meyvökökünün quruluş sxemi (A) və ikinci floemadan fragmənt (B). 1 – ikinci ksilema; 2 – ikinci floema; 3 – kambi; 4 – periderma; 5 – birinci ksilema; 6 – birinci parenxima şüaları; 7 – su boruları; 8 – efiryağlı hüceyrə

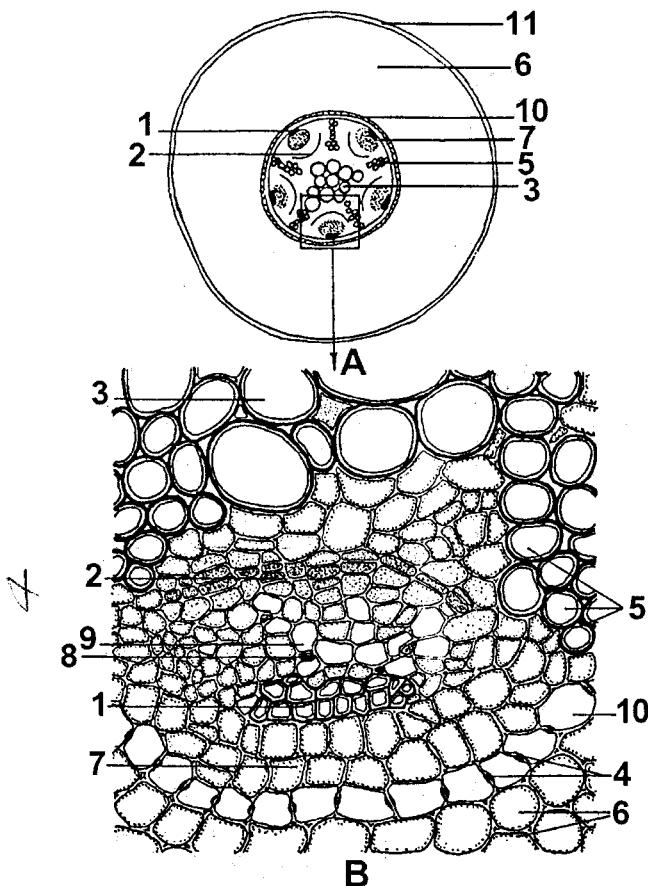


Şəkil 73. Çuğundur bitkisi meyvəkökünün quruluş sxemi. 1 – ikinci ksilema; 2 – ikinci floema; 3 – əlavə kambi; 4 – əlavə kambidən töremiş ötürücü topalar; 5 – parenchima; 6 – periderma; 7 – diarx birinci ksilema; 8 – birinci parenchima şüaları

yerlərdə bir-birilə əlaqə yaranan geniş deşikli elementləri ola bilər. Onlardan bəziləri stelin xarici hissəsində yerləşən ksilemanın qısa radial şüaları ilə birləşir. Ksilema və floema yalnız ötürücü elementlərdən təşkil olunmayıblar. Floemanın tərkibinə parenxim hüceyrələri daxildirlər. Paxtalılar, əməkôməci və çiçəklilərin digər fəsilələrinin nümayəndələrinin protofloemasında adətən liflər inkişaf edir (bax şəkil 74). Ksilemada libriformun elementləri və yaş artdıqca odunlaşan kiçik parenxim hüceyrələri ola bilər.

Ötürücü toxumalar sistemini əhatə edən perisikl kiçik ölçülü nazikdivarlı canlı hüceyrələrdən təşkil olunub. Onun qalınlığı müxtəlif bitkilərdə fərqlənir. Birləpəli bitkilərə aid olan qinkqo, saqqə bitkisinin, elcə də örtülütoxumlulara aid olan qoz ağacı, mayaotu, aqava, drasena bitkilərinin köklərində çoxqatlı perisiklə rast gəlinir. Bəzi iynəyarpaqlılar ikiqatlı perisiklə malikdirlər. Bitkilərin əksəriyyətində o, birqatlıdır (şəkil 69 B, 70). Taxılkümilərdə o, ilkin ksilema şüalarının qarşısında inkişaf etmir. Bəzi bitkilərdə ifrazat yerliklərinin inkişaf etməsi ilə əlaqədar olaraq

perisikl eynicinsli quruluşa malik olmur. Bu, bəzi iynəyarpaqlılar, örtülütoxumlulardan isə çetirkimilər və araliyalılar fəsilələrinin nümayəndələri üçün xarakterikdir. Bu bitkilərin perisiklində, adətən, ksilema şüalarının qarşısında sxizogen ifrazat yerlikləri əmələ gəlir.



Şəkil 74. Lobya bitkisi kökündə topaşəkilli kambinin əsasının qoyulması:
 A – kökün birinci quruluşunun sxemi, B – hüceyrə quruluşundan fragmənt.
 1 – protofloema lifləri, 2 – kambi, 3 – metaksilema, 4 – kəsilmiş Kaspary quiescent center, 5 – protoksiyelma, 6 – ilkin qabiq parenximası, 7 – perisikl, 8 – müşayiətçi hüceyrə, 9 – əleyəbənzər boru, 10 – endoderma, 11 – ekzoderma

Birləpəlilərdə yaşlı köklərin perisiklinin bütün hüceyrələri və ya ayrı-ayrı hüceyrə qrupları odunlaşa bilər, belə perisikl məxaniki funksiya daşıyır.

Kökün anatomik quruluşu torpaqdan ən qısa yol vasitəsilə ötürüçü sistemə çatdırılmalı olan suyun udulması ilə six əlaqədardır. Quruluş və funksiyalar arasındaki bu qarşılıqlı əlaqə kök tüktükcükleri zonası boyunca daha aydın ifadə olunur.

Kök tükcüyündən ksilemaya radial su axınının qısa olması üçün kökün anatomik quruluşunun aşağıdakı xüsusiyyətləri böyük əhəmiyyət kəsb edir.

1. İlkinq qabığın nisbətən kiçik qalınlığı, bəzi bitkilərdə, süpürə kolunda olduğu kimi, bir və ya qaragılı bitkisindəki kimi iki hüceyrə qatı ilə təmsil olunur. Lakin əksər bitkilərdə o, kifayət qədər genişdir.

2. Perisiklin bir hüceyrə qatınadək reduksiyası və onun bəzi taxılkimilərdə olduğu kimi ksilema şüalarının qarşısında yerləşməsidir.

3. Ötürüçü topaların növbələşən radial şüalar şəklində yerləşməsi. Bu halda ksilema birbaşa perisiklə bitişir və kollateral ötürüçü topalı gövdələrdə olduğu kimi ondan floema ilə ayrılmır.

4. Protoksilemanın təməlinin ekzarx qoyulması. Bunun məqsədə uyğun olması təkcə suyun kök tükcüyündən qabıq vasitəsilə ötürüçü sistemə doğru istiqamətlənmış yolunun qısalması ilə izah olunmur. Protoksilemanın qılaflının əksər hissəsi qalınlaşmadığından yaxınlıqda yerləşən hüceyrələrdən suyu udmaq qabiliyyətinə malikdir. Yarpaqlarda isə protoksilemanın elementləri, əksinə, suyu qılafların nazik sahələrindən mezofil hüceyrələrinə ötürürülər.

Beləliklə, bitkilərdə suyun yuxarıya istiqamətlənmış axını kök tüktükcükleri zonasında başlayaraq, yarpaqların xırda damarlarında başa çatır.

Cavan bitkinin ötürüçü sisteminin quruluş tamlığı

Bitkinin həyatı onun bütün hüceyrələrinə su və qida elementlərinin daimi axımı olmadan mümkün deyildir. Bu səbəbdən o, vahid ötürüçü sistemə malik olmalıdır ki, bu sistem vasitəsilə mi-

neral və üzvi birləşmələrin sulu məhlullarının hərəkəti baş verə bilsin. Lakin zoğun və kökün ötürücü sistemləri bir-birindən ksilema və floemanın topoqrafiyasına, eləcə də inkişaflarının toxumlu bitkilərdə daha aydın ifadə olunan bəzi xüsusiyyətlərinə görə xeyli dərəcədə fərqlənirlər.

1. Gövdənin ötürücü sisteminin inkişafına yarpaqlar, daha dəqiq desək, onların rüşeymləri xeyli dərəcədə təsir edirlər. Məhz bu yarpaq rüşeymlərinin əsasında sonradan akropetal olaraq gələcək yarpağa və bazipetal olaraq gövdə ilə aşağı istiqamətdə inkişaf edən prokambi bağlarının əsası qoyulur. Beləliklə, gövdənin birinci ötürücü sistemi müxtəlif bitkilərdə fərqli şəkillədə yerləşən yarpaq izlərindən formalasılır. Yetkin bitkinin kökünün ötürücü sisteminin formalasmasına yan orqanlar təsir göstərmir.

2. Gövdənin və yarpaqların ötürücü topaları əsasən kollateral, nadir hallarda isə bikollateral olur, hər iki halda floema və ksilema eyni radiusda yerləşirlər. Kökün ötürücü sistemi radial quruluşa malikdir: floema ksilemaya nə xarici, nə də daxili tərəfdən birləşmir, onun şüası ksilema şüaları arasında yerləşir, yəni bu toxumalar müxtəlif radius üzərində yerləşirlər.

3. Toxumlu bitkilərdə protoksilemanın təməli gövdədə - endarx, köklərdə - ekzarx, protofloemanıñı isə həmişə ekzarx olaraq qoyulur.

Ötürücü sistemin quruluşundakı belə fərqlər maddələrin yeralığı və yerüstü orqanlar arasında hərəkəti zamanı çətinliklər törətməli idi. Lakin bu, məlum olduğu kimi baş vermir, çünkü gövdə və kökün arasında hipokotil (yun. *hypo* – aşağıda, *kotyle* – çökək, oyuq) adlanan keçid zonası yerləşir ki, onun boyunca gövdə tipli ötürücü sistemin kök tipli sistemə dəyişməsi baş verir. Cüçərtinin əsas kökünün ötürücü sisteminin inkişafına ləpələrdən hipokotilə daxil olan (ləpə izləri) və bazipetal olaraq kök istiqamətində davam edən topalar təsir edir. Hipokotilin yuxarı hissəsində onlarda formalasılan zoğun yarpaqlarının izləri müşahidə olunur.

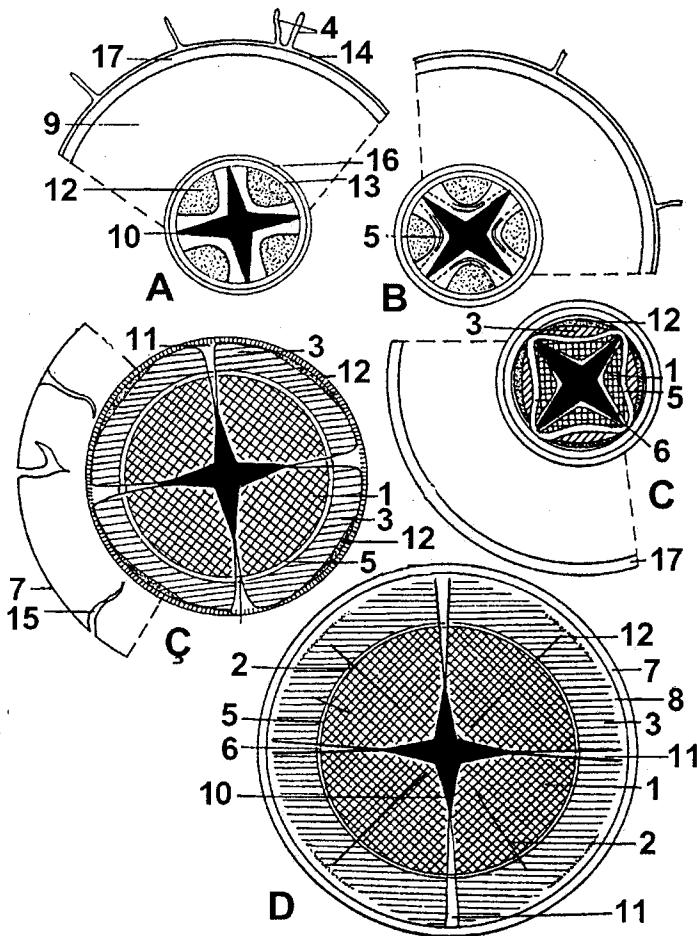
Qeyd etmək lazımdır ki, ləpə izləri ilə yalnız rüşeymin kökçüyündən inkişaf edən əsas kökün ötürücü sistemi əlaqəli ola bilər. Yan və əlavə köklərin ötürücü sistemi ox prokambisindən inkişaf edir.

Kökün ikinci qalınlaşması

Sporlu arxeqonal və birləpəli bitkilərin kökləri bütün həyatı boyunca ilkin quruluşlarını saxlamış olurlar. Çılpaqtoxumlular və ikiləpəli bitkilərin kökləri üçün isə təməli erkən qoyulan kambinin fəaliyyəti nəticəsində yaranan ikinci qalınlaşma xarakterikdir. Kambinin əmələ gəlməsi hər bir floema şüasının daxili tərəfində yerləşmiş nazik divarlı hüceyrələrin tangensial bölgünlərini ilə əlaqədardır (şəkil 74, 75 B). Kambi təkqat meristema şəklində inkişaf edir. O, kökün eninə kəsiklərində əvvəlcə ayrı-ayrı çökək qövslər şəklində yerləşmiş olur ki, onların da sayı ilkin ksilema və ya ilkin floema şüalarının sayına müvafiq gəlir. Kambial qövslərin uzunluğu onların uclarında yeni hüceyrələrin əmələ gəlməsi sayəsində artır. Kambinin qövsləri perisiklə çatdıqda, onun da hüceyrələri bölgünləyə başlayır və yeni hüceyrələr əmələ gətirməklə kambinin ayrı-ayrı qövslərini birləşdirir. Nəticədə, lateral meristemanın əyri-üyru cizgilərə malik bütöv bir qat formalaşır (şəkil 75 C). Funksional cəhətdən bu qat müxtəlifcinslidir. Floema şüalarını daxili tərəfdən əhatə edən hissələr topa kambisini, ilkin ksilemanın radial şüalarını əhatə edən perisiklik mənşəli hissələri isə topararası kambini təşkil edir.

Topa kambisinin fəaliyyəti hələ kambinin bütöv qatının əmələ gəlməsindən əvvəl başlayır. Onun hüceyrələri daxilə doğru ikinci ksilemanın elementlərini, xaricə doğru isə ikinci floemanın elementlərini əmələ gətirir. İnkişaf edən ikinci ksilema həmişə ikinci floemaya nisbətən üstünlük təşkil edir, kambini xaricə doğru sixşdırır və nəticədə kambinin çökək qövsü düzəlir və sonradan qabarıq forma alır (şəkil 75 Ç).

Topa kambisinin fəaliyyəti nəticəsində ilkin ksilemadan xaricə doğru onun radial şüaları arasında ötürücü topalar formalaşır ki, onların ən daxili hissəsini ikinci ksilema, ən xarici hissəsini isə ilkin floemanın qalıqları təşkil edir. Onun altında isə ikinci ksilemadan kambial zona ilə ayrılmış ikinci floema yerləşir. Beləliklə, ötürücü toxumaların yerləşməsinə görə bu topalar gövdənin açıq kollateral topalarına bənzəsələr də onlardan topalar arasında yerləşən ilkin ksilemanın olmaması ilə fərqlənirlər (şəkil 75 Ç).

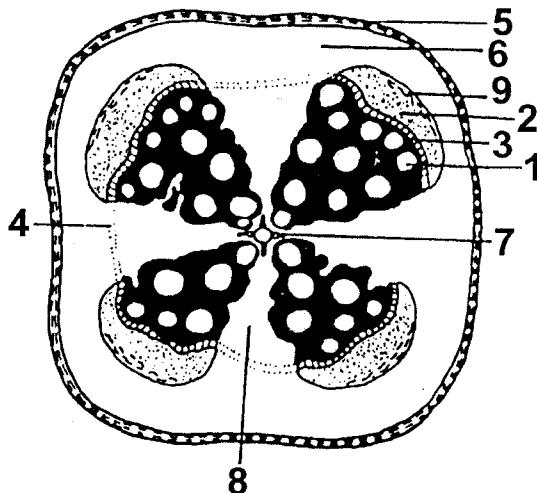


Şəkil 75. İkievli bitkidə kökün II qalınlaşma mərhələsi (I-V): 1 – ikinci ksilema, 2 – ikinci floema – ksilema şyası, 3 – ikinci floema, 4 – kök tükçüyü, 5 – topa kambisi, 6 – topaarası kambi, 7 – periderma, 8 – parenxima zonası, 9 – ilkin qabiq, 10 – birinci ksilema, 11 – birinci parenxima şyası, 12 – birinci floema, 13 – perisikl, 14 – rizoderma, 15 – ilkin qabığın cirilması, 16 – endoderma, 17 – ekzoderma

Topaarası kambi yalnız parenxim hüceyrələrini əmələ gətirir və onların ilkin ksilema şüalarından çıxan radial qatları ötürücü topaları ayıır. Hüceyrələrin bu radial qatları topa quruluşlu mərkəzi silindrə malik gövdələrin geniş özək şüalarına bənzeyirlər,

lakin onları özək deyil, *parenxima şüaları* adlandırırlar, çünkü kökdə özək olmur. Topaarası kambi ilə əmələ gələn parenxim şüaları – ilkin şüalardır (şəkil 75 D). Əksər bitkilərin, xüsusilə də oduncaqlı bitkilərin yaşlı köklərində topa kambisinə aid şüa inisial hüceyrələrinin törəmələri olan qabiq-oduncaq (ikinci mənşəli) şüaları da formalşa bilər (şəkil 75 D).

Kökün mərkəzi silindrinin qalınlaşması onun qabiq hissəsində baş verən dəyişikliklərə uyğun olaraq baş verir. Perisikldə topaarası kambi ilə yanaşı, eyni zamanda xaricə doğru mantarı, daxilə doğru isə fellodermanı əmələ gətirən və fellogen adlanan mantar kambisinin təməli qoyulur (şəkil 75 Ç). Beləliklə, ötürüçü toxumaların ətrafında periderma inkişaf edir. Əksər bitkilərdə fellodermanın altında ehtiyat qida maddələrinin saxlanılmasında iştirak edən parenxima zonası yerləşir. Onun hüceyrələri fellogen öz fəaliyyətinə başlamazdan əvvəl perisikldən əmələ gəlirlər (şəkil 75 D, 76).



Şəkil 76. Balqabaq bitkisi kökünün ikinci quruluşu (sxemi). 1 – ikinci ksilema; 2 – ikinci floema; 3 – topa kambisi; 4 – topaarası kambi; 5 – periderma; 6 – parenxima zonası; 7 – birinci ksilema; 8 – birinci parenxima şüası; 9 – birinci floema

Endodermanın altında yerleşən mantar qaz və hava üçün keçilməz olduğundan, mərkəzi silindr və ilkin qabıq arasında fizioloji əlaqə pozulur və ilkin qabığın hüceyrələri tədricən məhv olurlar. Ölü hüceyrələrdən təşkil olunmuş ilkin qabıq, endoderma daxil olmaqla, daima böyükən ötürücü toxumaların və peridermanın təzyiqinə tab gətirə bilmədiyindən, bəzi yerlərdə çatlayır (şəkil 75 Ç) və nəticə etibarılə qopub töküür. İlkin qabıq kənarlaşdıqdan sonra mantar, örtük toxuma rolunu öz üzərinə götürür.

Zəif ikinci qalınlaşma ilə xarakterizə olunan köklər uzun müddət ərzində ilkin qabığı saxlaya bilirlər (araçöpləmə, qaymaqcıçayı, sarmaşıq bitkilərində olduğu kimi).

Köklərin ikinci ötürücü toxumaları da gövdələrdəki elementlərdən təşkil olunmuşdur.

Ağacların köklərində oduncağın eninə illik artımı, gövdələrə nisbətən daha az olur və onların arasında sərhəd zəif ifadə olunur. İynəyarpaqlıların köklərində traxeidlər, yerüstü orqanların traxeidləri ilə müqayisədə, daha iri olurlar və onların divarları adətən bir neçə cərgə ilə düzülmüş məsamələrlə daha zəngindir. Yarpaqlı ağacların köklərində traxeylər və traxeidlər nazikdivarlı, genişdeşikli, gövdəkilərlə müqayisədə daha çoxsayılıdır və daha bərabər paylanıblar. Köklərdə libriformun miqdarı az olur, gövdə oduncağı ilə müqayisədə tillər daha nadir hallarda əmələ gəlirlər.

Floemada mexaniki elementlərin inkişaf dərəcəsinə, peridermanın qalınlığına görə köklər yerüstü orqanlardan geridə qalırlar.

Ox (mərkəzi) orqanlarının quruluşundakı bu fərqlər funksional xüsusiyyətlərlə izah olunur. Belə ki, gövdə geniş yarpaq səthinin nisbətən quru havada mühafizə edilməsi funksiyasını yerinə yetirirsə, kök bitkinin bu və ya digər dərəcədə nəmli substratda bərkidilməsi və ehtiyat qida maddələrinin toplanması funksiyalarını daşıyır.

Birləpəlilərin kökləri ikinci qalınlaşmaya məruz qalmırlar, lakin bəzi ağaçvari bitkilərdə, məs. drasenada (şəkil 188), bu proses gövdədə olduğu kimi baş verir. Kambiyəbənzər meristemmatik zona bəzi növlərdə perisikldə, bəzilərində isə ilkin qabıqda formalaşır. Bu çoxqatlı meristema xarici istiqamətdə yalnız paren-

ximanı, daxili istiqamətdə isə parenximanı və onun tərkibinə daxil olan *amfivazal* ötürücü topaları əmələ gətirir. Bəzi növlərdə ikinci qalınlaşmanın meristeması az sayda ikinci toxuma əmələ gətirməklə qalındıvarlı hüceyrələrdən təşkil olunmuş toxumaya çevirilir, onun xaricində, yəni ilkin qabıqda isə daha uzun müddət ərzində fəaliyyət göstərən yeni meristemmatik zonanın təməli qoyulur.

Yan və əlavə köklərin inkişafı

Gövdənin şaxələnməsində olduğu kimi, kökün də şaxələnməsi bitkinin yeraltı hissəsinin ümumi sahəsini artırır ki, bu da bitkinin su ilə təmin olunmasına və qidalanmasına müsbət təsir göstərir.

Köklərin şaxələnməsinin iki tipi məlumdur: əksər plaunşəkillilər və bəzi qıjılar üçün xarakterik olan *dixotomik* və bütün toxumlu bitkiler üçün xarakterik olan *monopodial* şaxələnmə.

Dixotomik şaxələnmə mərkəzi silindrə başlanğıc verən apikal meristemanın daxili hissəsinin bölünməsi ilə başlanır. Stelyar inisialların bölünməsindən dərhal sonra ilkin qabığın inisialları və kök üsküyü də 2 hissəyə bölünlərlər və kökün səthində iki qarşı-qarşıya yerləşmiş şıscik əmələ gəlir ki, ayrılıqda onlardan hər birisi kökcüyə başlanğıc verir. Kökün dixotomik bölünən ucu, adətən, bir qədər şıskin olur və deməli torpağın təzyiqinə də mərəz qalır. Ehtimal olunur ki, məhz bu səbəbdən kökləri dixotomik şaxələnən bitkiler ya yumşaq, ya da nəm gilli torpaqlarda yaşayırlar. Nisbətən daha sıx torpaqlarda, adətən, kökləri monopodial şaxələnən bitkiler yaşayır. Onlarda yan kök rüseymlərinin əmələ gəlməsində meristemmatik fəallığını qoruyub saxlamış və maddələrin udulması zonasından yuxarıda yerləşmiş kökün stelyar hissəsi iştirak edir. Beləliklə, dixotomik şaxələnmədən monopodial şaxələnməyə kecid, ilk önce, yan köklərin rüseymlərinin daha gec yaranması və ikincisi, onların kökün əsası yaxınlığında inkişafı ilə əlaqədardır. Kökün şaxələnməsinin bu xüsusiyyətləri böyük bioloji əhəmiyyət kəsb edir. İstənilən orqanın rüseyminin inkişafı zamanı həmişə meristemanın lokal olaraq eninə artımı baş verir. Əgər yan köklərin rüseymləri fuzanma və

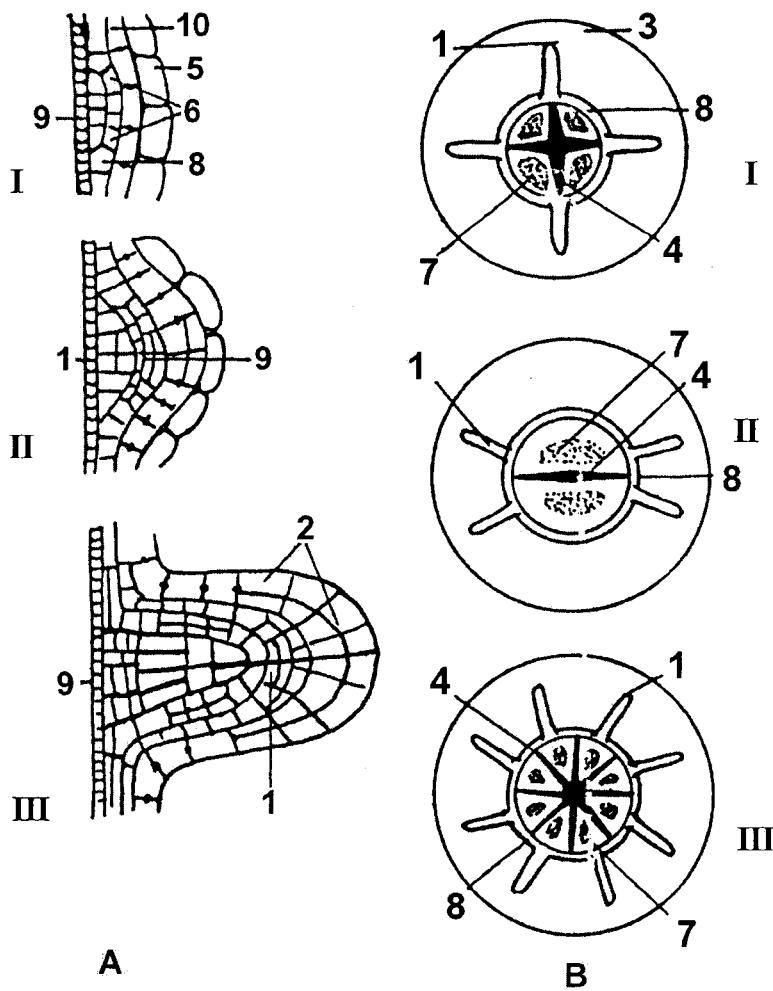
ya maddələrin udulması zonalarında yaransayırlar, bu halda sulu məhlulları kök tükcüyündən ksilemanın elementlərinə qədər aparan radial yol uzanmış olardı. Maddələrin yuxarı və aşağı istiqamətində baş verən axınları artıq mövcud olduğundan, yan kök rüseymərinin kökün əsası yaxınlığında yaranması, suyun və suda həll olan mineral maddələrin udulmasını təmin edən bir orqan kimi onun fəaliyyətinə heç bir təsir göstərmir. Yan kök rüseymərinin endogen əmələ gəlməsi isə onların əsas kökün periferik toxumaları tərəfindən müdafiəsini təmin edir.

Bitkilərin əksəriyyətində yan köklərin rüseyməri *perisikldə*, bəzi qılıqlarda isə endodermdə əmələ gelirlər.

Yan kök rüseymərinin əmələ gəlməsindən əvvəl perisiklin bir neçə hüceyrəsi periklinal, daha nadir hallarda isə antiklinal bölünürələr və nəticədə kiçik şışcik formalaşır. Şışciyin ölçülərinin sonrakı artımı onun ucunda gələcək apikal meristemanın fəal bölünən kiçik ölçülü hüceyrələr qrupunun əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunur. Yan kök rüseymini əhatə edən əsas kökün hüceyrələri adətən antiklinal olaraq bölünüb-çoxalırlar və *kök cibciyi*ni əmələ gətirirlər (şəkil 77 A, I-III). Onun formalaşmasında yalnız endoderma və ya endoderma və ona yaxın yerləşən ilkin qabığın toxuması iştirak edə bilər. Bəzi bitkilərdə kök cibciyi çox qalın, digərlərində birqatlı olur, bəzən isə o, ümumiyyətlə əmələ gəlmir. Kök cibciyinin inkişaf etmə dərəcəsi kök üsküyünün formalaşması sürəti ilə bağlıdır: kök üsküyü nə qədər tez formalaşarsa, cibcik də bir o qədər nazik olacaq. Bununla əla-qədar olaraq cibciyin ilkin qabıq hüceyrələrinin həll olunmasında iştirakı da ehtimal olunur ki, bu da kökün böyüməsini təmin edir. Səthə çıxdıqda cibcik partlayır və düşür.

Yan kök rüseymərinin yerləşməsində müəyyən qanuna uyğunluq mövcuddur. İkiləpəlilərdə onlar adətən ilkin ksilema şüalarının qarşısında (şəkil 77 B, I), birləpəlilərdə isə, məs. taxıl-kimilərdə, qumotu, alaqotu bitkilərində floema şüalarının önündə (şəkil 77 B, III) inkişaf edirlər. Diarx köklərdə onlar ksilema və floemanın şüaları arasında formalaşırlar (şəkil 77 B, II).

İlk iki halda yan köklərin uzununa cərgələrinin sayı ksilema və ya floemanın şüalarının sayına müvafiqdir, sonuncu halda isə onların sayı iki dəfə artıqdır.



Şəkil 77. Yan köklərin inkişafının (A) və bünövrəsinin qoyulmasının (B) ilkin mərhələləri. 1 – yan kök rüşeymləri; 2 – kök cibciyi; 3 – ilkin qabıq; 4 – birinci ksilema; 5 – ilkin qabığın parenxim hüceyrələri; 6 – perisikl törmələri; 7 – birinci floema; 8 – perisikl; 9 – birinci ksilemanın su boruları; 10 – endoderma

Yan kökün anatomik quruluşunun inkişafi əsas kökdə olduğu kimi baş verir. Onların ötürücü sistemləri arasında əlaqə perisiklin törəmələri olan və sonradan traxeal və əlkvari elementlərə çevrilən xüsusi birləşdirici hüceyrələrin inkişafi sayəsində yaranır.

Yan kök rüşeymlərinin heç də hamısı sonrakı inkişaflarını davam etdirmir. Onlardan bəziləri məhv olur, bir qismi inkişafdan qalır və yatmış köklərə çevrilirlər. Bu köklər hətta üzün müddət keçidkən sonra da öz inkişaflarını davam edə bilərlər.

Beləliklə, kökyaranma prosesində perisikl çox mühüm rol oynayır. Yaş artıqcə, o, bu xüsusiyyətini itirir və artıq qeyd etdiyimiz kimi, bəzi birləpəlilərdə sklerləşərək mexaniki toxumaya çevrilə bilir.

Tipik yan köklərin rüşeymləri kökün ilkin quruluşunda perisikldə formalaşırlar. Çılpaqtoxumlularda və ikiləpəli örtülütoxumlularda yeni köklər, ikinci qalınlaşmaya məruz qalmış yaşı köklər üzərində də əmələ gələ bilər. Bu köklərin rüşeymləri kambial zonada floema-ksilema şüalarının kəsişdiyi yerdə (alma, qovaq) və ya fellogendə (turşəng, yağı otu) formalaşa bilər. Adətən onlar canlı toxumanın mövcud olduğu digər sahələrdə inkişaf edirlər.

Bu kökləri yan köklər adlandırmaq düzgün deyil, çünki yan köklər yalnız perisikldə formalaşırlar. Bəzi tədqiqatçılar bu kökləri köklər üzərində inkişaf etmiş əlavə köklər kateqoriyasına aid edir və bitkilərin digər orqanları üzərində əmələ gələn əlavə köklərdən fərqləndirir.

Gövdənin əlavə köklərinin rüşeymləri həm endogen, həm də ekzogen formalaşa bilərlər. Bu köklərə özək şüalarının, kambial zonanın, floemanın, fellogenin, fellodermanın və digər canlı toxumaların hüceyrələri başlangıç verə bilər. Onların rüşeymlərinin formalandığı yer eyni bir bitki üçün müxtəlif ola bilər. Ana orqanın dərin qatlarında inkişaf edən əlavə kök də kök cibciyi ilə əhatə olunur.

Köklər yalnız kökləri deyil, eləcə də əlavə tumurcuqları əmələ gətirə bilirlər ki, bu da onların vegetativ çoxalmada rolunu müəyyənləşdirir. Əlavə tumurcuqlar *ekzogen* və *endogen* ola bilərlər. Birinci halda onların təməli adətən *fellogendə*, *felloder-*

mada və ya ilkin qabığın xarici qatlarında qoyulur, ikinci halda isə - perisikldə, kambial zonada, böyükən floema-ksilema şüalarında və gövdənin digər toxumalarında formalasılır. Tumurcuq və kökün ötürücü sistemlərinin birləşməsi əsas və yan köklərin ötürücü sistemlərinin birləşməsinə oxşardır.

GÖVDƏNİN ANATOMİYASI

Gövdənin ümumi xarakteristikası

Gövdə zoğun büğüm və büğumarası sahələrindən təşkil olunmuş həm təpə, həm də interkalyar böyümə hesabına boy atan oxudur. Büğumarası sahələrin uzanma dərəcəsindən asılı olaraq gövdələr qısalmış və uzanmış ola bilər; bu halda birincilər faktiki olaraq yalnız büğumlardan təşkil olunurlar.

Gövdə adətən bu və ya digər dərəcədə silindrik formaya və toxumaların yerleşməsinə görə radial simmetriyaya malik olur. Lakin bəzi hallarda gövdənin eninə kəsiyində o, üç, dörd və ya çoxtərəfli, hətta bəzi hallarda tamamilə yastı da ola bilər.

Gövdənin əsas funksiyalarına *dayaq* və *ötürücü funksiyaları* aid etmək olar. Gövdə köklər və yarpaqlar arasında əlaqəni təmin edir, bundan başqa, çoxillik gövdələrdə adətən bu və ya digər miqdarda ehtiyat qida maddələri toplanır. Epiderma altında xlorenximə malik cavan gövdələr fotosinezdə fəal iştirak edirlər.

Ağac və otvari bitkilərin gövdələri yaşama müddətinə görə bir-birlərindən kəskin dərəcədə fərqlənirlər. Mövsümi iqlim otlarının yerüstü zoqları bir qayda olaraq bir il, nadir hallarda iki-üç il (əgər onlar səriləndilərsə) ərzində yaşayırlar; zoqların ömrü – gövdənin ömrü ilə müəyyən olunur (yarpaqlar dəyişə bilər). Ağacvari bitkilərdə gövdə uzun illər ərzində mövcud olur. Ağacın əsas gövdəsi *dirək*, kolların ayrı-ayrı iri gövdələri *dirəkciklər* adlanır.

Gövdənin anatomik quruluşunun ümumi cəhətləri

Gövdənin anatomik quruluşu onun əsas funksiyalarına uyğundur. Gövdədə adətən bitkinin bütün orqanlarını bir-biri ilə əlaqələndirən kifayət qədər mürəkkəb ötürücü toxumalar sistemi güclü şəkildə inkişaf etmişdir. Mexaniki toxumalar vasitəsilə gövdə bütün yerüstü orqanlara dəstək olur və yarpaqları əlverişli işıqlanma şəraitinə çıxarır.

Gövdə açıq böyümə sisteminə aiddir, başqa sözlə, o, uzun müddət ərzində davamlı olaraq böyüyür və onun üzərində yeni orqanlar əmələ gəlir.

Gövdədə toxumaların uzununa və eninə böyüməsini təmin edən meristema sistemi mövcuddur. Bu xüsusiyyətinə görə o, kökə bənzəyir, lakin kök üçün xarakterik olan tam akropetal ardıcılıq gövdə toxumalarının təpə meristeməsindən formalasmasında müşahidə olunmur, məhz bu xüsusiyyət gövdəni kökdən xeyli dərəcədə fərqləndirir.

Gövdədə toxumaların yalnızca akropetal formalasmasının pozulması zoğun apeksində düzgün dövrülüklə yarpaq *primordilərinin* (lat.*primordialis* – ilkin, başlanğıç) əmələ gəlməsi ilə izah olunur ki, bu da bugumaların erkən ayrılmamasına səbəb olaraq, bugumarası sahələrin inkişafını ləngidir.

Çox zaman bugumaralarının böyüməsi və onlarda sabit toxumaların uzun müddət inkişafi, bir neçə bugumda qalıq şəklində qorunub saxlanmış interkalyar meristemanın fəaliyyəti hesabına davam edə bilir. Bu cür interkalyar böyüməyə misal olaraq taxilkimilərin gövdəsini göstərmək olar. Onun apikal meristeməsi çiçək qruplarının formalasmasına çox erkən sərf olunduğu üçün, sürətli uzanma (sünbüllənmə) məhz interkalyar böyümə hesabına təmin olunur.

Beləliklə, gövdələr üçün meristemaların (təpə, yan və interkalyar) mürəkkəb sistemi xarakterikdir.

Böyümə konusunun quruluşu. Çılpaqtoxumlu və örtülü-toxumlu bitkilərin gövdələrinin böyümə konusu ali sporlu bitkilərdən onlarda inisial hüceyrələrin olmaması və apikal meristem hüceyrələrinin bir neçə təbəqədə (zonada) yerləşməsi ilə fərqlənir. Alman botaniki C.Hanşteyn 1868-ci ildə örtülütoxumluların böyümə konusunda üç təbəqə hüceyrə olduğunu aşkarlamış və onları *histogenlər* (yun.*histos*-toxuma, *genesis*-yaranma, əməlegəlmə) adlandırmışdır. *Dermatogen* (yun.*dermatogen*-dəri) -ən üst təbəqə olaraq epidermaya, 1-5 təbəqəli *periblem* (yun.*periblem*-geyim) ilkin qabığa, çox təbəqəli *plerom* (yun.*plerome*-doldurma) isə mərkəzi silindrə başlanğıç verir. Onun ehtimallarına görə hər bir histogenin öz inisial hüceyrəsi mövcuddur. Beləliklə, onlar say etibarilə 3 ədəd olaraq bəzi *plau* və *qıjikimilərdə* olduğu kimi yanaşı deyil, alt-alta yerləşirlər. Inisial hüceyrələr morfoloji baxımdan apikal meristemanın digər hüceyrələrlə eynilik təşkil edirlər.

Zamanında çox geniş vüsət alsa da, Hanşteynin bu nəzəriyyəsinin bütün bitkilərə şamil edilə biləcək universallıqdan uzaq olması tədricən özünü bürüzə verir. Belə ki, tezliklə maya-otunun böyümə konusunda yalnız 2 təbəqə: *dermatogen* və həm stelə, həm də ilkin qabığa başlangıç verən *pleromun* mövcudluğu aşkar edilir. Bundan başqa, bu nəzəriyyənin çılpaqtoxumlulara tamamilə tətbiq edilə bilməməsi də bu nəzəriyyəni tədricən diqqət mərkəzindən uzaqda saxlayır. Buna görə də onun təklif etdiyi terminlər hal-hazırda müasir botanikada yalnız kökün anatomik diferensiasiyaya uğrayan zonalarında istifadə olunur.

1924-1928-ci illərdə alman mənşəli botaniklər C.Buder və A.Şmidt yeni nəzəriyyə işləyib hazırlayırlar. Bu nəzəriyyəyə əsasən örtülütoxumluların gövdəsinin böyümə konusunda yalnız iki təbəqə mövcud olur: xarici *zona-tunika* (yun.*tunica*-geyim, paltar) daxili-*korpus* (lat.*corpus*-bədən). Tunika bir və ya bir neçə təbəqədən təşkil olunur. Əksər ikiləpəlilərdə o, iki təbəqəlidir. Onun ən üst qatı (bu qat Hanşteynin dermatogeninə uyğundur) epidermaya başlangıç verir. Daxili qat və ya tunikanın çoxqatlı təbəqəsi ilkin qabığı və ya ilkin qabığın xarici qismini yaradır. Sonuncu halda ilkin qabığın daxili hissəsi korpusun hesabına yaranır. Tunika 1 qatdan ibarət olduğu hallarda həm ilkin qabıq, həm də stel korpusdan töreylərlər. Bu fakt tunika və korpus arasında kəskin bir fərqli olmadığını vurgulayır.

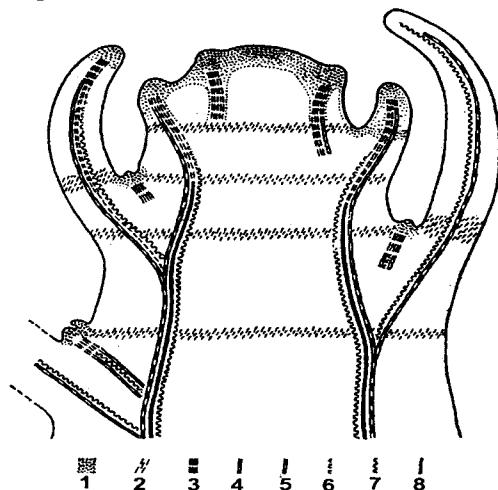
Bir qədər əvvəlki bölmələrdə toxumaların təpə meristeməsində diferensiasiyası haqqında məlumat verilmişdir. İnisial həlqədə cavan yarpaq rüseymlərinin altında prokambi əmələ gəlir. Prokambidən daxilə özək, onun xaricində isə ilkin qabıq formalaşır. Təpə meristeməsinin ən üst qatı əvvəlcə protodermanı, daha sonra isə epidermanı əmələ gətirir.

78-ci şəkildə zoğun mersitemalari arasındaki əlaqə göstərilib. Təpə meristeməsi ilkin (birinci mənşəli) yan meristemə, prokambiyə və interkalyar meristemlərə başlanğıç verir.

Prokambinin əsasının qoyulması və onda birinci mənşəli ötürücü toxumların formalashası yarpaq rüseymlərinin birbaşa təsiri altında baş verir. Bu, prokambinin bünövrəsinin təcrid edilmiş topa şəklində qoyulduğu hallarda daha aydın görünür (şəkil 79, 2). Əgər prokambi bütöv təbəqə əmələ gətirirsə (şəkil 79, 1), bu hal-



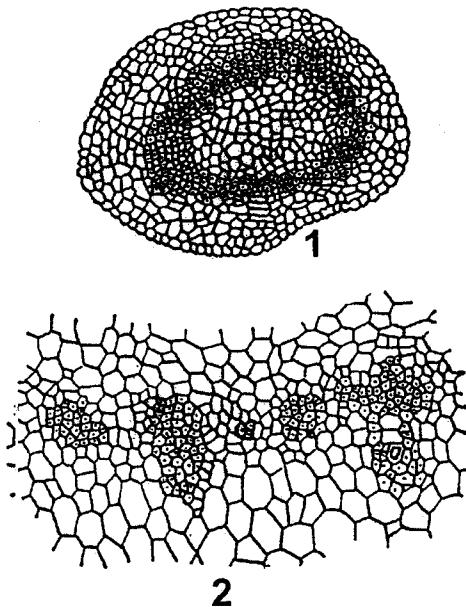
da da yarpaq rüseyimləri prokambidə ötürüçü toxumaların formallaşması sürətinə və xarakterinə təsir edirlər. Beləliklə, yan orqlanlar gövdənin quruluşunun formallaşmasına çox güclü təsir edir.



Şəkil 78. Gövdədə meristemanın paylanması şəxmi: 1 – apikal meristema; 2 – interkalyar meristema; 3 – prokambi; 4 – floemanın inkişaf etməmiş elementləri; 5 – floemanın yetkin elementləri; 6 – ksilemanın inkişaf etməmiş elementləri; 7 – ksilemanın yetkin elementləri; 8 – kambi

İlkin meristemaların fəaliyyəti nəticəsində *gövdənin ilkini (birinci) quruluşu* yaranır. Kambinin zəif fəaliyyət göstərdiyi və ya ümumiyyətlə olmadığı hallarda həmin quruluş uzun müddət ərzində qala bilir. Əgər kambi fəal olaraq ikinci mənşəli ötürüçü toxumaları əmələ gətirirsə, bu halda birinci quruluş sürətlə ikinci quruluşla əvəz olunur. Onlar arasında bəzi hallarda sərhədi müəyyən etmək çətin olur, çünki kambi hüceyrələri hələ birinci mənşəli toxumaların tam formallaşmasından əvvəl bölünməyə başlayırlar.

Kambial qat daxilə doğru ikinci mənşəli (ikinci) ksilemanı əmələ gətirir, özü isə onun səthində uzanır və ksilema (oduncaq) ilə qabıq arasında qalaraq mərkəzdən uzaqlaşır. Eyni zamanda kambi xaricə doğru ikinci mənşəli (ikinci) floema qatlarını – alt



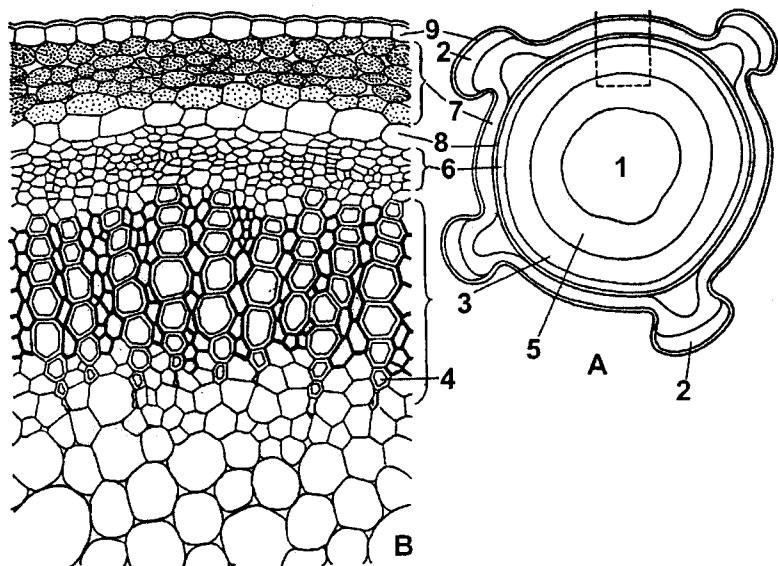
Şəkil 79. Gövdənin eninə kəsiyində prokambinin yerləşmə formaları:
1 – bütöv təbəqə şəklində; 2 – topalar şəklində

qabığı əmələ gətirir. Gövdənin uzunmüddətli ikinci qalınlaşması zamanı ilkin qabıq məhv olaraq kambinin xaricində yerləşən və bütün ikinci mənşəli toxumalar toplusundan ibarət olan *ikinci qabıqla* əvəz olunur. Gövdənin səthində periderma epidermanı əvəz edir. Bütün bu dəyişikliklər nəticəsində gövdənin *ikinci quruluşu* əmələ gəlir. Amma bunu da qeyd etmək yerinə düşər ki, eksər hallarda gövdələrin quruluşu təsvir olunmuş klassik quruluşdan xeyli fərqlənir. Fərqli yaşama şəraiti və bu şəraite uyğunlaşmış zoğların morfoloji xüsusiyyətlərinin müxtəlifliyi qədər də gövdələrin quruluşunda fərqlilik müşahidə olunur. Gövdələrin quruluşu, həmçinin, bu və ya digər sistematik qrupun xüsusiyyətlərini özündə əks etdirir.

Birinci mənşəli toxumaların yerləşməsi

Tipik birinci quruluş ikinci mənşəli toxumaların hələ əmələ gəlmədiyi sahələrdə daha aydın görünür. Kökdə olduğu kimi,

gövdədə də *stel* (*mərkəzi silindr*) və *ilkin qabıq* ayırd olunur. Kökdən fərqli olaraq ilkin qabıq xaricdən tipik epiderma ilə örtülmüş olur (şəkil 163).



Şəkil 80. Qatıqotu bitkisi gövdəsinin en kəsiyi: A – ümumi sxem; B – iri böyüdücüdə kəsikdən fraqment, 1 – hava boşluğu; 2 – kollenxima; 3 – ksilema; 4 – protoksitelema; 5 – özək; 6 – floema; 7 – xlorenxima; 8 – endoderma; 9 – epiderma

Gövdələrdə stel ilə qabıq arasındaki sərhəd, köklərlə müqayisədə bir o qədər də aydın görünmür, çünki ilkin qabığın daxili sərhədyani təbəqəsi olan endoderma kökdə olduğu qədər xarakterik əlamətlərə malik deyildir. Bəzi hallarda gövdənin endodermasında nişasta dənələri toplanır və bu səbəbdən o, *nişastadışıcı qız* adlandırılır.

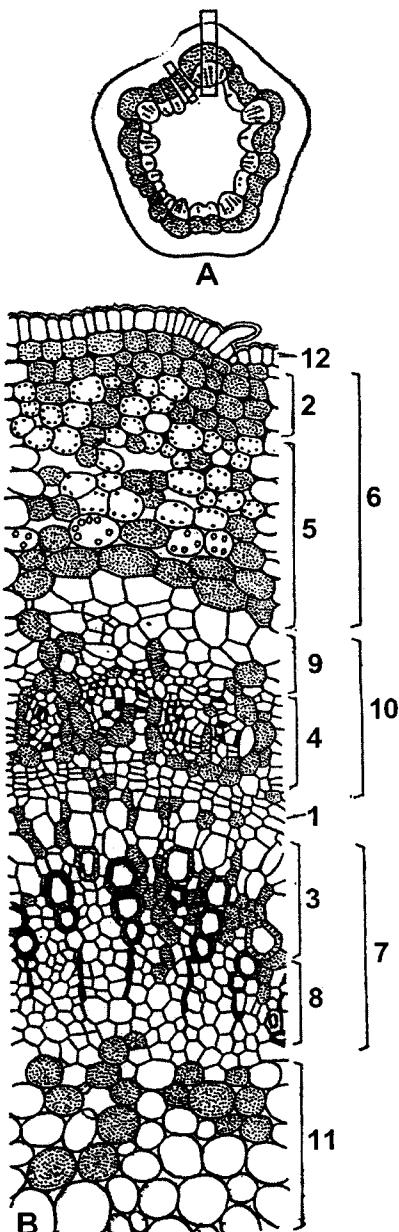
Ilkin qabığın tərkibinə xlorenxima (assimilyasiya parenximası), ixtisaslaşmamış parenxima, kollenxima, sklerenxima, ifrazat toxumaları və bəzi digər toxumalar daxil ola bilər. Bu toxumaların yerləşmə ardıcılılığı müxtəlif olur. Adətən xlorenxima fotosintez üçün əlverişli şərtlərdə, yəni birbaşa epidermanın altında yerləşir. O, kollenxima və sklerenxima ilə növbələşərək gövdə bo-

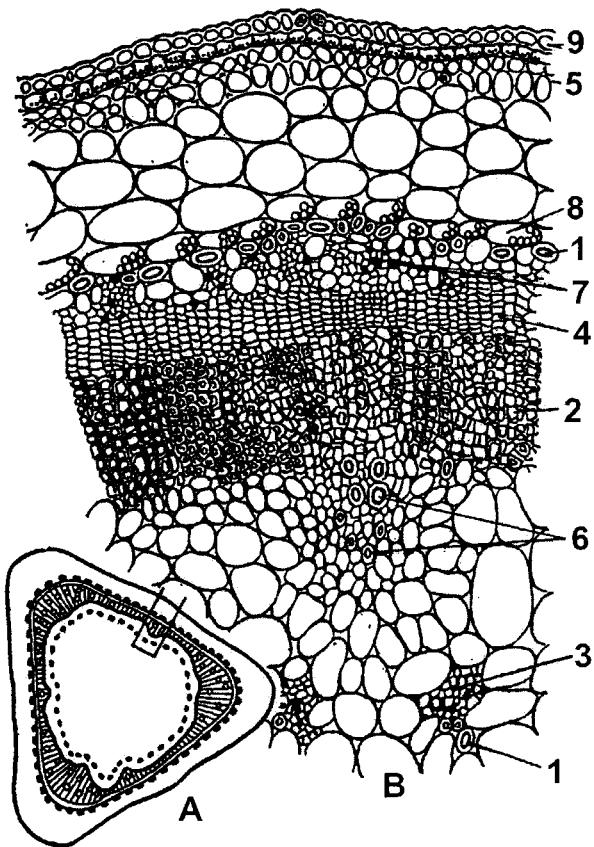
yunca uzanan zolaqlar əmələ gətirə bilər.

Kollenxima ya xlorenximadan daha dərin, ya da birbaşa epidermanın altında yerləşə bilər; sonuncu halda kollenximanın tərkibində adətən xloroplastlar mövcud olur ki, o da assimilyasiya toxuması kimi fəaliyyət göstərir. Lakin eksər hallarda ümumiyyətlə kollenximaya rast gəlimmir.

Stel daha mürəkkəb quruluşa malikdir. Birinci mənşəli ötürüçü toxumalar adətən aralarında parenxim hüceyrələri yerləşmiş olan ötürüçü topalara ayrılır. Lakin bəzi hallarda topalara ayrılmış aydın olmayan (məsələn, gavalıda, şəkil 81) və ya ümumiyyətlə görünməyən (qatlıqotu, şəkil 80) olur. Xarici floema, yəni ksilemanın xaricində yerləşən floema ilə yanaşı, daxili floema da əmələ gələ bilər ki, o da özək ilə sərhəddə bir təbəqə və ya kiçik topalar əmələ gətirir (şəkil 82).

Şəkil 81. Birinci quruluşlu cavan gavalı gövdəsinin en kəsiyi: A – ümumi sxem; B –iri böyüdücüdə kəsikdən fragmənt; 1–kambi; 2–kollenxima; 3–metaksilema; 4–metafloema; 5 – parenxima; 6 – ilkin qabiq; 7 – ilkin ksilema; 8 – protoksilema; 9 – protofloema; 10 – ilkin floema; 11– özək; 12 – epiderma





Şəkil 82. Pomidor bitkisi gövdəsinin daxili floeması: A – gövdənin en kəsiyiinin sxemi; B – bu kəsikdən fragmənt; 1 – liflər; 2 – ikinci ksilema; 3 – daxili floema; 4 – kambi; 5 – kollenxima; 6 – birinci ksilema; 7 – floema; 8 – endoderma; 9 – epiderma

Floemanın ötürüçü elementləri ilə endoderma arasında və adətən ötürüçü topalar yaxınlığında tam təbəqə, ya da topa şəklində liflər yerləşir. Bu halda söhbət borulu-lifli topalardan gedir.

Gövdənin ilkin qabığı və floemanın ötürüçü elementləri arasında yaranan sklerenximanın təbiəti hələ tam aydınlaşdırılmayıb. Əvvəllər belə hesab edilirdi ki, o perisiklin tərkibinə daxildir, lakin sonra məlum oldu ki, bu liflər əksər hallarda birinci

(ilkin) floemada əmələ gelirlər.

Ötürücü toxumalardan daxilə doğru, ixtisaslaşmamış parenximdən təşkil olunmuş özək yerləşir. Bəzi hallarda özəkdə ehitiyat qida maddələri toplanır və ya tanın, kristallar, selik və s. daşıyan idioblastlar payланmış olur. Adətən özəkdə hava boşluğu yaranır.

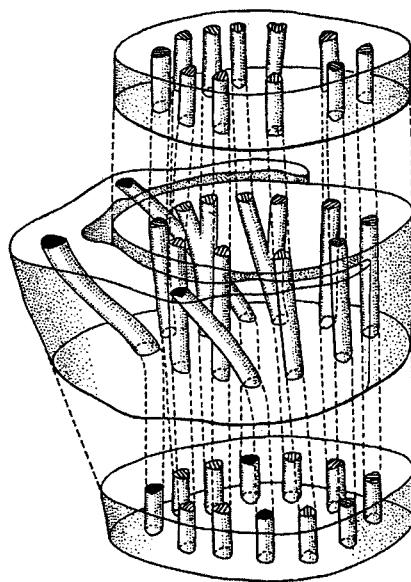
Bir qədər diqqət etsək, gövdələrin ilkin quruluşunu nəzərdən keçirdiyimiz misallarda eyni xarakterik əlaməti - mexaniki toxumaların orqanın periferiyasında yerləşərək, mərkəzdə mövcud olmadığını müşahidə etmiş olarıq. Bu əlamətə görə gövdələr mexaniki elementləri mərkəzə doğru yerləşmiş köklərdən fərq-lənirlər.

Gövdə və yarpaqların ötürücü toxumalarının əlaqəsi

Əvvəlki bölmələrdə gövdələrin quruluşu bugumarası sahələrdən götürülmüş eninə kəsiklər üzərində təsvir olunmuşdu. Lakin gövdənin quruluşu haqqında tam təsəvvürlərin formallaşması üçün onun toxumalarının orqan boyunca yerləşməsini və yarpaqların toxumaları ilə əlaqəsini aydınlaşdırmaq lazımdır.

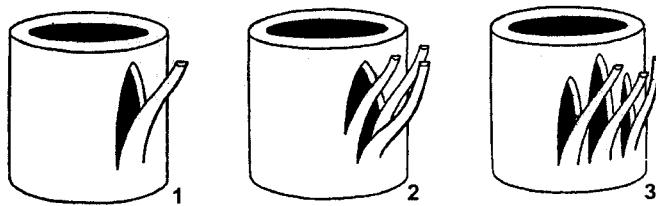
Yarpağın ötürücü toxumaları gövdəyə keçərək davam edirlər. Yarpağın əsası bir və ya bir neçə qapalı tipli (yəni kambisiz) ötürücü topalara malikdir. Yarpağın birləşmə yerində bu topalar gövdəyə keçərək *yarpaq izi* təşkil edirlər. Yarpaq izi bir, iki, üç və ya çoxtopalı ola bilər. Bundan başqa, əgər yarpaq yalançı zoğlara malikdirse, gövdəyə yalançı zoğlardan da topalar daxil olur.

Yarpaq izinin topaları ilkin qabiqdan keçərək gövdə ilə aşağı davam edərək gövdənin ötürücü toxumalarına yaxınlaşır və sonradan hətta onlarla qovuşur (şəkil 83). Gövdə topasının yarpaq izi topası ilə qovuşması nəticəsində yaranmış topa *sintetik* və ya *mürəkkəb topa* adlanır. Beləliklə, yarpaq izinin uzunluğu yarpağın əsasından onun topalarının gövdənin ötürücü toxumlari ilə qovuşma səviyyəsinədək olan məsafə hesab olunur. Bəzən bu qovuşma çox tez başlayır, lakin əksər hallarda yarpaq izinin topaları gövdədə bir və ya bir neçə bugumarası keçərək öz fərdiliyini qoruyub saxlayır.



Şəkil 83. Gövdədə topaların keçidi
Yarpaq izi topaları tünd rənglənmişdir

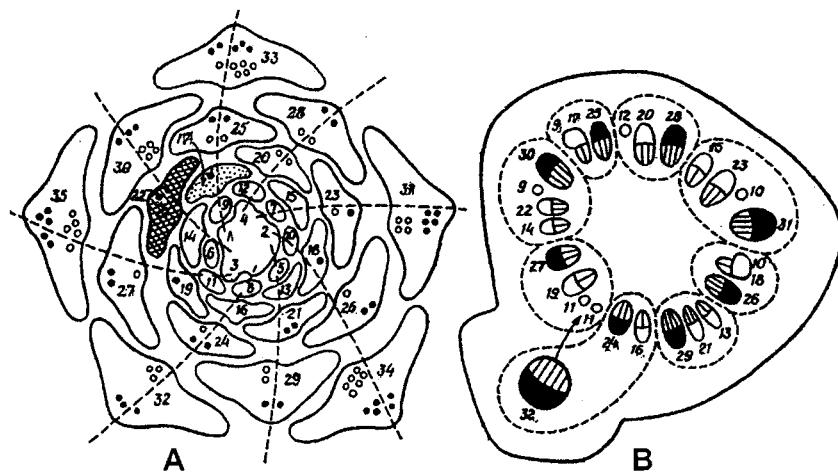
Əgər gövdənin ötürücü toxumları bütöv qat əmələ gətirərlərsə, bu halda yarpaq izi topasına keçidin üstündə onlar aralanır və parenxima ilə dolu olan çuxur (yarpaq çapığı) əmələ gətirirlər. Yarpaq izinin hər bir topasına ya öz çuxuru uyğun ola bilir, ya da yarpaq izinin bir neçə topası bir çuxura daxil olur (şəkil 84).



Şəkil 84. Yarpaq izinin zoğa daxil olmasının tipləri: 1 – bir topalı, bir çuxurlu;
2 – üç topalı, bir çuxurlu; 3 – üçtopalı, üç çuxurlu

Beləliklə, birtopalı birçuxurlu, ikitopalı birçuxurlu, üçtopalı birçuxurlu, üçtopalı üççuxurlu, çoxtopalı çoxçuxurlu və bir sıra digər boru əlaqəsi növlərini ayırd etmək olar.

85-ci şəkildə gövdədə halqa şəklində yerləşmiş ötürүcү topaların (eninə kəsikdə) yarpaq izlərindən (qaralanmış floema ilə) və ya sintetik topalardan (ağ floema ilə) ibarət olması nümayiş etdirilir.



Şəkil 85. Kətanda (*Linum perenne*) yarpaq və gövdənin ötürүcү sistemlərinin qarşılıqlı əlaqəsi: A – zoğ təpəsinin ən cavan yarpaqlarla birlikdə en kəsiyi; B – ilk kəsikdən 5,3 mm aşağı olan növbəti kəsik. Maili qırıq xətlər ötürүcü topaları ile bilavasitə əlaqəli olan yarpaqların yaratdığı parastixlərdir. İkinci sxemdəki qırıq xətlərlə isə eyni parastixə aid olan topalar işaretlənib. Yarpaq və onun topaları yaş ardıcılığına görə nömrələnib. Tünd rəngli floema topaları yarpaq izlərinə aiddir, ağ floema – sintetikdir.

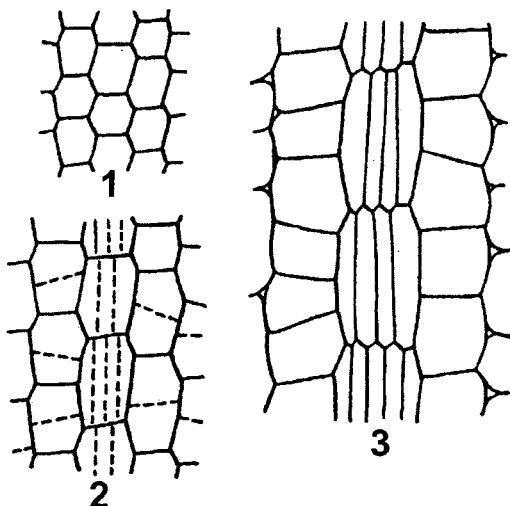
Zoğun apeksində əmələ gələn hər yeni yarpaq, əvvəlki gövdə (sintetik) topaları ilə qarışan öz yarpaq izini əmələ getirir.

Prokambidə birinci mənşəli toxumaların əmələ gəlməsi

Prokambi gövdənin oxu boyunca uzanmış ensiz meristematiq hüceyrələrdən təşkil olunub. O, inkişafın çox erkən mərhələsin-

də onu əhatə edən parenximadan seçilir. Bu, onunla əlaqədardır ki, onun hüceyrələri əsasən uzununa bölünərkən, onun əhatəsin-dəki hüceyrələr öz izodiametrikliyini qoruyub saxlayaraq ölçülə-rini artırır və vakuollaşırlar (şəkil 86).

Prokambi birinci mənşəli ötürücü sistemin inkişafının embryonal fazasıdır. Odur ki, onun zoğ apeksindəki mövqeyi ötürücü sistemin yerləşməsinə xeyli dərəcədə təsir edir. Əgər prokambi bütöv qat əmələ gətirirsə, bu halda ondan adətən ilkin ksilema və ilkin floemanın bütöv qatları yaranır. Əgər prokambi topalardan təşkil olunubsa, bu halda yaranan ilkin mənşəli ötürücü toxumalar topalı quruluşda olsalar da sonradan onlar bütöv təbəqə şek-lində birləşə bilirlər.



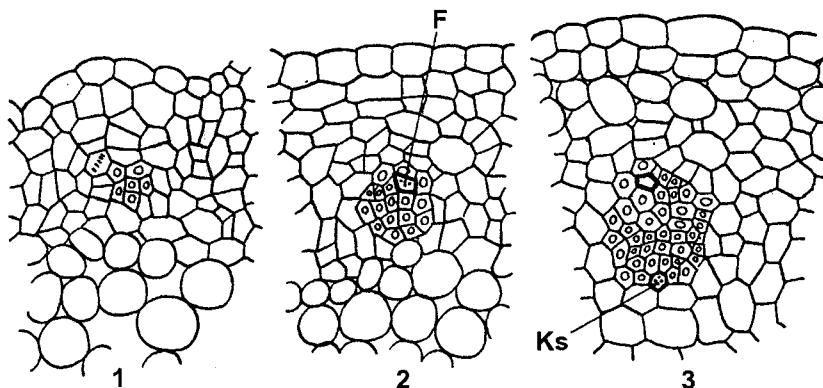
Şəkil 86. Gövdənin uzununa uzanması zamanı prokambinin differensiasiya sxemi: 1-ilkin vəziyyət, 2-prokambinin uzununa, etraf hüceyrələrin isə eninə bölünməsi, 3-bölünmədən və uzanmadan sonrakı görüntü

Bununla bərabər, qeyd etmək lazımdır ki, sadalanan hallar heç də toxumaların prokambidən differensiasiyasının bütün imkanlarını nümayiş etdirmir.

78-ci şəkildən göründüyü kimi, prokambi yarpaq rüşeymlərinin əsasında yaranır və buradan onun inkişafi iki istiqamətdə - *akropetal* olaraq, yəni yarpaq rüşeyiminin təpəsinə doğru və *ba-*

zipetal olaraq, yəni gövdə ilə aşağıya doğru gedir ki, burada cavan prokambial topa daha əvvəl yaranmış digər topalarla qarışır. Prokambidə ilkin ksilemanın və ilkin floemanın inkişafı eyni ardıcılıqla: əvvəlcə yarpaq rüseyimləri altında, sonra isə iki istiqamətdə - akropetal və bazipetal olaraq gedir.

Adətən floemanın ilk elementləri ksilemanın ilk elementlərinin dən daha tez yaranır. Toxumaların eninə istiqamətdə diferensiasiyasının ardıcılılığı şəkil 87-də nümayiş etdirilir. Adətən ötürüçü toxumalar prokambi hüceyrələri hələ bölünməkdəykən yaranmağa başlayırlar.



Şəkil 87. Prokambinin (nüvəli hüceyrələr), floemanın (F) və ksilemanın (Ks) inkişafının ardıcıl görüntüləri (1-3).

Floemanın ilk elementləri (əlkvari borular) topanın xarici tərəfində, yəni ilkin qabığın yaxınlığında yerləşən prokambi hüceyrələrindən əmələ gəlirlər. Floemanın növbəti elementləri birincilərdən daxilə doğru inkişaf edirlər və deməli floemanın bünövrəsi *ekzarx* olaraq qoyulur və *mərkəzəqəçən* istiqamətdə inkişaf edir.

Floemanın ilk elementləri protofloemanı təşkil edir və adətən uzunömürlü olmurlar. Onlar daha dərində əmələ gələn və daha uzun müddət ərzində qorunub saxlanılan metafloemanın elementləri ilə əvəz olunurlar.

Ksilemanın bünövrəsi isə *endarx* qoyulur və *mərkəzdənqəçən*

istiqamətdə inkişaf edir. Uzanma qabiliyyətinə malik həlqəli və yaylı elementlərdən təşkil olunmuş protoksilema özəyin yaxınlığında yerləşən prokambinin ən daxili hüceyrələrindən əmələ gəlir. Protoksilemanın arsında artıq uzununa uzana bilməyən metaksilema yaranır. Beləliklə, floema və ksilema eninə istiqamətdə qarşı-qarşıya inkişaf edirlər. Prokambi hüceyrələrinin sayı artmadıqından, eləcə də birinci mənşəli toxumaların prokambi hüceyrələrinin çevrilməsindən əmələ gəldiyi üçün bu toxumaların differensiasiyası zamanı prokambi tamamilə sərf olunur. Prokambi hüceyrələrinin bütövlükə ötürü toxumalara çevrildiyi halda, birləpəli bitkilərin gövdəsində olduğu kimi, kambidən məhrum qapalı ötürücü topalar əmələ gəlir. Lakin birinci ksilema və birinci floema arasında prokambinin qalıq hüceyrələrindən kambi törədiyi halda ikinci mənşəli ötürücü topaları yaratmağa başlayır.

Gövdənin birinci qalınlaşması

Gövdənin qalınlaşmasında ardıcıl baş verən iki mərhələni ayırd etmək olar. Onlar qismən üst-üstə düşdükələri üçün bəzi hallarda onların arasında dəqiq sərhədin qoyulması mümkün olmur.

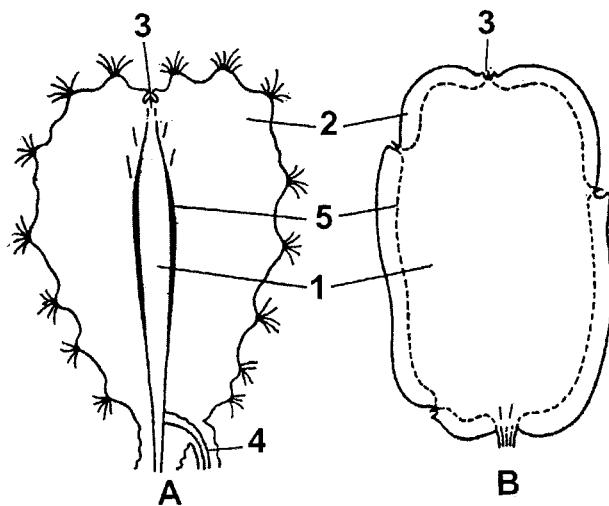
Gövdənin bilavasitə böyümə konusunun yaxınlığında qalınlaşması təpə meristeməsinin və ondan əmələ gələn birinci mənşəli toxuma hüceyrələrinin bölünməsi və uzanması hesabına baş verir. Bu qalınlaşma *birinci qalınlaşma* adlanır. İkinci mərhələdə kambidən ikinci mənşəli toxumaların əmələ gəlməsi sayəsində *ikinci qalınlaşma* baş verir.

Birinci qalınlaşmanın, kambial qalınlaşmanın ya istisna olduğu və ya nəzərə çarpmadığı hallarda gövdənin xeyli dərəcədə yoğunlaşması zamanı müşahidə etmək olar.

Birinci qalınlaşma *kortikal* (lat. cortex – qabıq) və ya *medulyar* (lat. medulla – özək) ola bilər. Birinci halda qabıq yaxşı inkişaf etmiş olur, məsələn, əksər su toplayan kaktuslarda (Şəkil 88, 1) olduğu kimi, ikinci halda isə, əsasən, özək inkişaf edir, məsələn, kartof yumrusunda olduğu kimi (Şəkil 88, 2). Bəzi hallarda qabıq və özək bərabər dərəcədə inkişaf etmiş olurlar.

Təpə meristeməsinin cürcərtidən başlayaraq meyvələrin əmələ gəlməsi və məhv olmasına dək inkişafi zamanı bu meristemada

baş verən dəyişikliklər birillik otvari bitkilərdə daha aydın şəkil-də görünür. Cüçərtinin təpə meristemi əmələ gətirdiyi gövdəyə uyğun olaraq kiçik ölçülərə malikdir. Sonra isə buğumdan buguma apeksin həcmi artır və bu zaman gövdənin birinci qalınlaşması da güclənir, yəni artım baş verir. Bunun nəticəsində gövdə aşağı hissədə tərs konusabənzər formaya malik olur. Onun, çıçəklər formalasən yuxarı hissəsində təpə meristeminin həcmi azaldıqından böyümə dayanır və nəticədə gövdə tədricən ensizləşir (şəkil 89). Birinci qalınlaşma sayəsində yaranan gövdənin belə ümumi forması ikinci mənşəli toxumaların əmələ gəlməsi nəticəsində qismən və ya tamamilə gizlənmiş ola bilər (şəkil 90).

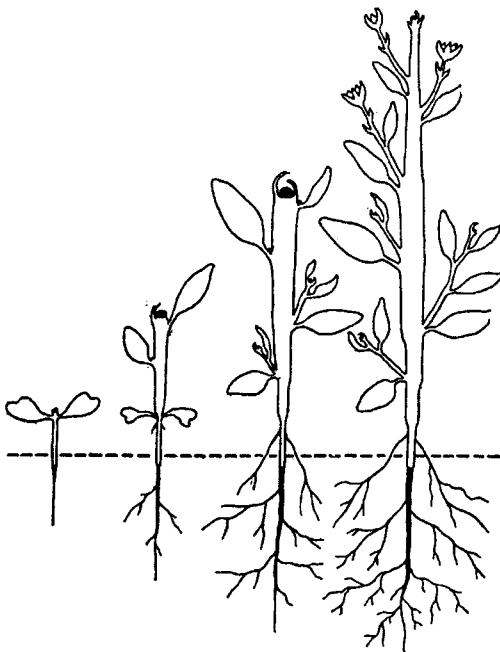


Şəkil 88. Gövdənin birinci qalınlaşması: A – kortikal (kaktusda); B – mədulyar (kartof yumrusunda); 1 – özək; 2 – qabıq; 3 – tumupcuq; 4 – əlavə kök; 5 – ötürüçü topa

Gövdənin birinci quruluşunun təkamüldə mürəkkəbləşməsi

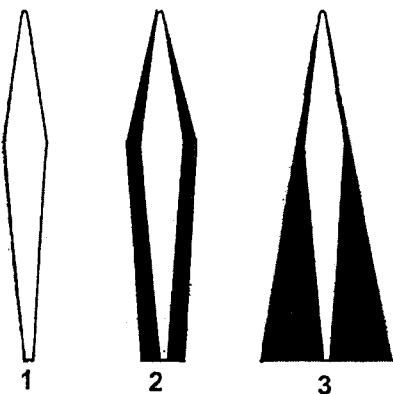
XIX əsrin 70-ci illərində fon Mol, de Bari və Saksın işləri nəticəsində belə bir təsəvvür yaranmışdı ki, gövdə üç cür toxuma sistemindən – epiderma, əsas parenxima və parenximada yerləş-

miş ötürüçü topalardan ibarətdir. Lakin topaların quruluşundakı və payланmasındakı müxtəlifliyin tədqiqi, təkamül nəticəsində gövdənin müxtəlif quruluş tiplərinin yaranması haqqındaki təsəvvürlərə bir aydınlıq gətirmədi. Bu çətinlik, əsası 1870-ci ildə fransız botaniki van Tiqem tərəfindən qoyulmuş *stel nəzəriyyəsi* ilə aradan qaldırıldı.



Şəkil 89. Apikal meristemanın həcminin artması və böyümənin sürətlənməsi. Gövdənin apikal meristemasi tünd rənglənib

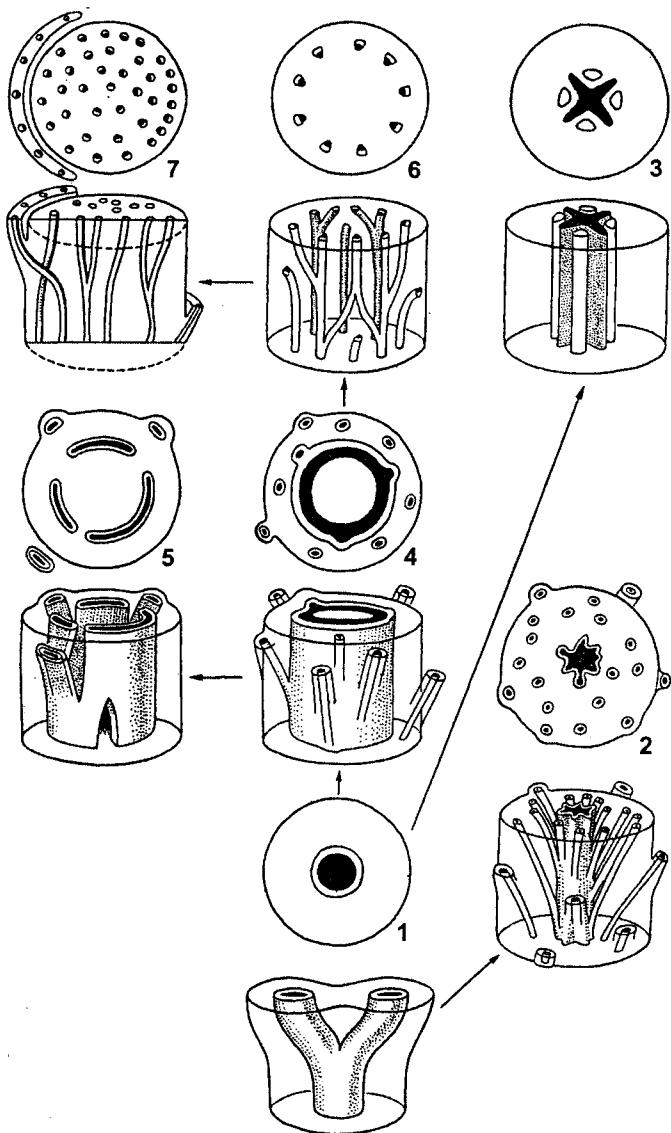
Van Tiqem ilk dəfə olaraq stel anlayışı ilə kökün ilkin ötürüçü toxumaları və onları əhatə edən perisiklin məcmusunu ifadə edirdi. Sonra o, bu anlayışı gövdənin müvafiq quruluşlarına şamil edərək gövdənin steli qismində ötürüçü topalar, onların arasındaki bütün digər toxumalar və həmçinin perisiklin toplusunu qəbul edir.



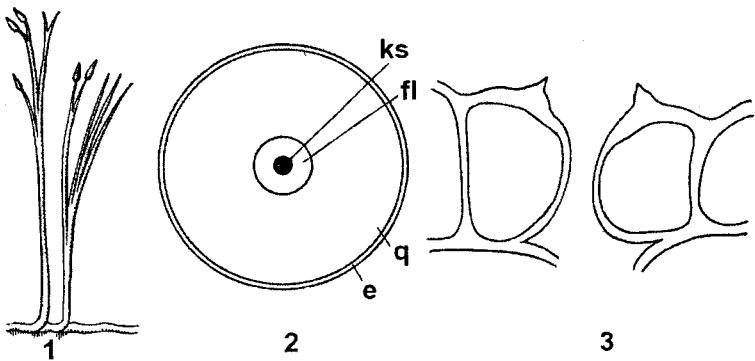
Şəkil 90. İkiləpəlilərdə böyümənin sürətlənməsi: 1 – üstü örtülməmiş ikinci quruluş; 2 – qismən örtülmüş; 3 – tam örtülmüş. Birinci mənşəli toxumalar – ağ, ikinci – qara rənglidir.

Sonrakı illərdə stel nəzəriyyəsi müasir və nəсли kəsilmiş qılıkimilərin, eləcə də çılpaqtoxumuların, xüsusilə də psilofitlərin və onlara yaxın olan növlərin öyrənilməsi sayəsində öz təsdiqini tapır. Ali bitkilerin iri qrupları üçün xarakterik olan stelyar növlər və bu növlərin təkamül varisliyi müəyyən olunur. Qeyd etmək vacibdir ki, ox orqanlarının anatomik quruluşunun əsas istiqamətlərini təsvir edən stel nəzəriyyəsi, ali bitkilərin zoğ və kökünün təkamüldə inkişafını izah edən telom nəzəriyyəsinin müddəaları ilə uyğundur. Stelin ən qədim və sadə növü *haplostel*dir (və ya *protostel*). Haplostel (yunan. *haplos*-sadə) floema təbəqəsi ilə örtülmüş bütöv ksilema qatından təşkil olunub (Şəkil 91, 1). Psilofitlərin telomları və nəсли kəsilmiş bir sıra ibtidai bitkilərin gövdələri bu quruluşa malik idilər (Şəkil 92). Haplostelə həmçinin bəzi müasir qılıkimililərin gövdələrində də rast gəlinir.

İlk quruda yaşayan ali bitkilərdə ksilemanın hansı səbəbdən stelin mərkəzində floemanın isə onun üzərində yerləşməsi sualı ilə bağlı olaraq belə bir fərziyyə irəli sürülmüşdür ki, quruda yaşayan bitkilərə bu xüsusiyət onların suda yaşayan yosunabənzər əcdadlarından irsi olaraq keçib. Həqiqətən də, ehtimal etmək olar ki, dənizin ləpədöyən zolağında məskunlaşan yosunların kök-yarpaqlarında mexaniki elementlərin ox hissədə yaranması, kök-yarpaqlara məxsus olan elastikliyi və möhkəmliyi təmin etmiş



Şekil 91. Stelin təkamülü: 1 – haplostel; 2 – aktinostel; 3 – kökün steli; 4 – sifonostel; 5 – dikiostel; 6 – eustel; 7 – ataktostel. Üçölçülü təsvirdə en kəsiklərinin müqayisəsi verilmişdir. Ksilema qara rənglənib.



Şəkil 92. Riniya (Rhynia). 1 – ümumi görünüşün rekonstruksiyası; 2 – oxun eninə şlifinin sxemi; 3 – ağızçığın eninə şlifi; e – epiderma; q – qabıq; ks – ksilema; fl – floema

olur. Bu mexaniki elementlər (prozenxim qalın divarlı hüceyrələr) quruda yaşayan bitkilərdə su təchizatı funksiyasını öz üzərinə götürərək traxeidlərə çevrilmişlər.

Haplosteldən *aktinostel* (yunan. *aktinos* – şüa) inkişaf etmişdir ki, onun ksileması eninə kəsikdə ulduzşəkillidir; protoksilemanın əsası bu ulduz şüalarının sonunda, yəni ekzarx olaraq qoyulur. Ksilemanın sonrakı inkişafi mərkəzəqaçan istiqamətdə gedir. Aktinostel də əksər ibtidai bitkilər üçün (plaunlar, nəslü kəsilmiş qatırquyuğukimilər və s.) xarakterikdir. Haplosteldən aktinostelə keçidin səbəbi aşağıdakılardır:

birincisi, bu kecid zoğun yan orqanlarına şaxələnən topaların əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır (Şəkil 91, 2).

ikincisi, aktinosteldə ksilema onu əhatə edən canlı toxumalarla temasda olan daha böyük səthə malikdir, bu isə maddələrin daha yaxşı ötürülməsini təmin edir.

Növbəti mərhələ *sifonostelə* (yun. *sifon* – boru) kecid və özəyin əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Sifonostelin əmələ gəlməsi daha iri orqanizmlərin mövcudluğunu mümkün etdi, çünkü armatur toxuması rolunu oynayan ksilemanın gövdənin periferiyasına doğru yerdəyişməsi və boruşəkilli konstruksiyanın formallaşması gövdələrin möhkəmliyini daha da artırmış oldu. Bundan başqa, özəyin yaranması ötürüçü elementlərin canlı toxumalarla temasda

olduqları sahəni daha da artırdı. Parenximal özəyin mövcudluğu gövdənin ehtiyat funksiyalarını bir qədər də asanlaşdırıldı.

Stelin təkamül baxımından növbəti mürəkkəbleşməsi, zoğdan çıxarkən parenxima ilə doldurulmuş yarpaq və budaq çuxurlarını əmələ gətirən iri ölçülü yarpaqların və yan zoğların inkişafı ilə əlaqədardır (şəkil 91, 5, 6). Nəticədə sifonostel özəkdən qabığa doğru radial istiqamətdə çıxan parenxima zolaqları ilə (ilkin özək şüələri ilə) ayrı-ayrı topalara ayrılır. Beləliklə, *diktiostel* (yunan. *diktion*-səbəkə) (şəkil 91, 5) və *eustel* (yunan. *eu*- həqiqi, yaxşı) (şəkil 91, 6) əmələ gəlirlər. Dikiostel kambidən məhrum olan qılıqlar üçün, eustel isə toxumlu bitkilər üçün xarakterikdir. Sonuncu, endarx ksilemalı açıq kollateral topalardan təşkil olunub.

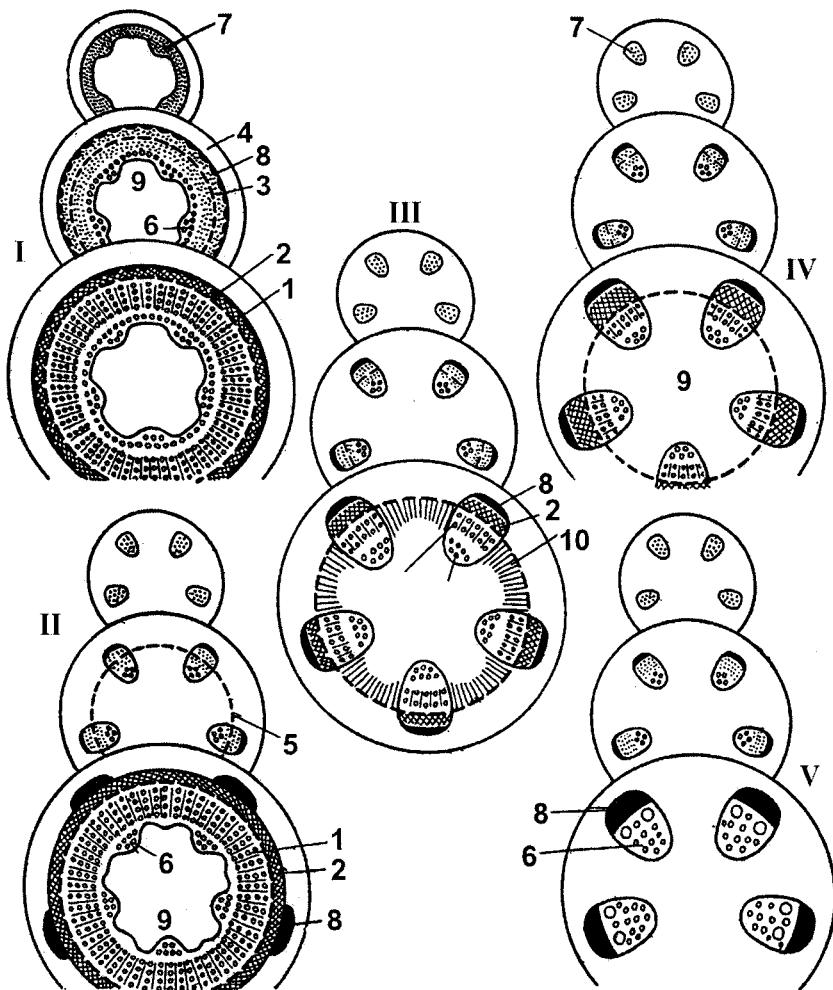
Stelin təkamüldündə son bənd birləpəli bitkilərin *ataktostelidir* (yunan. *a*-inkar; *takto*-nizamlı düzülüş). O, eusteldən topalarda kambinin olmaması və topaların mürekkeb keçidi ilə fərqlənir ki, bu zaman yarpaq izlərinin ayrı-ayrı topaları əvvəl gövdənin mərkəzinə doğru, daha sonra isə xaricə yönəllirlər. Bu səbəbdən topalar gövdənin en kəsiyində paylanmış şəkildə olurlar (şəkil 91, 7).

Kökün steli, böyük ehtimalla, birbaşa haplosteldən əmələ gəlib, lakin onun təkamülü zoğdakindan fərqli olaraq, digər istiqamətdə gedib. O, zoğun aktinosteli ilə yalnız eninə kəsikdə qismən oxşarlığa malikdir. Müəyyən olunmuşdur ki, ötürücü toxumaların orqan boyunca necə hərəkət etməsinin təhlili zamanı müəyyən prinsipial fərqlər aşkar olunur (şəkil 91, 3). Kök stelinin bütün xüsusiyyətləri onun torpaqdan qidalanmasına uyğunlaşması ilə izah olunsa da, zoğun aktinosteli fotosintezə uyğunlaşmış yarpaqlı gövdənin formalaşması prosesində yaranmışdır.

İkinci mənşəli qalınlaşmaya kecid və kambinin fəaliyyəti

Kambi prokambinin qalıqlarından əmələ gəlir və onun inkişafı aşağıda qeyd olunan nümunələrdən biri ilə gedir.

1. Əvvəlcə kambi tam bir təbəqə (həlqə) şəklində bütöv prokambidən törəyir, sonra ikinci mənşəli ötürücü toxumaların bütöv qatlarını formalaşdırır (şəkil 93, I).



Şəkil 93. Gövdədə prokambinin, kambinin və ötürüçü topaların inkişafı: I-V – gövdənin müxtəlif tipləri (sxem), 1 – ikinci ksilema, 2 – ikinci floema, 3 – kambi, 4 – ilkin qabıq, 5 – topaaراسı cambi, 6 – ilkin ksilema, 7 – prokambium, 8 – ilkin floema, 9 – özək, 10 – sklerenxima.

2. Prokambial topalarda əvvəlcə kambi topası əmələ gəlir. Sonradan topalı kambinin ayrılmış nazik qatları arasında topaaراسı kambinin bəndləri yaranır, bundan sonra isə yaranmış olan arası-

kəsilməyən kambial qat ikincili toxumaların bütöv təbəqəsini əmələ gətirir (şəkil 93, II).

3. Prokambial topalarda, yenə eyni qayda ilə, əvvəlcə topalı, sonra isə topaarası kambi əmələ gəlir. Lakin kambi bu halda ötürüçü topalar arasında özək və qabığın parenximasından fərqlənməyən, yalnız nazikdivarlı parenximanı əmələ gətirir (şəkil 93, IV) və ya topaarası kambi topalarla birlikdə borulu skelet konstruksiyanı əmələ gətirən mexaniki elementlərə başlangıç verir (şəkil 93, III).

4. Topaarsı kambi ümumiyyətlə əmələ gəlmir və ötürüçü topalar eynicinsli parenximada yerləşmiş olurlar (şəkil 93, V).

Təsvir olunmuş nümunələrlə yanaşı, çox çətinliklə bir-birindən fərqlənən aralıq nümunələr də mövcuddur.

Kambinin əmələ gəlməsi vaxtı və onun kambial həlqənin müxtəlif sahələrində, həmçinin ayrı-ayrı topalarda fəaliyyət intensivliyi müxtəlifdir. Bu, eninə kəsikdə görünən topaların eynidəyərli olmaması ilə əlaqədardır. Şəkil 83-ün təhlili də bunu aydın göstərir; yarpaq izi topalarında kambial fəaliyyət zəifdir, sintetik topalarda isə o, kəskin dərəcədə artır.

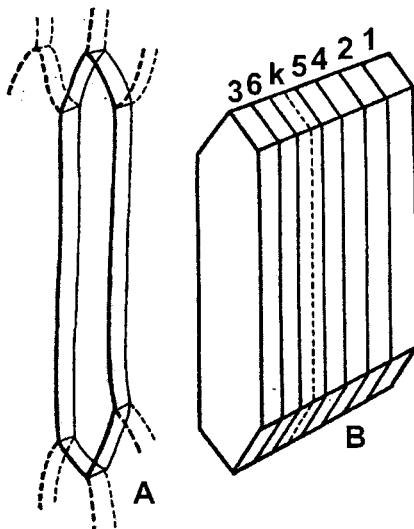
Kambinin inkişafının bu və ya digər nümunəsinin baş verməsi çoxsaylı səbəblərdən asılıdır. Ağac və kolların uzun müddət ərzində qalınlaşan gövdələri adətən 1 və ya 2 nümunəsinin timsalında inkişaf edirlər; məhdud qalınlaşmaya malik olan azömürlü gövdələr adətən topalı quruluşu qoruyub saxlamış olurlar (3 və 4 nümunəsi). Lianlar üçün topalı quruluş xarakterikdir. Kambinin əsasının qoyulmasına və onun fəaliyyətinə yarpaqların sayı, ölçüləri, eləcə də onların zoğ üzərində necə yerləşməsi təsir göstərir.

Eyni fəddə yerləşib morfoloji cəhətdən bir-birindən fərqlənən zoğlar öz kambial aktivliklərinə görə də xeyli dərəcədə fərqlənə bilərlər. İkinci qalınlaşmaya keçidin əksər xüsusiyyətləri sistematik qruplar üçün tipik xarakter daşıyır.

Kambi, gövdə oxu boyunca uzanmış, ucları itiləşmiş nazik divarlı hüceyrələrdən təşkil olunub (şəkil 94, A). Hər bir hüceyrənin yastı geniş tərəfləri daxildə ksilemaya və xaricdə floemaya doğru çəvrilmiş olur. Hüceyrə digər divarları ilə kambinin qonşu hüceyrələri ilə birləşir.

Hüceyrənin bölünməsi tangential, yəni yastı tərəflərə parallel

olaraq baş verir. Hər bölünmədən sonra əmələ gəlmış qız hüceyrlərindən biri hədsiz təkrar bölünmək qabiliyyətini saxlamış olur, yəni inisial hüceyrə kimi fəaliyyət göstərir. Digər qız hüceyrə isə, daha 1-2 (nadır hallarda bir neçə) dəfə bölünə bilər, lakin onun bütün törəmələrinin «taleyi» əvvəldən həll olunur: əgər onlar inisial hüceyrədən daxili tərəfdə yerləşiblərsə, bu halda ksilem hüceyrələrinə, əgər xarici tərəfdədirlərsə, bu zaman floemanın elementlərinə çevrilirlər (Şəkil 94, B). Adətən xarici tərəflə müqayisədə daxilə doğru daha çox törəmə yaranır ki, bunun nəticəsində ksilema floemadan daha tez artır.



Şəkil 94. Kambidən oduncaq və qabıq elementlərinin əmələ gelməsi: A – kambinin iyəbənzər inisial hüceyrəsinin forması; B – elementlərin iki istiqamətdə ayrılmazı ardıcılılığı (1...6); k – kambinin inisial hüceyrəsi (qırıq xətlə növbəti bölünmə göstərilmişdir)

Kambidən törəmiş hüceyrələr müxtəlif elementlərə diferen-ciasiya etməzdən əvvəl ümumi formalarına, qılafların xarakterinə və tərkibinə görə kambial inisiallara bənzəyirlər. Kambiyə bənzər bu hüceyrələr məcmusunu *kambial zona* adlandırırlar.

Kambi özü inisial hüceyrələrin yalnız bir qatından təşkil olunur ki, onlar da ağac gövdələrində öz fəallıqlarını yüzlərlə və hətta

minlərlə il ərzində saxlamış olurlar.

İkinci ksilemanın digər adı oduncaq, ikinci floemanının isə alt qabıqdır.

94-cü şəkildən göründüyü kimi, oduncağın nisbətən cavan elementləri mərkəzdən uzaqlaşaraq, özündən əvvəl yaranmışların üzərində, alt qabığın cavan elementləri isə bir qədər əvvəl əmələ gələnlərin altında yaranırlar.

Gövdə qalınlaşdırıcı oduncağın həcmi artır və kambial qat onun səthində uzanır. Bu səbəbdən vaxtaşırı kambinin inisial hüceyrələri radial bölünərək kambial qatın ümumi səthini artırırlar.

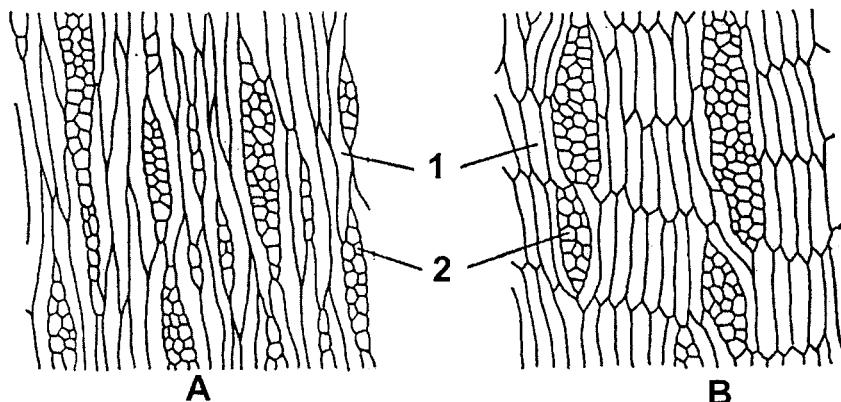
Kambinin tərkibinə uzanmış (iyşəkilli) hüceyrələrlə yanaşı, ksilema-floema şüalarına (onlara həmçinin ikinci özək şüaları da deyilir) başlangıç verən qısa inisial hüceyrələr qrupu da daxildir. Bu qruplar uzanmış inisialların eninə bölünməsi sayesində hər il müəyyən ardıcılıqla yaranırlar. Şüa inisiallarının hər qrupu bir dəfə əmələ gələrək həm ksilema, həm də floemaya doğru radiusla keçən hüceyrələr zolağını (radial parenximanı) əmələ gətirir. Uzanmış kambial hüceyrələrin xarakteri və yerləşməsi, eləcə də onların arasında şüa inisiallarının paylanması ksilema və floemanın quruluş xüsusiyyətlərini müəyyən edir.

95-ci şəkildən kambi hüceyrələrinin yerləşməsinin iki növü göstərilib. Hüceyrələrin yarussuz yerləşməsi daha sadə hesab olunur.

Uzunmüddətli ikinci qalınlaşmaya malik gövdələrin quruluşunun ümumi əlamətləri

Toxumlu ağacvari bitkilərin kambial qalınlaşması uzun illər boyunca davam edə bilər. Nehəng sekvoya qalınlığı 10 m-dən artıq olan gövdə əmələ gətirir. Coxillik otların yeraltı zoqları üçün də uzun müddətli qalınlaşma xarakterikdir.

Kambinin yerləşməsi və ikinci mənşəli toxumaların əmələ gəlməsi geniş müxtəlifliklə xarakterizə olunsa da, adətən bunu mülayim iqlimin ağacvari bitkilər üçün xarakterik olan və aşağıda təsvir olunan növə aid edirlər.

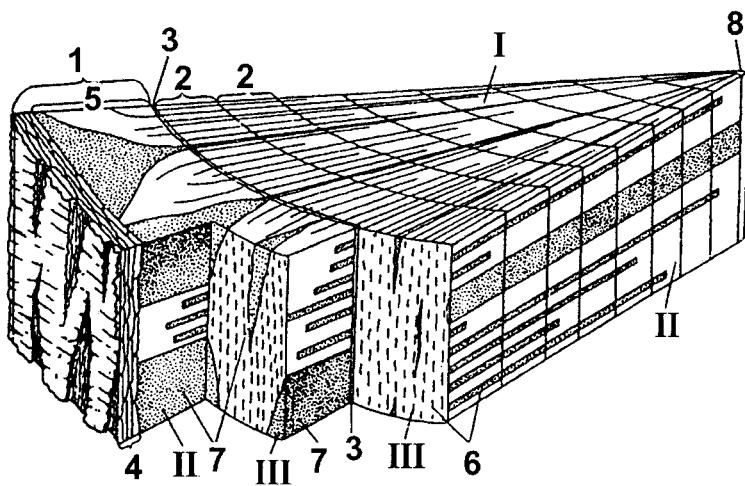


Şəkil 95. Qoz ağacının yarussuz kambisinin (A) və aq akasiyanın yaruslu kambisinin (B) tangensial kəsiyi. 1 – iyəbənzər (dartılmış) inisial; 2 – şüali (qısa) inisial

Ağac gövdəsinin mərkəzində orqanın ümumi həcmiinin 9/10 hissəsini təşkil edən oduncaq (ikinci ksilema) yerləşir. Oduncağın səthində kambinin nazik qatı, onun xaricində isə ikinci qabıq yerləşir (şəkil 96). İkinci qabığın tərkibinə ikinci floema (alt qabıq), birinci floemanın və ilkin qabığın qalıqları, eləcə də gövdənin səthində epidermanı əvəz etmiş periderma daxildir. Tezliklə, ilkin qabıq gözələ seçilmir, lakin ikinci qabığın xarici qatlarından üçüncü mənşəli örtücü toxuma olan *qartmaq örtük* formalaşır.

Ksilema və floema bir sıra funksiyaları yerinə yetirən (maddələrin ötürülməsi, mexaniki, ehtiyat və s.) elementlər kompleksləri ilə təşkil olunublar. Bu elementlərdən bəziləri məhz canlı vəziyyətdə fəaliyyət göstərsələr də, digərləri daxili möhtəviyyatlarını çox erkən itirməklə öz funksiyalarını yerinə yetirə bilirlər (su boruları, traxeidlər, liflər).

Ksilema və floemanın cavan qatları daha çox miqdarda canlı elementlərə malikdirlər və məhz bu qatlar vasitəsilə maddələrin kütləvi daşınması baş verir. Bitki yaşlaşdıqca canlı elementlər tədricən məhv olur. Floema adətən bir ildən sonra (yəni qış fəslini başa vurdुqdan sonra) maddələri kütləvi nəql etmək qabiliyyətini itirir; oduncaqda isə bu proses nisbətən yavaş gedir.



Şekil 96. Səkkizillik ağac gövdəsinin kəsim istiqamətləri ilə birlikdə həcmli sxemi: I – eninə; II – uzununa radial; III – uzununa tangensial kəsim: 1 – ikinci qabıq, 2 – illik təbəqə (həlqə), 3 – kambi, 4 – qartmaq örtük, 5 – alt qabıq, 6 – şua parenximası (oduncaq – qabıq şüası), 7 – ilkin (özək) oduncaq – qabıq şüası, 8 – özək.

Beləliklə, ağacın gövdəsində eyni zamanda iki proses gedir – birincisi, maddələrin ötürülməsi prosesinə yeni cavan qatlar qosulur; ikincisi, qocalmışlar isə bu prosesdən xaric edilir. Təsvir olunan bu proseslər daima bir-birilər üzlaşırlar və kambinin əhatəsində hər zaman canlı hüceyrələrdən ibarət olan nazik bir hüceyrə təbəqəsi qorunub saxlanılır.

Gövdənin əsas hissəsi ölmüş hüceyrələrdən ibarətdir və onlar maddələrin daşınmasında birbaşa olaraq iştirak etmir. Bununla belə, bu hüceyrələr böyük əhəmiyyətə malikdir: oduncaq ağacın çətirinin hədsiz ağırlığını saxlamağa yardım etdiyi zaman qabığın ölü hüceyrələri də daxili canlı hüceyrələri mühafizə edirlər.

Oduncaq və alt qabığın əsas kütləsini orqan boyunca uzanmış və kambinin iyəbənzər hüceyrələri tərəfindən yaradılmış hüceyrələr təşkil edirlər (liflər, traxeidlər, su boruları və əlkəvari boruların elementləri). Hüceyrələrin bu qrupuna, həmçinin, eyni iyəbənzər hüceyrələrin əlavə ardıcıl bölünmələrindən yaranan

oduncaq və alt qabıq parenximasının şaquli sütuncuqları da aiddir.

Sadalanan uzununa elementlərə perpendikulyar olaraq radial istiqamətdə hüceyrələrin üfqı zolaqları olan floema -ksilema şüaları yerləşir (şəkil 96). Qonşu şüalar bir-birinə parallel deyillər, onlar xaricə doğru radiuslarla müəyyən bucaq altında ayrırlar və bu səbəbdən qonşu şüaların xarici sahələri gövdənin qalınlaşması zamanı bir-birindən uzaqlaşmış olur. Şüalar arasındaki məsafənin artması şüaldan xeyli uzaqda yerləşən hüceyrələrin həyat fəaliyyətinə mənfi təsir göstərir. Bu səbəbdən kambinin uzunsov hüceyrələri köndələn arakəsmələr vasitəsilə bölünərək, yeni şüaların inisiallarına çevrilirlər və onların həm xaricə, həm də daxilə doğru (yəni oduncaq və floema istiqamətində) böyüməsini təmin edirlər. Bununla da, hər bir şuanın aramsızlığı təmin olunur.

Oduncağın quruluşu

Anatomiyanın, oduncağın öyrənilməsinə həsr olunmuş xüsusi bölməsinin yaranması, hər şeydən əvvəl, oduncağın bəşəriyyət tarixinin bütün dövrlərində böyük praktiki əhəmiyyət daşıması ilə izah olunur. Metallardan geniş istifadə olunmasına, yeni sintetik və tikinti materiallarının tətbiqinə baxmayaraq, oduncaq bu gün də öz praktiki əhəmiyyətini itirməmiş, əksinə, daha geniş tətbiq olunmaqdadır.

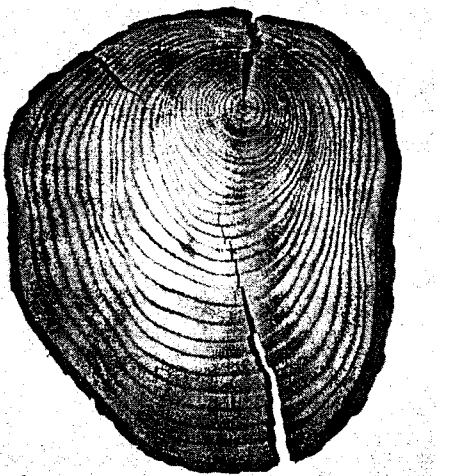
Müxtəlif cinslərə mənsub oduncaq öz texnoloji keyfiyyətinə görə fərqlənir, müvafiq olaraq da xüsusi işlənmə tələb edir və müxtəlif tətbiq sahələrinə malikdir. Oduncağın texnoloji keyfiyyətlərinin əsasında onun anatomik quruluşunun xüsusiyyətləri durur.

İllik həlqələr. Oduncaq onda *illik həlqələrin* olması ilə xarakterizə olunur. Onların mənşəyi kambi həlqəsinin ritmik fəaliyyəti, başqa sözlə fəaliyyətindəki dövrülükə əlaqədardır. Payızın sonuna yaxın kambii sükünet dövrünə daxil olur. Yazda, ağac şirəsinin hərəkətə başlaması ilə o, çox formalasır və geniş boşluqlu, nazik divarlı hüceyrələr əmələ gətirir. Bu hüceyrələrdən yaranan su boruları geniş dəliklərin olması ilə fərqlənlər (palid,

şabalıd, göyrüş). Belə yaz oduncağı *həlqəməsaməli* adlanaraq bəruları ensiz olub bütövlükdə illik qat boyunca bərabər şəkildə paylanmış *dağınıq məsaməlilərdən* (tozağacı, qovaq, ağcaqayın) fəqqlənlərlər. Yazın sonundan başlayaraq kambidən törəyən hüceyrələr dar və qalın dıvarlı olur. Bu dövrdə kambinin məhsulları içində traxeidlər üstünlük təşkil edir. Doğrudur, ağcaqayın, tozağacı və s. –də borular yazda olduğu kimi yayda da dar ölçüdə törəyirlər. Lakin yayın ikinci yarısında qalındıvarlı mexaniki elementlərin törəməsində bir üstünlük müşahidə olunur. Bununla da, kambinin illik məhsuldarlığının sərhədi qoyulmuş olur. Tədqiqatlar göstərmışdır ki, yayın ortasında, xarici şəraitin dəyişməsi və yarpaqların böyüməsindən asılı olaraq kambinin fəaliyətində bir fasılə yaranır. Illik həlqənin açıq və tünd sahələri arasındaki kəskin sərhədin olması çox güman ki, bununla izah olunur.

Növbəti ilin yazında cavav qatlar keçən ilin payızındaki qatlardan yenə də kəskin fərqlənlərlər. Adı gözlə yaxşı görünən illik həlqələrə əsasən ağacın yaşını təyin etmək olar. Hər həlqəyə, adətən, bir il uyğun gəlir. Amma bu qayda da istisnasız deyildir. Bir sıra bitkilərdə bir neçə həlqə (yalançı) uyğun gələ bilər. Məsələn, portağalda (3 həlqə) bu, hər bir ilin gücləndirilmiş böyümə dövrlərinə uyğundur. Həlqələrin eni bitkinin yaşama şəraiti ilə sıx bağlıdır. Odur ki, illik həlqələrin nəzərdən keçirilməsi əsasında keçmiş illərin meteoroloji şəraiti haqqında müəyyən fikir yürütütmək mümkündür. Anatom və arxeoloqların çox tez-tez və böyük məmənuniyyətlə müraciət etdikləri bu üsul- *dendroxronoloji* üsul adlanır. Həlqələrin ekssentrik olması ağacın günəşə nəzərən tutduğu mövqeyi, çətinin hissələrinin qeyri-bərabər inkişafı, müəyyən bir istiqamətdə təkrarlanan küləklərin təsiri və s. ilə izah olunur (Şəkil 97).

İlin fəsillərinin kəskin dəyişmədiyi və bütün il boyu iqlimin demək olar ki, eyni keçdiyi tropik qurşaq bitkilərinin gövdəsində illik həlqələr, demək olar ki, müşahidə olunmur. Belə ki, kambinin bölünmə məhsulları eynicinsli alındığından oduncağın da böyüməsi müvafiq olaraq bərabər şəkildə davam edir.



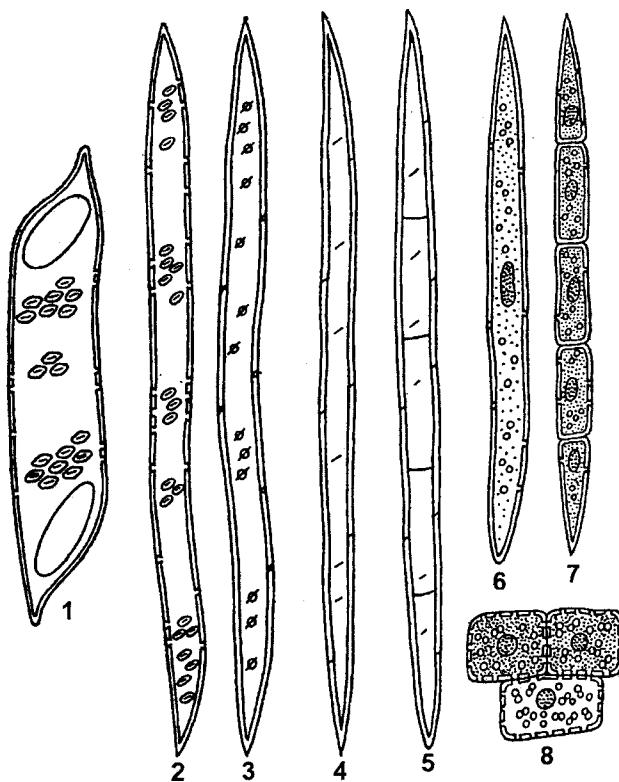
Şəkil 97. Ağac gövdəsinin eninə kəsiyində illik həlqələr (çatlar ağac quruğu zaman əmələ gəlir)

Mülayim iqlim şəraitində də ağacın yaşı və illik qatların sayı arasında uyğunsuzluq müşahidə oluna bilər. Əlverişsiz illerdə qatlar yaranmaya da bilər, əlverişli illerdə isə bir mövsüm ərzində iki qat əmələ gələ bilər. Qatların ikiləşməsi yazda aqacların yarpaqların şaxtadan və ya ziyanvericilər tərəfindən məhv olduğu hallarda da müşahidə olunur; böyümə bir qədər dayandıqdan sonra ağaclar yenidən yarpaqlarla örtülürlər və kambi əvvəlkinə bənzər oduncağı yenidən formalaşdırmağa başlayır.

Qeyd etmək lazımdır ki, qabıqda illik həlqə kimi adlandırıǵımız qatlar çox zəif ifadə olunurlar.

98-ci şəkildə oduncağın ən adı elementləri nümayiş etdirilir. Bizə məlum olan su boruları, traxeidlər, libriformun lifləri və şüa hüceyrələri ilə (şüa və ya radial parenxima) yanaşı, oduncağın tərkibinə şaquli oduncaq parenximasının hüceyrələri və aralıq xarakter daşıyan bəzi elementlər daxildir. Bunlara lifli traxeid, arakəsməli lif və əvəzedici lif aididir.

Qeyd etmək lazımdır ki, sadalanan bu elementlərin heç də hamısı oduncağın tərkibinə daxil olmur. Odur ki, bu və ya digər oduncağın anatomiq və texnoloji xüsusiyyətləri tərkibindəki elementlərin xarakteri, miqdari və həmçinin onların öz aralarında



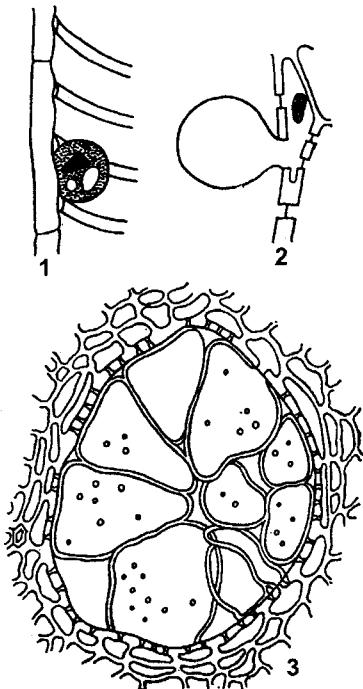
Şəkil 98. Oduncağın tərkibinə daxil olan elementlər: 1 – su borusu (trachey) üzvüçüyü; 2 – ötürücü traxeid; 3 – lifli traxeid; 4 – oduncaq lifi (libriformlif); 5 – arakəsmə lifi; 6 – əvəzədici lif; 7 – şaquli oduncaq parenximası teli; 8 – şúa (radial) parenximası

bir-birilə uzlaşmasından asılıdır. Oduncağın əsas kütləsi canlı möhtəviyyatdan məhrum olan hüceyrələrdən təşkil olunsa da, onun daxilində şúa və şaquli parenximanın canlı elementləri də paylanmış olur ki, onlar da bir-biri ilə əlaqədə olaraq plastik maddələrin hərəkətini təmin edən vahid bir sistem əmələ gətirirlər. Yarpaqlarda sintez olunan bu maddələr yayda aşağıya doğru hərəkət edərək, floema-ksilema şüaları vasitəsilə oduncağın canlı hüceyrələrinə daxil olurlar. Burada onlar ehtiyat qida maddələri şəklində (nişasta, yağlılar) toplanırlar. Yazda ehtiyat qida maddə-

ləri, həll olan şəkərlərə çevrilərək səfərbər olunur və su axını ilə oduncağın elementləri vasitəsilə yuxarıya, intensiv böyüyən cavan zoqlara doğru qalxırlar.

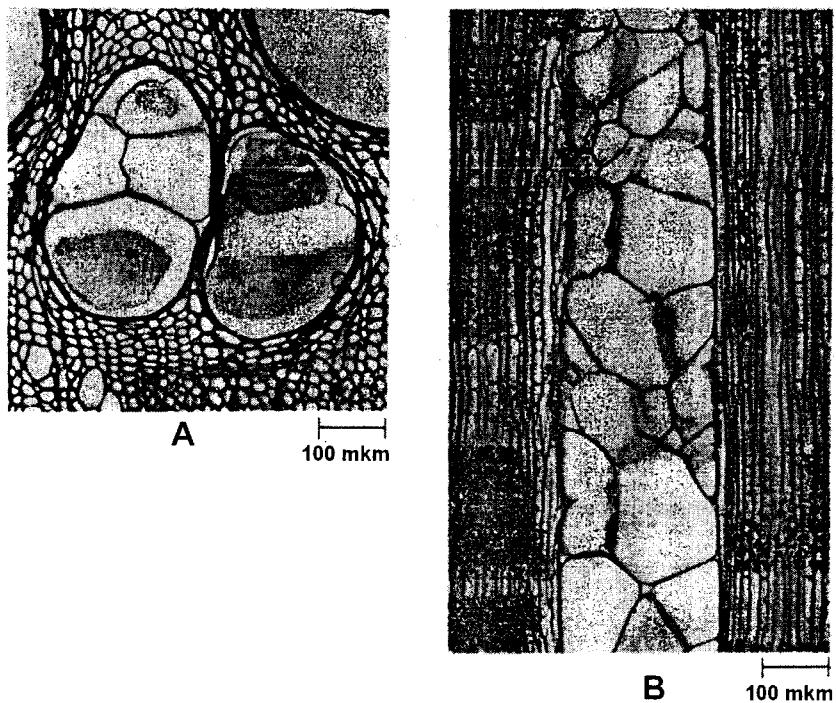
Müəyyən olunmuşdur ki, suyun kütləvi daşıyıcıları rolunda su boruları və traxeidlər çıkış etsələr də, oduncaq ümumiyyətlə su-ötürücü funksiyani, onun tərkibində canlı hüceyrələr mövcud olduğu hallarda, yerinə yetirə bilər. Beləliklə, su, oduncağın yalnız son illər ərzində əmələ gəlmış cavan nazik qatı ilə hərəkət edə bilər.

Oduncağın bütün canlı elementlərinin məhvini və su-ötürücü funksiyasının itməsinə gətirib çıxaran yaşla əlaqədar olan dəyişikliklər zamanı morfoloji dəyişikliklərlə yanaşı bir sıra maddələrin əmələ gəlməsi də baş verir. Əksər bitkilərin oduncağında tillər yaranır. Til (yun. *tilos* – kisə) canlı hüceyrənin, yaxınlıqda yerləşən su borusunun məsaməsindən onun boşluğununa daxil olan çıxıntısıdır (Şəkil 99).



Şəkil 99. Tillər: 1, 2 – məsamələrdən keçərək boru boşluğununa doğru parenxim hüceyrələrinin artımı; 3 – tillərlə tutulmuş boru (en kəsikdə)

Tillər su borularının içini tutaraq bu borularla maddələrin nəql olunmasının qarşısını alırlar. Adətən, tillərin divarları xeyli qalınlaşmış olur, onların daxilində isə oduncağı parçalayan göbələklərin fəaliyyətinin qarşısını alan qətran və aşı maddələri toplanır (şəkil 100).



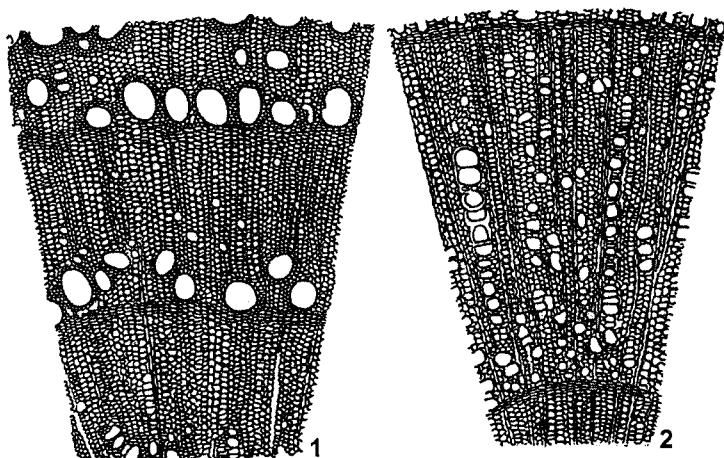
Şəkil 100. Palid ağacı gövdəsinin su borularının tillərlə tutulması
A-eninə kəsik; B-uzununa kəsik

Canlı hüceyrələrin məhvindən əvvəl yaranan müxtəlif maddələr, oduncaq hüceyrələrinin qilaflarına hoparaq onların boşluqlarını doldura bilərlər ki, bu da çürüməyə qarşı davamlılığı artırır.

Kambinin altında yerləşən cavan oduncaq üst oduncaq adlanır. Üst oduncaqdən daxilə doğru daha az nəmli olan və praktiki olaraq suyun ötürülməsində iştirak etməsə də, müəyyən dərəcədə

ehiyat su çəni qismində çıxış edə bilən oduncaq yerləşir. Əgər bu oduncaq üst oduncaqdan fərqlənmirsə, bu halda onu yetişmiş (yetkin) adlandırırlar. Müvafiq olaraq yetkin oduncağa malik olan növləri (ağcaqovaq, fistiq, küknar, armud və s.) *yetkin oduncaqlı* adlandırırlar. Bir sıra digər növlərdə (şam ağacı, palid, göyrüş, qarağac) daxili oduncağın rəngi, üst oduncağın rəngi ilə müqayisədə daha tünd olur. Burada tilozis kəskin ifadə olunur və çoxlu sayda taninlər, qətran və rəngləyici maddələr əmələ gəlir. Nüvəyə malik olan belə növləri *nüvəli* adlandırırlar.

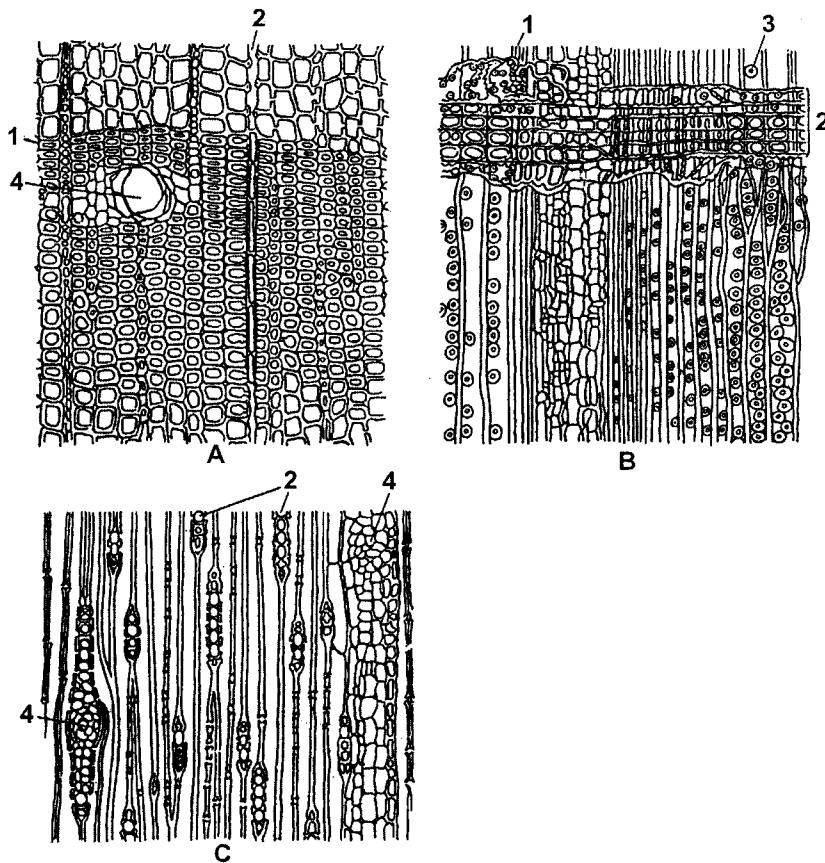
Həlqəborulu növlərdə iri borular yalnız erkən oduncaqda məskunlaşırlar, dağıniqborulu növlərdə isə onlar bütün illik qat üzrə bərabər paylanmış olurlar (şəkil 101).



Şəkil 101. Adi göyrüşün həlqəborulu (1) və qızılağacın səpəli – borulu (2) oduncağı

Oduncağın inkişafının təkamül dərəcəsi çoxsaylı əlamətlərə əsasən qiymətləndirilir. Bunlardan ən vaciblərindən biri – su borularının olub-olmamasıdır. Qıjikimilər və çilpaqtoxumlu bitkilərdə su ötürücü elementlər yalnız traxiedlərlə təmsil olunur.

Su borularından məhrum olmuş oduncağa şam ağacının oduncağı nümunə ola bilər. Onun quruluşu haqqında tam təsəvvürü üç qarşılıqlı perpendikulyar kəsiklərin müqayisəsi (şəkil 102) zamanı əldə etmək olar.



Şəkil 102. Sam ağıacı oduncağının eninə (A), uzununa radial (B) və uzununa tangental (C) kəşikləri. 1 – illik təbəqə sərhədi; 2 – şüa; 3 – haşiyələnmiş məsamə; 4 – qətran yolu.

Sam ağıacı oduncağının əsas kütləsini traxeidlər təşkil edir. Bir traxeidin uzunluğu 4 mm təşkil edir. Bu, onun qalınlığından yüz dəfə çoxdur. Traxeidlər eninə kəsikdə radial cərgələrlə yerləşiblər. Hər bir cərgə bir kambi hüceyrəsindən yaranmışdır. Yaz oduncağı genişbosluqlu nazikdivarlı traxeidlərdən təşkil olunur. Sonuncuların radial divarlarında yaxşı görünən məsamələri vardır. Bu traxeidlər əsasən su ötürücü funksiyani yerinə yetirirlər.

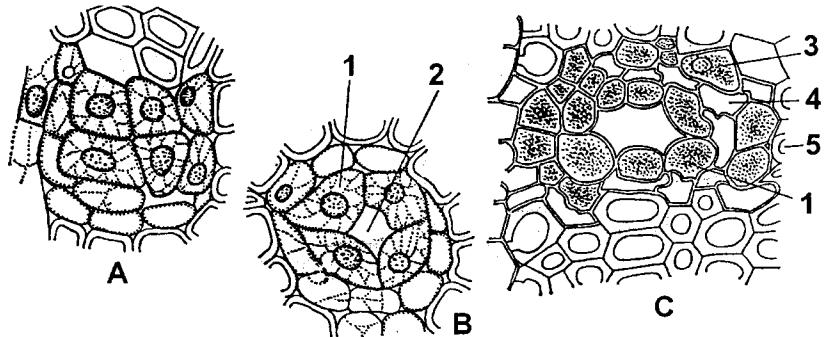
Yay oduncağında traxeidlərin quruluşu fərqlidir. Onlar qalın divarlara və ensiz boşluqlara malikdirlər və əsasən mexaniki funksiyani yerinə yetirirlər. Qatlar arasında kəskin sərhəd mövcuddur.

Traxeidlərin arasından şüalar keçir. Bu şüaların quruluşu radial və tangensial kəsiklərin müqayisəsi zamanı daha aydın şəkildə üzə çıxır. Hər bir şüa radial olaraq oduncaqdan başlayan və kam-bidən keçərək qabığa daxil olan bir lentdir. Oduncaq şüası iki növ hüceyrəldən təşkil olunur. Şüanın yuxarı və aşağı qatları radial istiqamətdə şüa boyunca uzanmış ölü hüceyrəldən ibarətdir. Onların divarlarında haşiyələnmış kiçik məsamələr görünür. Bu hüceyrələri şüa traxeidləri adlandırırlar. Onların başlıca funksiyası radial istiqamətdə suyun ötürülməsindən ibarətdir. Şüa traxeidləri arasında yerləşmiş şüa hüceyrələri canlı olaraq qalır. Onlarda protoplazmaları və ehtiyat maddələrini görmək mümkündür.

Şam ağacının oduncağında həm şaquli, həm də radial (üfqı) keçən qətran yolları vardır. Onun boşluğu epitel hüceyrələri ilə əhatə olunub, ətrafında ölmüş nazikdivarlı, deformasiyaya uğramış elementlər və kifayət qədər zəngin canlı parenxima yerləşir (şəkil 103).

Üfqı qətran yolları xüsusi çoxcərgəli şüaların tərkibində yerləşirlər və şaquli yollarla əlaqə yaratmaqla əlaqə sistemini əmələ gətirirlər. Qətran yollarının epitelisi onları əhatə edən parenxima vasitəsilə şüalar sistemi ilə əlaqəlidir. Epitelinin canlı hüceyrələri terpentin sintez edərək onu qətran yolunun boşluğununa ifraz edirlər. Gövdə zədələndikdə terpentin xaricə axır, onun uçucu fraksiyaları buxarlanır, qalan fraksiyalar isə bərkiyərək yaranı örtür.

Şam ağacı oduncağının su borularından məhrum olmasına (qeyd: bu səbəbdən də su borularına malik olan örtülütoxumlu bitkilərin oduncağı ilə müqayisədə daha sadədir) baxmayaraq, burada yüksək ixtisaslaşma əlamətləri – traxeidlərin suötürüçü və mexaniki elementlərə diferensiasiyası, traxeidlərdə mürəkkəb quruluşlu məsamələrin, inkişaf etmiş qətrandaşıyıcı sistemin, şüalarda iki cür hüceyrələnin mövcudluğu müşahidə oluna bilir. Bu söylənilənlər onu göstərir ki, iynəyarpaqlıların təkamülü örtülütoxumluların təkamülündən asılı olmayan xüsusi yol ilə getmişdir.



Şəkil 103. Şamağacı oduncağında qətran yolu. A-C – epiteli (1) ilə əhatə olunmuş hüceyrəarası boşluğun (2) yaranmasının ardıcıl mərhələləri; 3 – canlı parenxim hüceyrələri, 4 – nazikqılaflı, əzilmiş cansız hüceyrələr, 5 – traxeidlər.

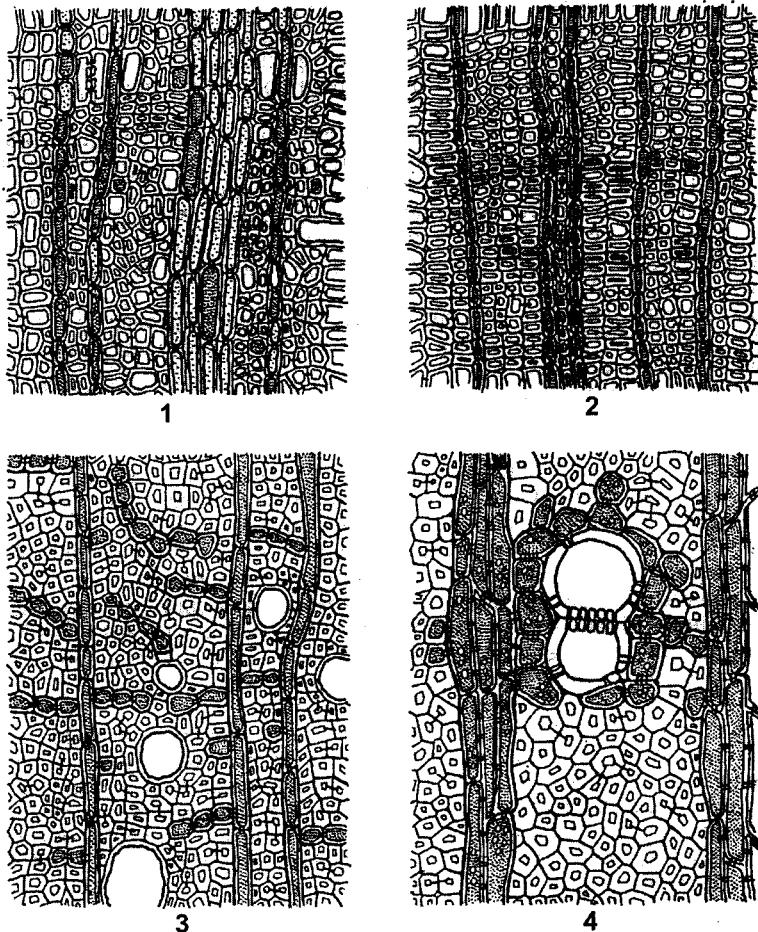
Örtülütoxumluların oduncağı üçün su borularının mövcudluğu xarakterikdir. Lakin örtülütoxumlular arasında da su borularından məhrum növlər vardır. Burada iki qrupu aydın fərqləndirmək lazımdır: 1) ilk borusuz bitkilər – onların əcdadlarında borular olmayıb; və 2) ikinci borusuz bitkilər – onların əcdadları borulara malik olsalar da, regressiv inkişaf nəticəsində (su həyat tərzinə uyğunlaşma, parazitizm) onu itirmişlər.

Əlbəttə, bu və ya digər borusuz bitkinin hansı qrupa mənsub olması sualının həlli, adətən, böyük çətinliklərlə rastlaşır. Məsələn, ağ suzanbağı, sarı suzanbağı və suzanbağı fəsiləsinə aid olan digər bitkilərin su həyat tərzinə malik olmasına baxmayaraq, ilk borusuz bitkilər qrupuna aid olduqlarını təsdiq edən tutarlı dəlilər mövcuddur.

Hal-hazırda ilk borusuz bitkilər qrupuna aid olan 5 fəsilənin 10 cinsi (drimis, bubbiya, ekzospermum, ziqqoqinum, belliolum, psevdovintera, amborella, sarkandra, tetrasentron və troxodendron) məlumdur. Bu *homoksilyarların* (yun. *homo* – eyni, *ksilon* – oduncaq) oduncağı əsasən traxeidlərdən təşkil olunub və əlamətlərinin toplumuna görə iynəyarpaqlıların oduncağından daha çox bəsitdirlər (şəkil 104, 2).

Maraqlıdır ki, adı çəkilən bitkilər vegetativ orqanların və çiçəklərin quruluşunda özünü bürüzə verən bir sıra digər bəsit əla-

mətlərə malikdirlər. Bu, fərz etməyə imkan verir ki, qeyd olunmuş növlər müasir örtülütoxumluların nəslə kəsilmiş əcdadlarına oxşardırlar. Bu ilk, borusuz örtülütoxumlu bitkilər bir neçə təkamül xəttinə başlangıç vermişlər ki, bu xətlərdə də su boruları bir-birilərindən asılı olmayaraq yaranmışlar.



Şəkil 104. Oduncaq parenximasının paylanması. 1 – diffuz; 2 – terminal; 3 – metatraxeal; 4 – vazisentrik

Bitki anatomları oduncağın canlı elementleri olan şaquli parenxima və şüaların ixtisaslaşması istiqamətlərini müəyyən ediblər. Şaquli parenximanın təkamülü onun digər elementlər arasında necə paylanması ilə ifadə olunur ki, bu da eninə kəsiklərdə çox aydın şəkildə müşahidə edilir (şəkil 104).

Nisbətən bəsit oduncaqdə şaquli parenxima su borularından asılı olmayaraq paylanmış olur (*apotraxeal* tip; yun. *apo*-müstəqil, *traxeya* – boru). O, illik artımın bütün sahəsi boyunca paylanmış (*diffuz* parenxima), artımın sonunda məskunlaşmış (*terminal* parenxima) və ya tangental zolaqlar (*metatraxeal* parenxima) törətmüş ola bilər.

Nisbətən daha çox ixtisaslaşmış parenximanın paylanması isə su borularından asılı olaraq (paratraxeal parenxima) baş verir. Əgər o, su borularını əhatə edirsə, onu *vazisentrik* adlandırırlar. Sadalanınlarla yanaşı, parenximanın paylanmasıının digər tipləri də mövcuddur.

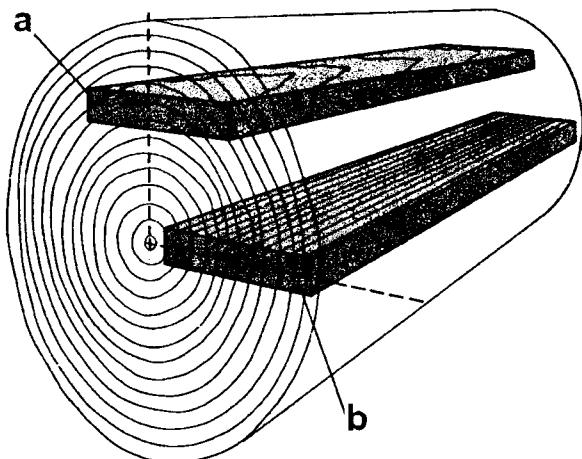
Ümumiyyətlə, örtülütoxumlu bitkilərin oduncağı, çilpaqtouxumlularının ilə müqayisədə, daha mürəkkəb və müxtəlif quruluşa malikdir. Örtülütoxumluların oduncağında çoxsaylı müxtəlif-cinsli elementlər mövcuddur və bu elementlər öz funksiyalarını daha mükəmməl formada yerinə yetirirlər. Birbaşa təcrübələr vasitəsilə müəyyən olmuşdur ki, yarpaqlı ağac növlərinin gövdəsi ilə su, iyneyarpaqlılara nisbətən, daha sürətlə qalxır.

Fərz etmək olar ki, məhz örtülütoxumluların sürətlə inkişafının və onların geniş yayılmasının səbəblərindən biri oduncağın quruluş təkamülü olmuşdur.

Coxsaylı qalındıvarlı elementlərdən təşkil olunmuş oduncaq yüksək sıxlığı və möhkəmliyi ilə fərqlənir. Davamlılıq tələb olunan sahələrdə ondan geniş istifadə edilir. Əksinə, nazikdivarlı elementlərdən təşkil olunmuş oduncaq (məs., aqcaqovaq və cökə ağacının yumşaq oduncağı) möhkəmliyə malik deyildir, lakin yaxşı emal edilir. Tozağacının oduncağı möhkəm olsa da, göbələklərin dağıcı təsirinə asanlıqla məruz qalır. Buna görə onu torpaq və atmosfer rütubətinin təsirinə məruz qalan tikililər üçün istifadə etmirlər. Küknar və şam ağacının oduncağı xalq təsərrüfatının müxtəlif sahələrində – tikintidə, mebellərin, dəmiryol şpallarının hazırlanmasında və s. geniş istifadə olunur. Bu də-

rəcədə geniş istifadə onların malik olduqları bir sıra xassələrlə: quruluşun hamarlığı, çürüməyə qarşı davamlılığı, asan emal olunmağı, eləcə də, qurudulduğda az əyilməsi ilə izah olunur.

Oduncağın dekorativ xassəlləri də onun anatomik quruluşu ilə müəyyənləşir. Mebellərin istehsalında və otaqların bəzədilməsində istifadə olunan qiymətli oduncaq gözəl təbii rəngə və xüsusi teksturaya (şüaların və illik həlqələrin kəsiyi ilə yaradılan xarakterik rəsm) malikdir (şəkil 105).



Şəkil 105. Şalbanın tangensial (a) və radial (b) istiqamətlərdə taxtalar şəklində kəsilməsi. Birinci halda illik həlqələr taxtanın enli səthinə az-çox paralel istiqamətdə, ikinci halda – demək olar ki, şaquli olaraq yerləşir

Oduncağın ləkələnməsi, cilalanması, yandırılması və azca rənglənməsi onun təbii dekorativ keyfiyyətlərini aşkarıb qüvvətləndirir.

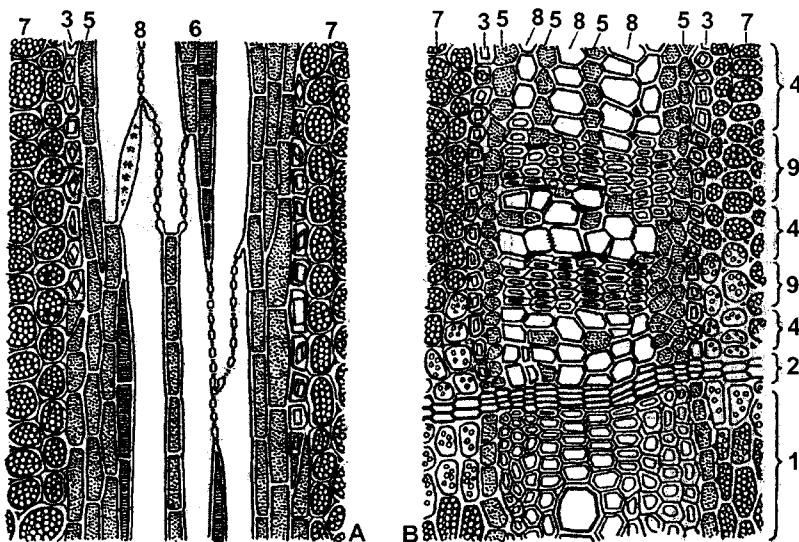
Hal-hazırda qiymətli oduncağı nazik lövhələr şəklində kəsərək, onu iynəyarpaqlı bitkilərin oduncağından hazırlanmış əsasın üzünə çəkirlər (fanerləyirlər).

Qabığın quruluşu

İkinci floema, ksilemada olduğu kimi, iki sistemin – şaquli və üfqı (radial) sistemlərin elementlərindən təşkil olunmuşdur. Şaquli sisteme əleyəbənzər elementlər, onları müşayiət edən hüceyrələr, floema parenximasının şaquli telləri və floema lifləri aiddirlər. Üfqı elementlər floema şüaları ilə təmsil olunublar.

Sadalanan əsas elementlərlə yanaşı, çox zaman adı haldə müşahidə olunmayan elementlərə də (məs. ifrazat elementlərinə və s.) rast gəlmək olar.

Floema lifləri adətən bərk floemanın ara qatları şəklində yerləşirlər ki, onların arasında və müdafiəsi altında yumşaq floemanın nazikdivarlı canlı elementləri yerləşir (şəkil 106).



Şəkil 106. Üzüm bitkisinin (*Vitis vinifera*) ikinci qabığı: A – tangential uzunu-na kəsik; A – eninə kəsik; 1 – oduncaq; 2 – kambi; 3 – kristaldaşıyıcı parenxima; 4 – yumşaq qabıq; 5 – parenxima; 6 – müşayiətedici hüceyrələr; 7 – özək şüaları; 8 – əlekvari borular; 9 – bərk qabıq

İkinci floemanın mövcudluğuna iki səbəb təsir edə bilər. Bundan birincisi ondan ibarətdir ki, oduncağın kütləsi artıqca qabıq ümumiyyətlə mərkəzdən uzaqlaşır və bu zaman iki istiqə-

mətdə baş verən deformasiyaya məruz qalır: çevrə üzrə (tangental istiqamətdə) uzanır və radial istiqamətdə sixılır.

İkinci səbəb ondan ibarətdir ki, qabığın səthində ikinci mənşəli qoruyucu toxumalar formalaşır və ikinci floema bu prosesdə iştirak edir.

Floemanın radial istiqamətdə sixılması onunla nəticələnir ki, o, (adətən birinci vegetasiya dövründən dərhal sonra) plastik maddələri ötürmək qabiliyyətini erkən itirir. Əleyəbənzər elementlər bu zaman sixılaraq məhv olurlar. Yalnız bəzi ağaclararda (məs., cökə ağacında) onlar bir neçə il ərzində fəaliyyət göstərə bilirlər. Beləliklə, qabiqda, maddələri şaquli istiqamətdə ötürən zona olduqca kiçikdir – təxminən 1 mm ölçüsündədir.

Floemanın parenxim hüceyrələrinin bir qismi qalndivarlı skle-reidlərə çevrilə bilər ki, bu da qabığın möhkəmliyini artırır.

Alt qabiq onun tangental istiqamətdə uzanmasını təmin edən qüvvələrin təsirinə başqa cür cavab verir. Qabiqda parçalanmaların qarşısını almaq üçün nazikdivarlı canlı hüceyrələrdən təşkil olunmuş bəzi sahələr, adətən birinci mənşəli şüaların parenximası xeyli dərəcədə - dilatasiyaya (lat. *dilatare* – genişləndirmək) məruz qalırlar, böyüyürlər. Belə şüalar əsasları xaricə doğru istiqamətlənmiş üçbucaq şəklində olurlar.

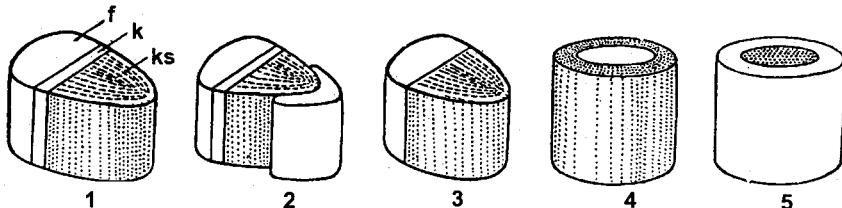
Gövdənin səthində peridermanın və qartmaq örtüyünün formalması barədə «Toxumalar» fəslində məlumat verilib. Bəzi ağac növlərində (fistiq ağacı, ağ şam ağacı) çoxillik gövdə üzərində periderma qorunub saxlanılır və gövdə hamar olaraq qalır.

Ağacların əksəriyyətində zaman keçdikcə səthi periderma ikinci floemanın dərinliyində formalasan peridermanın yeni ara qatları ilə əvəz olunur, nəticədə toxumaların *qartmaq örtük* və ya *ritidom* adlanan mürəkkəb bir kompleksi yaranır. Qartmağın yaranması həmin yerdə qatların müşahidə olunması ilə müəyyən olunur.

Birləpəli bitkilərin gövdəsinin quruluşu

Birləpəlilərin gövdələrinin anatomik quruluşunun ən xarakterik xüsusiyyətlərindən biri – ikiləpəlilərin gövdələri üçün səciyyəvi olan kambinin olmamasıdır. Yalnız bəzi birləpəli bitkilərdə zəif kambial fəaliyyət müşahidə olunur: əgər gövdə güclü ikinci qalın-

laşmaya məruz qalıbsa, bu halda o, ötürüçü topalardan kənarda yerləşən kambinin xüsusi növü hesabına baş verir. Birləpəlilər üçün prokambidən formallaşan və ikinci mənşəli toxumalardan məhrum qapalı tipli ötürüçü topalar xarakterikdir (şəkil 107).

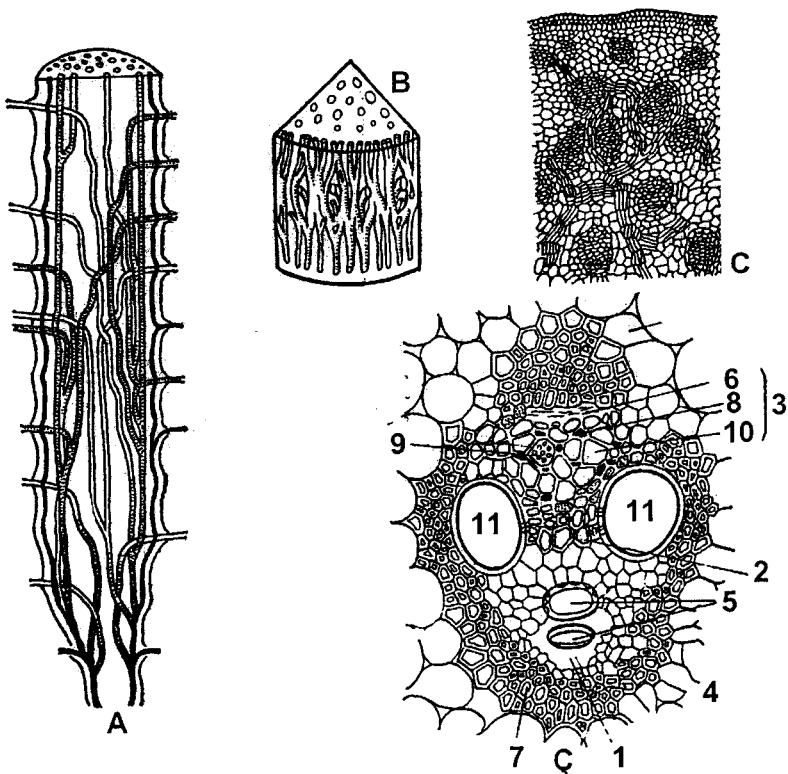


Şəkil 107. Ötürüçü topaların tipləri. 1 – açıq kollateral; 2 – açıq bikollateral (daxili floema ilə); 3 – qapalı (kambisiz) kollateral; 4, 5 – konsentrik (4 – amfivazial, 5 – amfikribral); f – floema, ks – ksilema, k – kambi.

Adətən, protofloema (o, öz fəaliyyətini çox erkən dayandırır və əzilir) və uzun müddət fəaliyyət göstərməyə qabil olan metafloema arasında sərhəd çox aydın görünür. Protoksilema uzanmaq qabiliyyətinə malik traxeal elementlərdən (həlqəvari və yaylı) təşkil olunub, və bununla da o, gecikən metaksilemadan fərqlənir. Topa, sklerenximalı qınlı tamamilə və ya qismən əhatə oluna bilər.

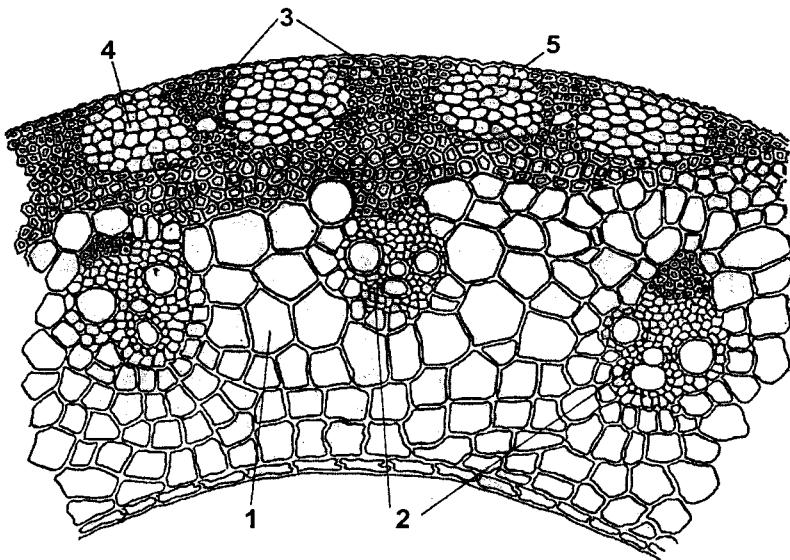
Kambial qalınlaşmanın olmaması və gövdəyə doğru yönəlmış xeyli sayda topası olan yarpaqların güclü inkişafı, topaların gövdənin bütün en kəsiyi boyunca paylanması ilə xarakterizə olunan quruluşuna səbəb olur (şəkil 108). Lakin topaların nizamsız paylanması haqda fikirlər üçün də əsas yoxdur: uzununa aparılan kəsiklərdən görünür ki, topalar gövdə boyunca müəyyən qayda ilə yerləşirlər. Gövdəyə yarpaq izlərinin tərkibində daxil olan topalar özlərini müxtəlif cür aparırlar. Onlardan bəziləri dərhal aşağıya doğru gövdə boyunca dönərək periferik topalara birləşirlər; digərləri isə bir qədər mərkəzə doğru keçib, sonra periferiyaya istiqamətlənirlər. Onların gövdə topaları ilə birləşməsi müxtəlif səviyyələrdə, lakin əsasən bugumlarda baş verir.

Nəticədə, ataktostel adlanan çox mürəkkəb bir sistem yaranır (şəkil 91,7).



Şəkil 108. Qarğıdalı gövdəsində ötürüçü topalar: A – gövdənin uzununa kəsiyinin sxemi (yarpaq izinin orta ölçülü topaları açıq, iri yan topalar nöqteli, xırda topalar nazik qara, koleoptil topaları qalın qara rənglənmişdir); B – gövdənin həcmli modeli; C – cavan gövdə bugumunun şaquli topalarla birləşən, üfqi prokambial topalarla birlükdə en kəsiyindən fragmənt; Ç – ayrıca formallaşmış topanın en kəsiyi; 1 – hava boşluğu; 2 – hidrostereidlər; 3 – metafloema; 4 – parenxima; 5 – protokksilema; 6 – protofloema; 7 – sklerenxima; 8 – müşayiətedici hüceyrələr; 9 – əlekvari lövhəcik; 10 – əlekvari boru; 11 – metaksilema.

Ataktostel modifikasiyalara uğraya bilər. Əgər gövdə hava ilə doldurulmuş geniş boşluğa malikdirsə, məs. çovdar küləşində olduğu kimi (şəkil 109), bu halda topalar periferiyada yerləşmiş olurlar. Küləşin yüksək davamlılığı sklerenximanın güclü inkişafı ilə əlaqədardır. Qabıq yeterincə inkişaf etmədikdə birləpəlilərin qabığı və steli arasında sərhədin müşahidə edilməsi də çətinləşir.



Şəkil 109. Çovdar küləşinin eninə kəsiyindən fragmənt: 1 – odunlaşmış parenxima; 2 –ötürücü topalar; 3 – sklerenxima; 4 – xlorenxima; 5 – epiderma.

Birləpəli bitkilərdə, adətən, böyümə yaxşı gedir. Bitki inkişaf etdikcə cüçərtinin apikal meristemasının ölçüləri xeyli artır və o, daha da qalın gövdə əmələ gətirir. Bu səbəbdən birləpəli bitkinin gövdəsinin əsası adətən əkskonusşəkilli formaya malikdir (şəkil 108, 1). Apikal meristema maksimal sabit ölçüyə çatdıqda, gövdə silindrik forma alır və onu uzun müddət ərzində saxlayır, bunu isə məs., palmalarda müşahidə etmək olar.

Cüçərtidə əmələ gəlmış köklər kambial qalınlaşmadan məhrum olduqları və böyük bitkinin inkişafını təmin edə bilmədikləri üçün, bir qayda olaraq, birləpəlilərin gövdələrində coxsayılı əlavə köklər əmələ gəlir (şəkil 110).

Bəzi birləpəli bitkilərdə xeyli dərəcədə ikinci qalınlaşma müşahidə olunur ki, o da bəzi hallarda çox böyük ağac gövdələrinin əmələ gəlməsinə səbəb olur (şəkil 111). Bu cür qalınlaşma drasenalarda, kordilin, aloye və digər bitkilərdə qeydə alınır. Lakin bu halda ikinci qalınlaşma orijinal (maraqlı) üsulla baş verir.



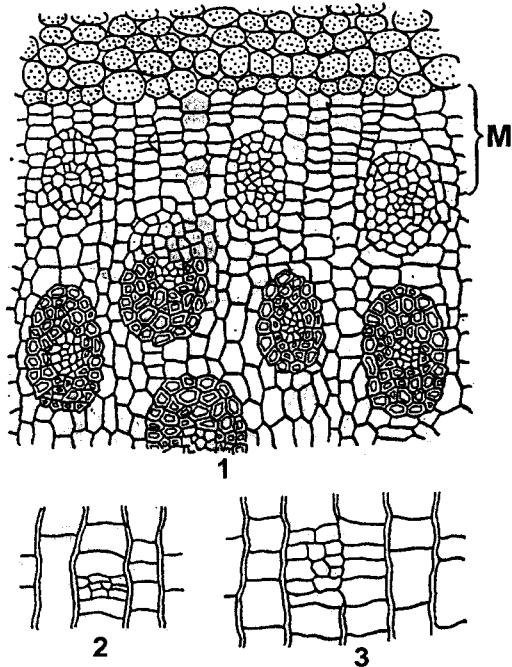
Şəkil 110. Qarğıdalı bitkisinin dayaq kökləri əlavə köklərin bir növü kimi



Şəkil 111. Drasena (Əjdaha ağacı) (*Dracaena draco*)

Gövdənin periferiyasında *qalınlaşma həlqəsi* adlanan meristem hüceyrələri zonası qorunub saxlanılır. Bu meristem hüceyrələri öz formalarına görə kambinin hüceyrələrinə bənzəsələr də, iş (fəaliyyət) prinsiplərinə görə fərqlənirlər. Onlar daxilə doğru hü-

ceyrələr əmələ gətirirlər ki, onların da eksər hissəsi sonradan əsas parenximaya çevrilir; hüceyrələrin bəziləri isə bölünərək qapalı tipli cavan topalara başlangıç verir (şəkil 112). Gövdənin xeyli dərəcədə eninə qalınlaşması ilə xarakterizə olunan iri ağaclarda meristemənun əmələ gətirdiyi hüceyrələr mantarlaşaraq və ikləpəlilərin peridermasına bənzər toxumani formalasdırı bilərlər.



Şəkil 112. Drasena (*Dracaena marginata*) bitkisi gövdəsinin ikinci qalınlaşması: 1 – qapalı tip topası olan gövdədən bir hissə; 2 və 3 – topaların formalasmasının ilkin mərhələləri; m – törəmekdə olan prokambial topalarla birlikdə meristem zonası

Birləpəli bitkilərin gövdəsinin yuxarıda təsvir olunmuş ikinci qalınlaşması təkamül prosesinin dönməzlik qanununun sübutu ola bilər: birləpəlilər, normal kambial qalınlaşmaya malik olan əcdadlardan yaranıblar; kambini itirərək, birləpəlilər artıq onu ilkin formada bərpa edə bilməmişlər.

YARPAĞIN ANATOMİYASI

Yarpağın anatomik quruluşunun ümumi cəhətləri

Yarpağın quruluşunun özəlliyi onun başlıca funksiyası olan fotosintezlə müəyyən olunur. Odur ki, xloroplastların yerləşdiyi və fotosintezin getdiyi mezofili yarpağın mühüm toxuması kimi qəbul edirlər. Digər toxumalar isə sadəcə mezofilin normal fəaliyyətini təmin edir. Yarpağı tam bir təbəqə kimi əhatə edən epiderma qaz mübadiləsi və transpirasiyani tənzimləyir. Şaxələnmiş ötürücü topa sistemi yarpağı su ilə təchiz edərək fotosintezin normal gedisi üçün mühüm olan mezofil hüceyrələrinin sulanma dərəcəsini təmin edirlər. Fasiləsiz olaraq assimilyatların sintezi üçün boş yer qazanılması məqsədilə elə bu topalarla da yarpaq mezofilində yaranmış maddələrin daşınması həyata keçir. Nəhayət, sklerenximanın müxtəlif tipləri və kollenximadan ibarət armatur toxumalar mezofilin canlı turqosent hüceyrələri və epiderma ilə birlikdə davamlı mexaniki konstruksiya yaradır. Odur ki, zərif və nazik olan yarpaqlar daha gözəl işıqlanma və qaz mübadiləsi şəraitini olan yaşama mühitində belə mövqə tuta bilirlər.

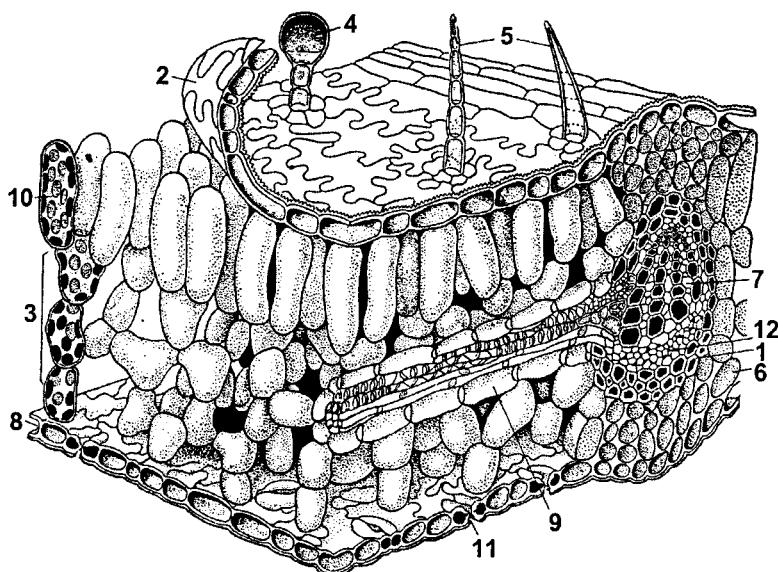
Yarpaqlar bütün digər orqanlarla müqayisədə intensiv maddələr mübadiləsinin getdiyi fotosintez və transpirasiya prosesləri sayəsində ətraf mühitlə daha çox bağlıdır. Odur ki, onun quruluşu kök və gövdələrdən daha çox mühitin dəyişkən şəraitini özündə əks etdirir. Yarpaqların xarici morfoloji müxtəlifliyi onların anatomik quruluşunun da müxtəlif olması ilə müşayiət olunur.

Epiderma

Adi assimilyasiyaedici yarpaqlarda örtük toxuma tipik quruluşa malik epiderma ilə təmsil olunub (şəkil 113).

Coxsaylı bitkilərdə onun üzərində kifayət qədər erkən, yarpağın hələ tumurcuqdaxılı inkişafı prosesində inkişaf edən *tük-cüklərə* rast gəlinir. Büyüməsi başa çatmış yarpaqlarda tükçüklər, adətən, məhv olur və yarpağın səthində isə zəif açıq rəngli tüklənmə qalır. Tüklənmə, epidermal hüceyrələrin qalınlaşmış x-

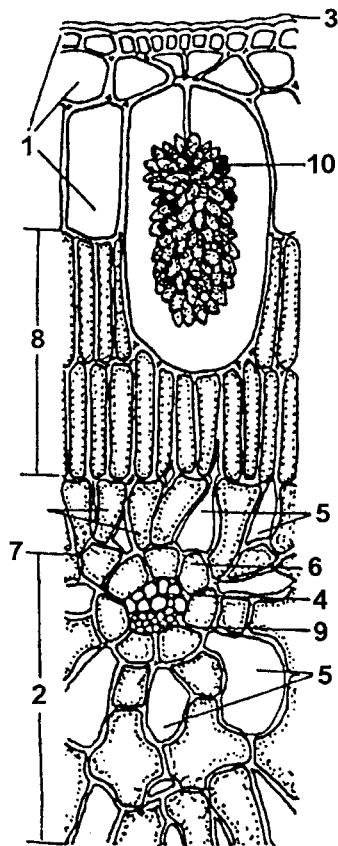
rici divarlarını örten *kutikula* və *mum təbəqəsi* ilə birlikdə, yarpaq ayasının daxili toxumalarını günəş şüaları altında həddindən artıq qızmasından qoruyaraq transpirasiyanın azalmasına yardım edir.



Şəkil 113. Yarpaq ayasının yarimsxematik hecmli təsvirindən fragmənt:
1 – liflər; 2 – üst epiderma; 3 – süngərvəri mezofil; 4 – vəzli tükcük;
5 – tükcük; 6 – kollənxima; 7 – ksilema; 8 – alt epiderma; 9 – topanın dövrələyici hüceyrələri; 10 – çəpərvəri mezofil; 11 – ağızçıq; 12 – floema

Bir qayda olaraq, epiderma bir-birinə sıx söykənmış bir qat hüceyrələrdən təşkil olunur, lakin bəzi bitkilərdə, məsələn fikus bitkisində yarpaq inkişaf etdikcə onun hüceyrələri periklinal bölünərək üç qatlı olur (Şəkil 114). Daxili qatların şəffaf hüceyrələri su ehtiyatını qoruyaraq yarpağı istilik şüalarından müdahizə edir. Epiderma kutikula təbəqəsi ilə örtülü olur. Bu kutinləşmə epiderm hüceyrəsi qılıfının xarici divarında müşahidə olunur. *Dorzoventral* (lat.*dorsum*-bel, *venter*-qarın) yarpaqda üst epiderm hüceyrələri alt epidermlə müqayisədə daha iri olurlar. Adətən epiderm hüceyrələrində xloroplast olmur. Lakin bu halda da bəzi sukkulentlər, azqatlı mezofili olan nazik yarpaq ayasına malik efemerlər istisna təşkil edir. Bir çox halda üst epidermanın hücey-

rə şirəsində yarpağın saplaq və ayasına rəng çaları verən antosian pigmenti olur (məs. baş soğanın pulcuqlarındaki çəhrayılıq, beqoniyadakı qızılımtılıq, tradeskansiyadakı yasəməni rəng).

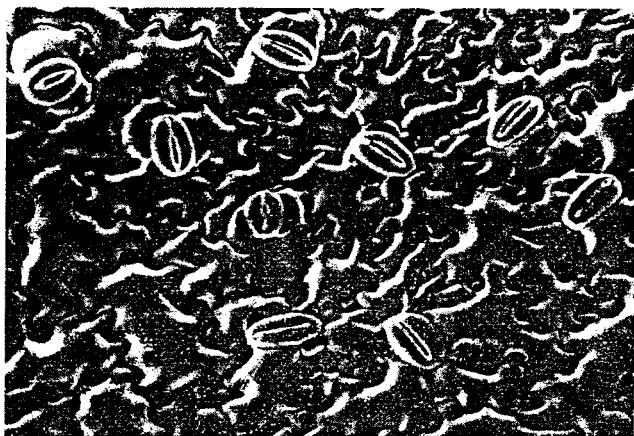


Şəkil 114. Fikus bitkisinin yarpaq ayasından fragmənt: 1 – üçqatlı üst epiderma; 2 – süngərvəri mezofil; 3 – kutikula; 4 – ksilema; 5 – hüceyrəarası boşluq; 6 – ötürürcü topaları dövrələyən hüceyrələr; 7 – toplayıcı hüceyrələr; 8 – sütunvari mezofil; 9 – floema; 10 – sistolit

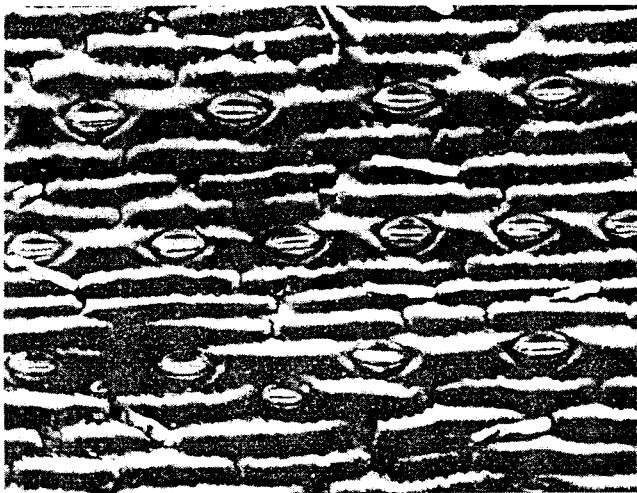
Alt epiderm hüceyrələri isə kiçik ölçülü olaraq əksər bitkilərdə girintili-çixıntılı kənarlara malikdir. Quruda yaşayan bitkilərin yarpaqlarındaki ağızçıqların böyük kütləsi alt epidermanın payına düşür.

Bir qisim bitkilərin epidermasının altında yarpağın davamlılığını artıran hüceyrə təbəqəsi yaranır. Çox zaman bu hüceyrələrin qılaşıqları qalınlaşaraq mexaniki funksiyasını yerinə yetirir. Quraqlıq yerlərdə yaşayan bitkiləri isə, əlavə olaraq, artıq buxarlanmadan mühafizə edir. Bu hüceyrə təbəqəsi *hipoderma* (*yun. hypo* – aşağı, *derma* – dəri) adlanır. Soyuq iqlim qurşağında bitən şam ağaclarının iynəyarpağında hipoderma adətən birqatlı olaraq mexaniki möhkəmlik verirsə, şamların cənub növlərinin hipoderması iki və ya üç qatlı olmaqla iynəyarpağı həmçinin quruducu istilərdən və küləklərdən də qoruyur.

Yarpaq ayasının epidermasında ağızçıqların sayı cavan yaşıl gövdənin epiderması ilə müqayisədə xeyli çox olur. Onlar ya əsas hüceyrələrlə eyni səviyyədə, ya kiçik qabarcıqlar üzərində, yəni əsas hüceyrələrə nisbətən bir qədər yüksək səviyyədə, ya da yarpaq ayası toxumasına azacıq daxil olaraq yerləşmiş olurlar. Ensiz yarpaq ayalarında ağızçıqlar uzununa cərgələr əmələ gətirirlər (116), geniş yarpaq ayalarında isə onlar adətən diffuz paylanmış olurlar, lakin bir qayda olaraq onun orta hissəsində çoxluq təşkil edirlər (115).



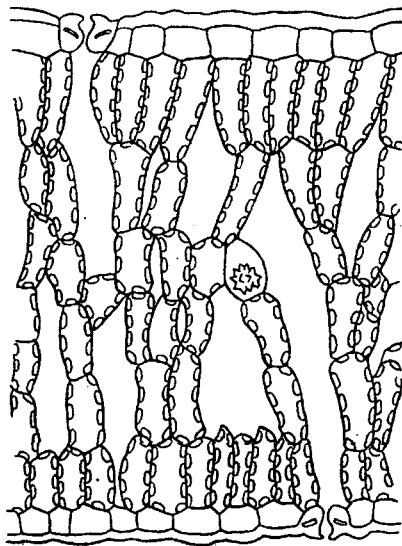
Şəkil 115. Kartof bitkisi yarpağının skanedici elektron mikroskopunda görünüşü. Ağızçıqların ikiləpəlilər üçün səciyyəvi olan nizamsız düzülüyü müşahidə olunur. Qapayıcı hüceyrələr paxlaşəkilli olub yan hüceyrələrlə əlaqəsi yoxdur



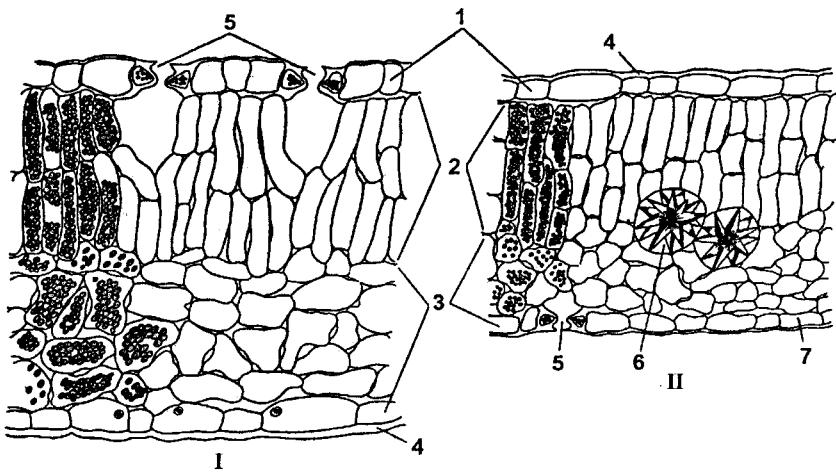
Şəkil 116. Qarğıdalu bitkisi yarpağının skanedici elektron mikroskopunda görünüşü. Ağızçıqların paralel düzülüşü birləşənlər üçün səciyyəvidir. Qarğıdalu bitkisində ağızçığın bir cüt ensiz qapayıcı hüceyrəsi hər iki tərəfində birər olmaqla yan hüceyrə ilə əlaqəlidir

Bitkinin yaşadığı şəraitində asılı olaraq ağızçıqlar yarpaq ayasının hər iki tərəfində və ya yalnız bir tərəfində yerləşə bilər. İşıqlı şəraite uyğunlaşan yarpaqlarda ağızçıqlar alt epidermada yerləşirlər ki, onlara *hipostomatik* yarpaqlar deyilir (*yun. hipo* – aşağıda, *stoma* – ağızçıq deməkdir). Lakin bəzi hallarda ağızçıqlara yarpağın hər iki tərəfində bərabər şəkildə rast gəlinir ki, bu yarpaqlar *amfistomatik* adlanır (*yun. amfi* – ətrafında, hər iki tərəf deməkdir) (Şəkil 117).

Nəhayət, *epistomatik* yarpaqlarda (*yun. epi* – yuxarıda deməkdir) ağızçıqlar yarpağın üst epidermasında yerləşir. Bu hal adətən suyun səthində üzən yarpaqlar üçün səciyyəvidir (Şəkil 118). Ağızçıqların yarpaq ayasının bu və digər tərəfində yerləşməsi bəzi bitkilərin sabit əlamətlərində sayilsa da, istisnalar da məlumdur. Məsələn, birillik plaun zoğunun əsasında epistomatik, orta hissəsində amfistomatik və hipostomatik, zoğun təpəsində isə əsasən epistomatik yarpaqlar yerləşir.



Şəkil 117. Evkalipt bitkisi yarpağının eninə kəsiyi



Şəkil 118. Suda-quruda yaşayan su qırxbuğumu bitkisi yarpağının eninə kəsiyi: I – suda yaşayan bitkidən nümunə; II – quruda yaşayan bitkidən nümunə. I nümunədə yarpaqlar epistomatik olub ağızçıqlar üst epidermada, II nümunədə isə hipostomatik olub ağızçıqlar alt epidermada yerləşir. 1 – üst epiderma; 2 – çəpərvəri parenxima; 3 – süngərvəri parenxima; 4- kutikula; 5-ağızçıq; 6 -druzlar; 7-alt epiderma

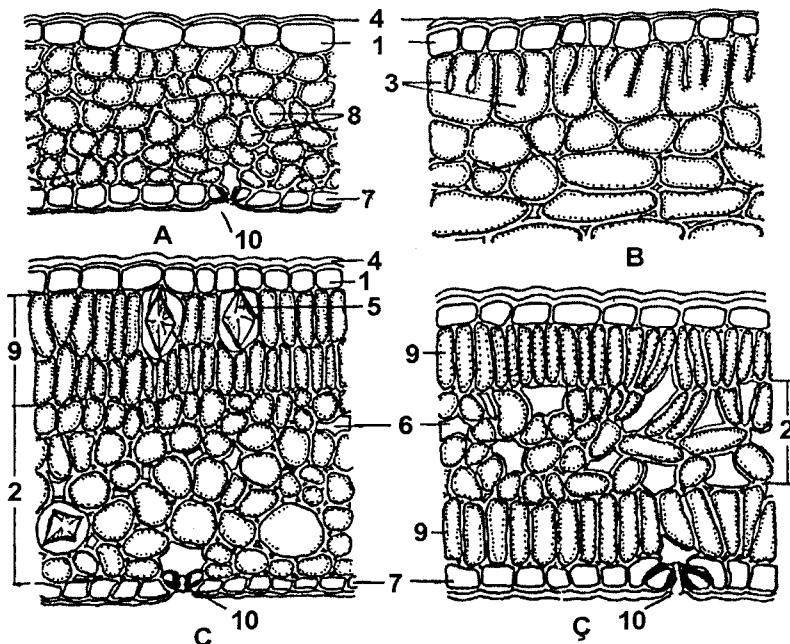
Ağızçıqların sıxlığı, yəni onların 1 mm^2 sahəyə düşən sayı geniş hüdudlarda, adətən 40-dan 300-dək dəyişə bilər. Trades-kansiyanın bəzi növlərində onların sıxlığı 1 mm^2 -də cəmi 7, limon, quşzümü və digər bitkilərdə 600-dən artıq təşkil edir. Hətta eyni cinsə mənəsub olan bitkilərdə də ağızçıqların sıxlığı xarici mühit şəraitindən, ilk növbədə havanın rütubətliyindən və işıqlanmanın intensivliyindən asılı olaraq müxtəlif ola bilir.

Çoxsaylı bitkilərin yarpaqları üzərində suyu damlalar şəklin-də ifraz edən *hidatodlara* – su ağızçıqlırına da rast gəlinir. Uzununa böyük qövsvari damarlanmaya malik yarpaqlarda ağızçıqlar damarlar arasında düzgün sıralarla yerləşirlər. Bu zaman ağızçıq dəliyi yarpağın uzunu istiqamətdə səmtləşir (taxıllar, qumotu, palma və bir çox birləpəli, həmçinin bəzi ikiləpəlilərdə olduğu kimi). Geniş və torvari damarlanmaya malik yarpaqlarda ağızçıq dəliyi çox halda müəyyən səmtləşməyə malik olmayıaraq yarpaq ayası boyunca diffuz paylanır.

Mezofil

Həcmiñə görə mezofil, yarpaq ayasının bütün digər toxumalarını üstələyir. Onlar ötürüçü topalar və mexaniki toxumalar is-tisna edildikdən sonra yarpağın alt və üst epiderması arasında qalan bütün boşluğu tutur. Forma və quruluşuna görə kifayət qədər eynicinsli olurlar. Əksər hallarda onlar, girdə və ya uzunsov olmaqla yanaşı, qilafları nazik və odunlaşmamış qalır. Protoplazma, nüvəsi və çoxsaylı xloroplastı olan sitoplazmadan ibarətdir. Hüceyrənin daxilində iri mərkəzi vakuol olur. Qijsimilərdə və əksər örtülütoxumlarda mezofil eynicinsli olub aralarında bir qayda olaraq hüceyrəarası boşluqlara malik olan bu və ya digər dərəcədə eyni parenxim hüceyrələrdən təşkil olunur. İkiləpəlilərdə mezofillin quruluşu daha müxtəlifdir. Bəzi bitkilərin (məsələn anemon, akonit, qara kəndalaş) mezofillərinin sub-epidermal qatı, xarici divarları bükkülər əmələ gətirən hüceyrələrdən təşkil olunub. Qilafların daxili səthini artırıran belə birtərəfli bükkülərə malik bu hüceyrələr *əlşəkilli hüceyrələr* adlanırlar (şəkil 119,B). Örtülütoxumluların əksəriyyəti həm morfoloji və qismən də fizioloji baxımdan fərqlənən 2 növ mezofilə diferen-

siasiya edir: a) çəpər və ya sütunvari parenxim; b) süngərvəri parenxim.



Şəkil 119. Örtülütoxumlu bitkilərin mezofilinin quruluş tipləri: A – funkiya; B – akonit; C – limon; Ç – evkalipt: 1 – üçqatlı üst epiderma; 2 – süngərvəri mezofil; 3 – ələbənzər hüceyrələr; 4 – kutikula; 5 – kalsium oksalat kristali; 6 – hüceyrəarası boşluq; 7 – alt epiderma; 8 – ilkin mezofil; 9 – sütunvari mezofil; 10 – ağızçıq

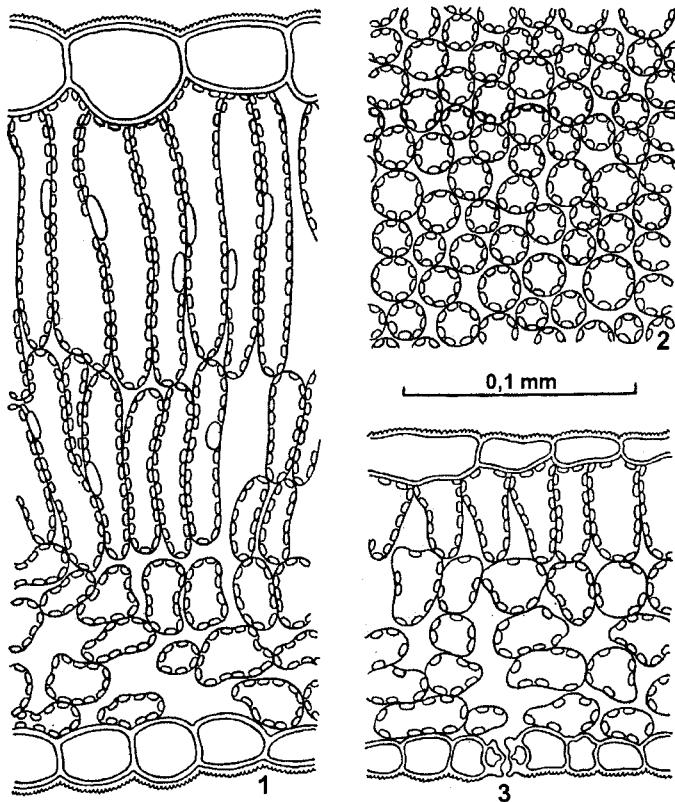
Sütunvari parenxim uzunsov *prozenxim* hüceyrələrdən təşkil olunub və burada fəal assimilyasiya prosesi gedir. Bu mezofildə hüceyrələr yarpağın səthinə şaquli uzanaraq bir və ya bir neçə qatdan ibarət olaraq yarpaq xloroplastının $3/4$ - $4/5$ hissəsinə malik olur və karbon qazının assimilyasiya edilməsində əsas işi görür. Odur ki, çəpər parenximi bilavasitə üst epidermanın altında yerləşməklə ən gözəl işiqlanma şəraitinə malik olur. Bu parenxim məhz yarpaq səthinə şaquli istiqamətdə yerləşdiyi üçün işiğ şüası, yolunda əlavə maneələrə rast gəlməyərək mezofilin dərinliklərinə asanlıqla nüfuz edə bilir. Digər parenxim qrupu isə

aralarında geniş hüceyrəarası boşluqları olan girdə hüceyrələrdən ibarət olub *süngərvari parenxim* adlanır. Süngərvari mezofildə qazlar mübadiləsi gedir. Atmosferdə səpələnmiş halda olan karbon qazı, adətən yarpağın alt epidermasında yerləşən ağızçıqlardan keçərək süngərvari parenximin geniş hüceyrəarası boşluğun-da paylanır. Bu hava boşluqları yarpaqda hava axınıni sürətləndirir (şəkil 119 C).

Fotosintez nəticəsində mezofildən ayrılan oksigen əks istiqamətdə hərəkət edərək ağızçıq vasitəsilə xaricə – atmosferə çıxır. Qaranlıqda fotosintez prosesi dayandığı zaman yenə də qazlar mübadiləsi davam edir. Yəni bu dəfə tənəffüs zamanı sadəcə karbon qazı və oksigenin hərəkət istiqaməti dəyişir. Qeyd etmək lazımdır ki, çəpər mezofildə də hüceyrəarası boşluq vardır. Bu boşluq süngərvari mezofilin hüceyrəarası boşluğunundan çox kiçik olsa da, hər bir hüceyrənin qaz mübadiləsini təmin etmək üçün əlverişlidir. Sütunvari mezofil, adətən, 1-3 hüceyrə qatından təşkil olunur, süngərvari mezofil isə həm hüceyrə qatlarının sayına, həm də ümumi qalınlığına görə onu üstələyir. Qeyd etmək lazımdır ki, sütunvari və süngərvari toxumaların mütləq qalınlığı, həmçinin onlarda hüceyrə təbəqəsinin sayı işıqlanma dərəcəsi və digər səbəblərlə əlaqədar müxtəlif olur. Hətta eyni bir nümunədə, məsələn yasəmən kolumun işıqda böyükən yarpağının sütunvari mezofili onun kölgədə böyükən yarpağınınından daha çox inkişaf edə bilər (şəkil 120).

Bu baxımdan, kölgəli meşə həyatına uyğunlaşan bitkilərin yarpaq mezofili xarakterinə görə yaxşı işıqlanması olan açıq yerdə yaşayan bitkilərinkindən daha kəskin ferqlənirlər. Əksər bitkilərin işıqda böyükən yarpaqları kölgə yarpaqları ilə müqayisədə daha xırda və qalın olurlar. Bu qalınlaşma sütunvari mezofilin güclü inkişafi ilə izah olunur. Ötürükü topalar da bu yarpaqlarda daha çox uzanır və epiderm hüceyrələrinin divarı qalınlaşır. Bundan əlavə, bu yarpaqların mezofilinin daxili səthinin yarpaq ayası sahəsinə olan nisbəti daha yüksək ədədlərlə ifadə olunur. Sütunvari və süngərvari mezofil arasında qif və ya tərs konusşəkilli *topluyıcı* hüceyrələr qatı ola bilər (bax: şəkil 114). Onların geniş xarici divarları adətən bir neçə sütunvari hüceyrə ilə, ensiz xarici divarları isə süngərvari mezofilin hüceyrələri ilə yanaşı

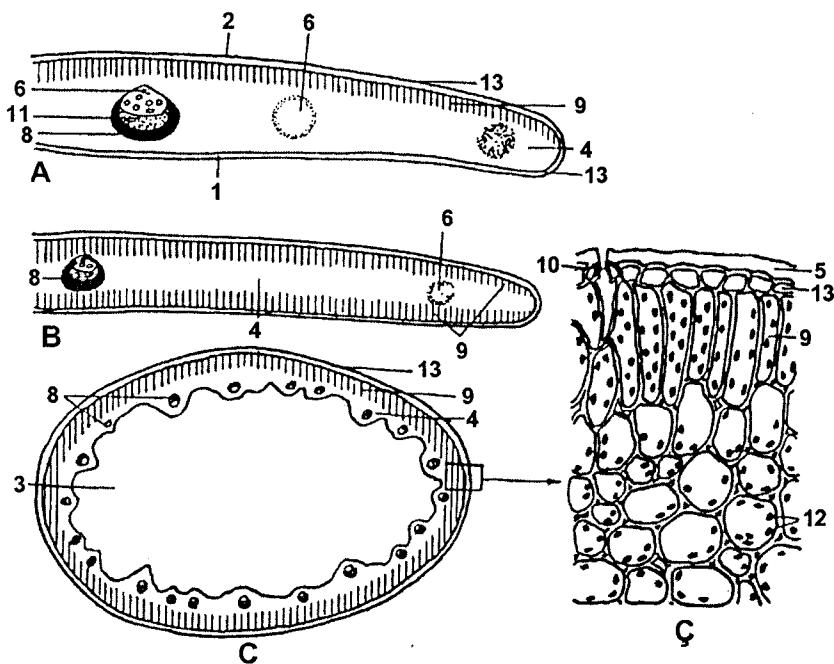
yerləşir. Toplayıcı hüceyrələr fotosintez məhsullarının sütunvari mezofildən süngərvəri mezofilə ötürülməsində iştirak edirlər. Sütunvari mezofil yaxşı işıqlanma şəraitində inkişaf edən hüceyrələr üçün xarakterikdir. Kəlgədə qalan yarpaqlarda süngərvəri mezofil üstünlük təşkil edir. Bununla əlaqədar olaraq, yarpaq ayalarının «işıqlı» və «kəlgəli» quruluşlarını ayırdı edirlər.



Şəkil 120. Yasəmən bitkisinin yarpağı: 1 – işıqda bitən yapağın en kəsiyi; 2 – epidermeye paralel olaraq sütunvari mezofildən keçən kəsik; 3 – kölgədə bitən yapağın en kəsiyi

Mezofilin quruluşu və yerləşməsinə görə yarpaq ayasının bir neçə tipini fərqləndirirlər. Onların xüsusiyyətləri yarpağın forması və günəş şüalarına doğru səmtləşməsi ilə əlaqədardır.

1. *Bifasial* (lat. *bi* – iki hissədən təşkil olunmuş və *facies* – səth) və ya *dorزوventral* (lat. *dorsum* – bel və *venter* – qarın) tip – sütunvari mezofilin yarpaq ayasının üst tərəfində yerləşməsi ilə xarakterizə olunur (şəkil 119 C; 121 A). İkiləpəli bitkilərin yarpaqları bu tipə aid edilir.



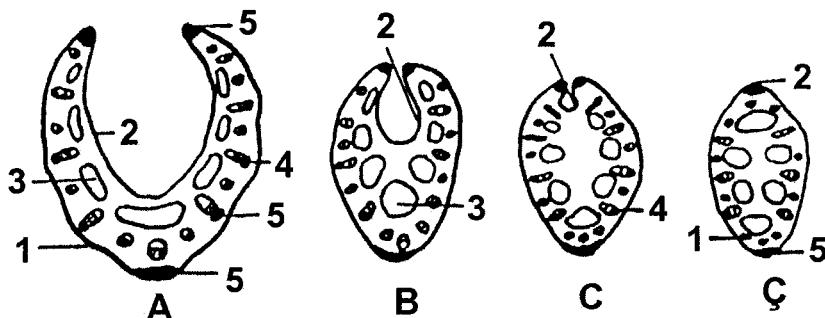
Şəkil 121. Yarpaqların en kəsiyində sütunvari mezofilin yerləşməsi: A – limonun bifasial yarpağı; B – evkaliptin ekvifasial (izolateral) yarpağı; C – soğanın unifasial yarpağı; Ç – soğan yarpağının eninə kəsiyindən fragman: 1 – yarpaq ayasının abaksial tərəfi; 2 – adaksial tərəf; 3 – hava boşluğu; 4 – süngrəvəri mezofil; 5 – kutikula; 6 – ksilema; 7 – lizigen yerliklər; 8 – ötürüçü topalar; 9 – sklerenxima; 10 – sütunvari mezofil; 11 – ağızçıq; 12 – floema; 13 – xloroplast; 14 – epiderma

2. *Invertasiya olunmuş* (lat. *inverttere* – çevirmək) *bifasial* tip - əvvəlki tipdən sütunvari mezofilin yarpaq ayasının alt hissəsində yerləşməsi ilə fərqlənir.

3. *Ekvifasial* (lat. *aequus* – bərabər və *facies* – səth) tip –

yarpaq ayasının mezofilin quruluşuna görə fərqlənməyən üst və alt tərəfləri ilə xarakterizə olunur. Bu tip həmçinin *izolateral* (yun. *isos* – bərabər, eyni və lat. *lateralis* – yan) adlanır (şəkil 119 Ç, 121 B). Ekvifasial yarpaqlar eninə kəsikdə yastılaşmış və yumrulaşmış ola bilər. Əgər yumrulaşmış yarpaqda yalnız bir ədəd ötürüçü topa varsa, yarpaq mərkəzləşdirilmiş adlanır. Ekvifasial tipə həmçinin bir çox iynəyarpaqlıların (məsələn, şam-agacı, küknar və s.) yarpaqları aid edilir (şəkil 130 B, C).

4. *Unifasial* (lat. *unus* – bir) tipi adətən bifasial yarpağın alt tərəfinin (*abaksial*) böyüməsi və yuxarı hissənin (*adaksial*) reduksiyası sayəsində əmələ gəlir. Yarpaqlar eninə kəsikdə yumru, oval (şəkil 121 C) ya da yastılaşmış ola bilər (şəkil 122). Əvvəlki tiplərdən fərqli olaraq unifasial yarpaqlarda ksilema ötürüçü topalarda daxili tərəfdə yerləşir.



Şəkil 122. Süsən bitkisinin unifasial yarpağının adaksial (üst) tərəfin reduksiyasının ardıcıl inkişaf mərhələləri: 1 – yarpağın abaksial tərəfi; 2 – adaksial tərəf; 3 – hava boşluğu; 4 – ötürüçü topalar; 5 – sklerenximə

Yarpağın sütunvari mezofil inkişaf etdiyi səthi, süngərvəri mezofilin inkişaf etdiyi əks tərəflə müqayisədə daha intensiv yaşıl rəngdə olur. Bu, mezofilin qeyd olunan tiplərində xloroplastların və deməli xlorofilin də fərqli miqdarı ilə izah olunur. Sütunvari mezofildə plastidlərin ümumi miqdarı, süngərvəri mezofilə nisbətən 2-5 dəfə çoxdur (cədvəl 1).

Cədvəl 1

Bəzi bitkilərin yarpağında sütunvari və süngərvəri mezofildə plastidlərin ümumi plastidlərlə müqayisədə %-lə miqdarı

| Bitkinin adı | Sütunvari mezofil | Süngərvəri mezofil |
|--------------|-------------------|--------------------|
| Balıca | 85 | 15 |
| Gənəgərçək | 82 | 18 |
| Kələm | 80 | 20 |
| Nastursiya | 77 | 23 |
| Günəbaxan | 73 | 27 |
| Qızçıçayı | 67 | 33 |

Sütunvari mezofilin hüceyrələrində plastidlərin yerləşməsi sutka ərzində dəyişir.

Süngərvəri mezofilin zəif fotosintetik fəaliyyəti bir çox digər funksiyaların, xüsusən də ağızçıqlarla birbaşa əlaqəsi olan hüceyrəarası boşluqların sayəsində qaz mübadiləsinin həyata keçirilməsi ilə əlaqədardır.

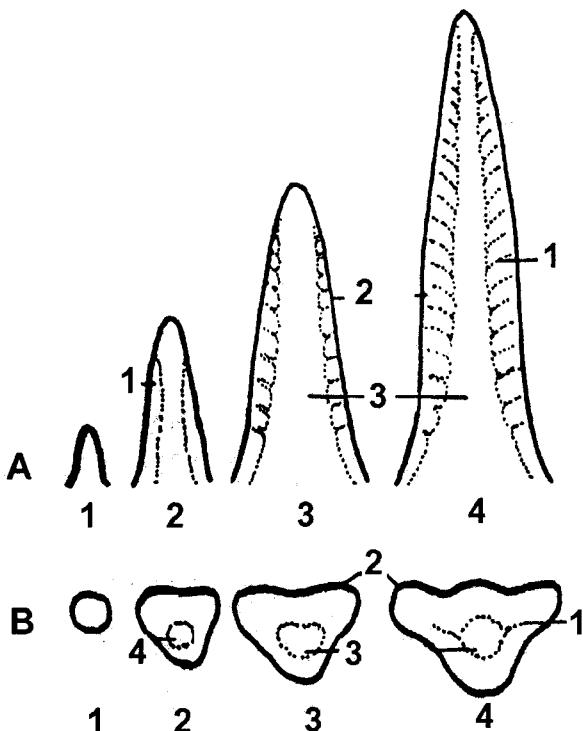
Sütunvari mezofildə kristal daşıyan hüceyrələr şəklində idioblastlara rast gəlinir. Limonda iri rombşəkilli kristallı hüceyrələr nəinki süngərvəri mezofildə, həm də sütunvari mezofildə, epidermisin altında rast gəlinir (bax: şəkil 119 C). Limonun, portağalın və evkaliptin süngərvəri mezofilində efir yağlarına malik ifrazatların lizigen yerlikləri inkişaf edir, bəzi bitkilərdə isə süd borularına rast gəlinir.

Ötürücü topaların sonluqlarının yerləşdiyi süngərvəri mezofil maddələrin nəqlində mühüm rol oynayır. Onun hüceyrələri tracheal elementlərdən fotosintez üçün lazım olan suyu özünə çəkir və əleyəbənzər elementlərin assimiliyası məhsulları ilə «yüklənməsində» iştirak edir.

Yarpaq ayasının ötürücü sistemi

Yarpaq ayasının ötürücü sistemi ilkin ksilemadan və floemadan təşkil olunmuş topalarla təmsil olunur. Əsası yarpaq rüşeyminin inkişafının ilkin mərhələsində qoyulan topalar prokambi bağlarından diferensiasiya olunaraq *akropetal*, yəni yuxarıya doğru inkişaf edə bilər (şəkil 123). Prokambinin bu bağlı və ya

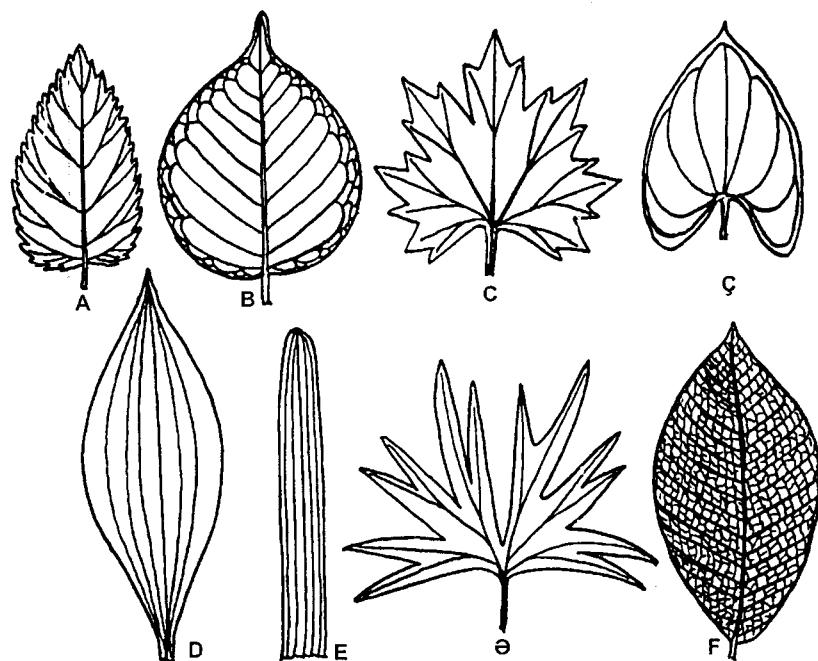
bağları bir və ya bir neçə topadan ibarət ola bilən orta damarı əmələ gətirir. Daha sonralar kənar meristemanın inkişafı prosesində gələcək orta damardan yan damarlara başlangıç verən şaxə-lənmələr əmələ gəlir və onlar da akropetal istiqamətdə inkişaf edirlər. Orta və yan damarlar arasındaki nisbət, onların topoqrafik xüsusiyyətləri və onlar arasında yaranan əlaqənin xarakteri damarlanmanın müxtəlif növlərini əmələ gətirir. Bu da öz növbəsində bitkinin əhəmiyyətli diaqnostik əlamətini təşkil edilir.



Şəkil 123. Yarpaq rüseyiminin uzununa (A) və eninə (B) inkişafının ardıcıl mərhələləri: 1 – yan damarlar; 2 – kənar meristema; 3 – orta damar sahəsi; 4 – prokambi

Damarlanmanın iki əsas növünü – *açıq* və *qapalı* növlərini ayırd edirlər. Birinci halda damarlar və ya ötürücü topalar bir-birləri ilə əlaqəli deyillər və yarpaq ayasının kənarı yaxınlığında

kor qurtarırlar. Açıq damarlanmanın klassik misalı müasir qızılarda və həmçinin çilpaqtoxumlulardan ikişərli qinkqo bitkisində rast gəlinən çəngəlvari və ya dixotomik damarlanmadır. Dixotomik damarlanmada baş damar nəzərə çarpmir (şəkil 124, Θ).



Şəkil 124. Yarpaq damarlanmasıının növləri: A;B;F – lələkvəri; C; Ç – barmaqvari; D – qövsvari; E – paralel; Θ – çəngəlvari

Qapalı damarlanma yan damarlar arasında anastomozların mövcudluğu ilə xarakterizə olunur və burada onlar şaxələnərək 2-ci, 3-cü və s. dərəcəli damarları əmələ gətirə bilərlər. Qapalı damarlanma növü də baş və yan damarlar arasındaki nisbətlə müəyyən olunur.

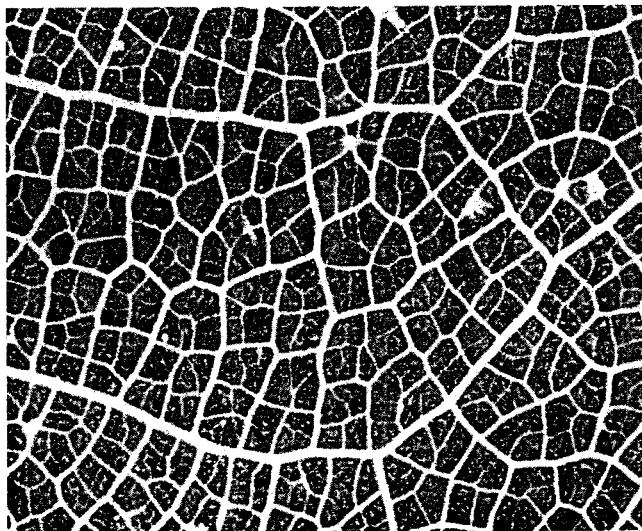
Taxılıkimilərin, qumotu bitkisinin uzunsov yarpaqları üçün xarakterik olan *parallel damarlanma* zamanı damarların hamısı bütün yarpaq ayası boyunca inkişaf edir və bəzi yerlərdə anastomozlar əmələ gətirirlər. Damarlar yarpaq ayasının ucunda birləşirlər (şəkil 124 E).

Enli yarpaqlar üçün xarakterik sayılan qövsvari damarlanmasıının paralel damarlanmasıdan fərqi bundan ibarətdir ki, burda damalar yarpaq ayasının əsasından ucunadək qövs şəklində əyilərək uzanırlar (məsələn, bağayarpağı) (şəkil 124).

Damarlanması o zaman *lələkvari* adlanır ki, yarpaq ayasının əsasından təpəsinədək (ucunadək) inkişaf edən baş və ya orta damar yaxşı ifadə olunur və bu damardan müəyyən bucaq altında özləri də şaxələnə bilən yan damalar çıxır. Belə damarlanması palid, tozağacı, qızılıağac, ağcaqovaq və bir çox digər bitkilər üçün xarakterikdir (şəkil 124, A, B, F).

Barmaqvari damarlanması lələkvarı damarlanmasıdan baş damarın əsasından şüa şəklində çıxan bir və ya bir neçə iri yan damaların mövcudluğu ilə fərqlənir. Bu damarlanması ağcaqayın və şirpəncəsi bitkilərində müşahidə olunur (şəkil 124 C, Q).

Əgər yan damalar dəfələrlə şaxələnirsə və onların da şaxələri anastomozlarla birləşirsə, belə damarlanması *torvari* adlandırırlar (şəkil 125).



Şəkil 125. Yarpaqda torvari damarlanması

Bu halda damarların cəmi şəbəkə əmələ gətirir. Şəbəkənin hər bir gözcüyü yarpaq ayasının kiçik sahəsi olmaqla onun *areo-*

lunu təşkil edir. Bəzi bitkilərdə buraya xırda damarcığın kor qur-
taran sonluğu daxil olur (şəkil 127 A, B).

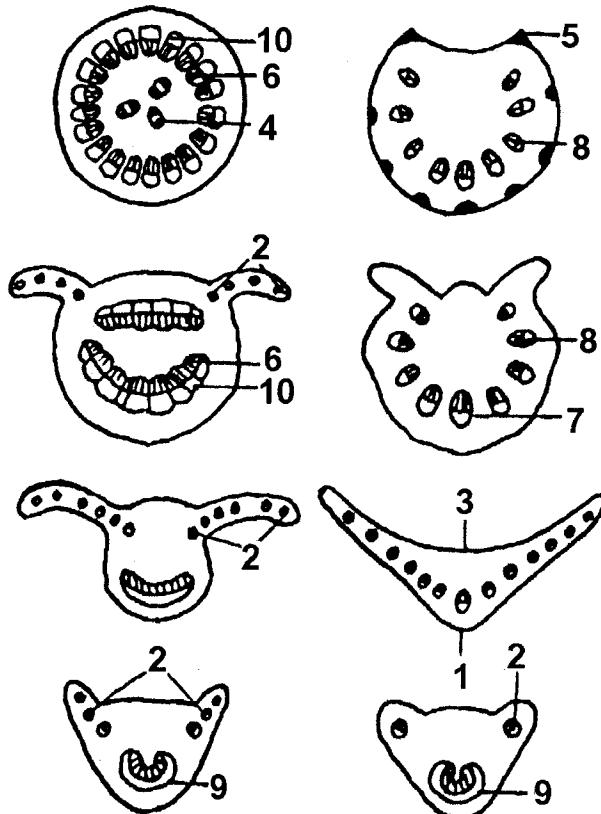
Yarpaq ayasının ötürücü sistemi saplaşın ötürücü sistemi
şəklində davam edir ki, o da öz növbəsində gövdəyə daxil olaraq
onun ötürücü sistemi ilə birləşir. Zoğun hər iki orqanının ötürücü
sistemlərinin belə ümumiliyi maddələrin aşağı və yuxarı istiqamətlərdə sərbəst nəqlini təmin edir.

Əksər toxumlu bitkilərin yarpaqlarının ötürücü topaları kolla-
teral qapalıdırular (şəkil 121). Bəzi uzunömürlü yarpaqların baş
damarının əsasında kambi yerləşir ki, o da az sayda ikinci mənşə-
li ötürücü toxumaları əmələ gətirir. Nadir hallarda örtülü toxumlu
bitkilərin yarpaqlarında bikollateral topalara rast gəlinir. Qışların
ötürücü topaları konsentrikdir.

Orta damarın topaları adətən daha iri olur. Əgər damar birto-
palıdırsa, bu halda ksilema yarpaq ayasının üst tərəfinə doğru
səmtləşmiş olur. Çoxtopalı orta damarda isə topalar həlqə şəklin-
də yerləşə bilərlər və bu zaman həlqənin aşağısında yerləşən
(abaksial) topalarda ksilema yarpaq ayasının üst tərəfinə, yuxarı
tərəfdəki (adaksial) topaların ksileması isə onun alt tərəfinə
səmtləşmiş olur. Daha kiçik yan topalarda ksilema həmişə üst
vəziyyətdə yerləşir. Bu əlamətə görə yarpaq ayasının tərəfləri
asanlıqla müəyyən oluna bilər. Saplaşın yuxarı hissəsinin ötürücü
sistemi adətən yarpaq ayasının əsasında orta damarın quruluşu ilə
oxşar olur (şəkil 126).

Bilavasitə mezofildə yerləşən ötürücü topalar birqatlı paren-
xima ilə əhatə olunurlar və bu örtüyün nazikdivarlı hüceyrələri
topa boyunca uzanmış olurlar. Ötürücü topaların sonunadək uza-
nan bu örtük sayəsində mezofil və ötürücü toxumalar arasındaki
təmas səthi xeyli artır.

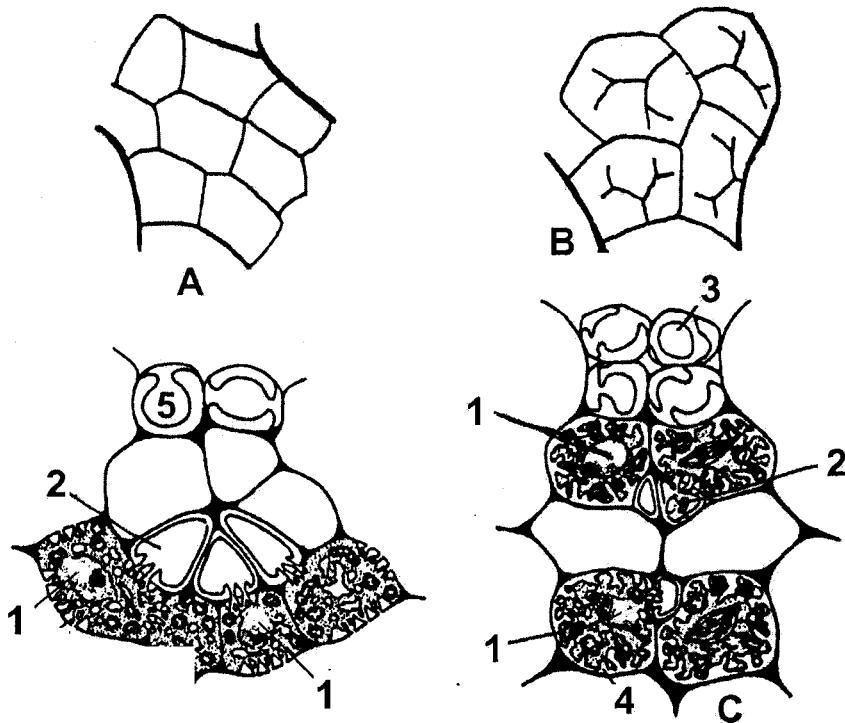
Saxələnmənin müxtəlif dərəcələrinə aid yan damarlar öz qu-
ruluşlarına görə fərqlənirlər. Bu damarların nisbətən irilərinin
quruluşu orta damarın topaları ilə oxşardır. Şaxələndikcə damar-
lardakı ötürücü toxumaların sayı azalır. Ən xırda damarlar yalnız
bir neçə traxeal və əleyəbənzər elementə, cləcə də çox iri
müşayiətçi hüceyrələrə malikdirlər (şək. 127 C, Ç). Ksilema əsa-
sən qilafları spiralvari qalınlaşmış elementlərdən təşkil olunur.
Adətən bunlar traxeidlərlə təmsil olunur. Ötürücü topanın sonuna



Şəkil 126. Müxtəlif bitkilərə aid yarpaq saplaşının en kəsiyinin quruluş sxemi: 1 – abaksial tərəf; 2 – adaksial topalar; 3 – adaksial tərəf; 4 – invertləşən ötürüçü topalar; 5 – kollenxima; 6 – ksilema; 7 – median ötürüçü topa. 8 – ötürüçü topalar; 9 – orta damar; 10 – floema

bu elementlərin sayı tədricən azalır. Lakin bəzi hallarda ksilema ötürüçü topanın ucunda ya traxeidlərin sayı və diametrinin artması hesabına, ya da burada hidrositlərin (qılıqları torşəkilli, spiralvari və ya digər formada qalınlaşmış iri parenxim hüceyrələri) yaranması sayəsində genişlənir. Xırda ötürüçü topaların floema hissəsində yerləşən və ölçülərinə görə ələyəbənzər elementlərdən xeyli iri olan müsayiətçi hüceyrələr mühüm rol oynayırlar. Fotosintez prosesinin məhsulları mezofil hüceyrələrindən müş-

yiətçi hüceyrələrə ya plazmodesmalar (şək. 127 C) vasitəsilə, ya da qılfadan keçərək (şək. 127 C) daxil olurlar. Sonuncu halda müşayiətçi hüceyrələrin divarının daxili hissəsi hüceyrənin daxili səthini artıran protuberanslar (şışcik, çıxıntı) əmələ gətirir. Quruşun aralıq tipi müşayiətçi (peyk) hüceyrələrdə həm plazmodesmaların, həm də protuberansların olması ilə xarakterizə olunur. Plazmodesmalar vasitəsilə müşayiətçi hüceyrələrə daxil olmuş suda həll olan şəkərlər əleyəbənzər elementlərə keçir və buradan da maddələrin aşağı istiqamətdə axını başlanır.



Şəkil 127. İkiləpəlilərin yarpağında xırda damar şəbəkəsi və onların sonluqlarının quruluşu: A, B – areollar; C,Ç – ağac (C) və ot (Ç) bitkisi yarpağında damar sonluqları. 1 – müşayiətedici hüceyrələr (peyk hüceyrələr); 2 – əleyəbənzər elementlər; 3 – traxeal elementlər; 4 – qılfanın protuberansi; 5 – plazmodesmlər

Yarpaq ayasının mexaniki sistemi

Bitkilərin əksəriyyətində kifayət qədər sıx və elastik şəbəkə (tor) əmələ gətirən ötürüçü topalar sistemi yarpaq ayasını küləyin, yağışın, dolunun təsiri altında parçalanmasından qoruyur. Yarpaq ayasının zədələnməsinə qarşı epiderma da müqavimət göstərir. Epidermanın mexaniki möhkəmliyi hüceyrələrin, xüsusi silə də yarpaq ayasının qıraqları ilə yerləşən hüceyrələrin, xarici divarlarının qalınlaşması ilə təmin olunur. Bəzi bitkilərdə qalın kutikulanın olması, hüceyrə qılafinın odunlaşması və onların mineral maddələrlə (məs. *siligium oksidi*, əhənglə) inkrustasiyası epidermanın dayaq funksiyasını daha da artırır.

Yarpaq ayalarında həmçinin ixtisaslaşmış mexaniki toxumaların kollenxima və sklerenxima ola bilər. Yalnız ikiləpəli bitkilərdə rast gəlinən kollenxima adətən subepidermal bağlar şəklində daha iri ötürüçü topaların və orta damarın qarşısında yerləşir. Bəzi hallarda, fikus bitkisində olduğu kimi, bu toxumanın bağları aşağı və yuxarı tərəfdən ötürüçü topalara birləşir.

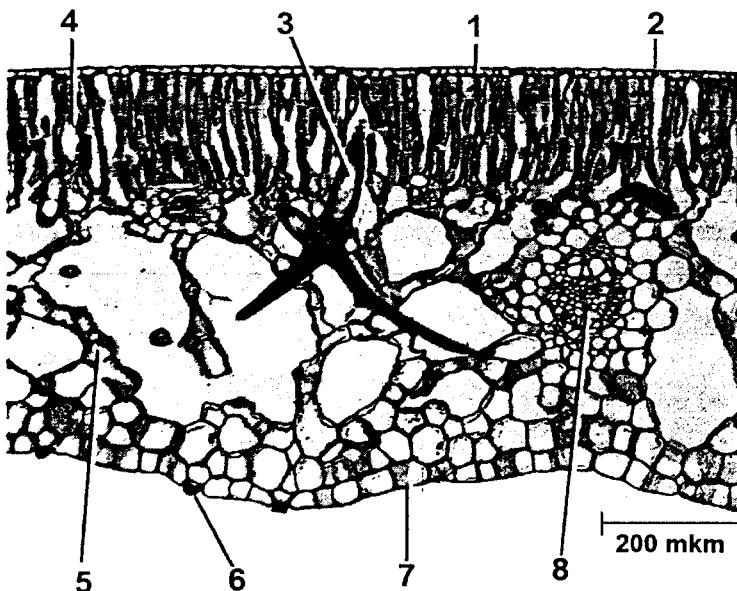
Sklerenxima da adətən iri ötürüçü topalarla təmsil olunur. Onun bağları floemanı aşağı tərəfdən qurşaq kimi əhatə edir (Şəkil 121 A, B). Bəzi hallarda o, ksilemanın üstündə də inkişaf edə bilir, bəzi birləpəlilərdə isə bütün topanı əhatə edir. Ötürüçü topaların şaxələnməsi zamanı əvvəlcə onları müşayiət edən kollenxima bağları itir, sonra isə floemanın möhkəmliyini artıran sklerenximanın bağları tədricən nazikləşir və nəhayət tamamilə yox olurlar. Xırda damarlarda mexaniki toxumalar olmur.

Süsən, zimbirtikan, yeni zellandiya kətanı kimi bəzi bitkilərdə sklerenximanın bağları yarpaq ayasının qıraqı ilə birbaşa epidermanın altında və ya bir qədər daha dərində yerləşmiş olurlar.

Yarpaqlarda həmçinin müxtəlif ölçülü və formalı sklereidlərə də rast gəlinir (Şəkil 128). Çay, kameliya bitkilərində onlar mezofildə yerləşirlər. Diş-diş, mişarkənarlı yarpaq ayalarına malik olan bitkilərdə qılafları odunlaşaraq qalınlaşmış hüceyrələr yarpaq ayasının kəsimlərinin dibində yerləşməklə onu zədələrdən qoruyur.

Yarpaq quruluşunun xüsusi tipləri

Müxtəlif bitkilərin yarpaqlarında funksional cəhətdən eyni toxumaların olması onların anatomik quruluşunun müxtəlifliyini istisna etmir. Bu mənada taxılkimilərin və bəzi çılpaqtioxumluların yarpaqlarının quruluşu maraq kəsb edir.



Şəkil 128. Ağ su zanbağı bitkisinin su üzərində üzən yarpağın en kəsiyi:
1 – üst epiderma; 2 – ağızçıq; 3 – sklereid; 4 – çəpər parenxima; 5 – süngərvari parenxima; 6 – trikom; 7 – alt epiderma; 8 – ötürürcü topa (damar)

Taxılkimilərin yarpaqları

Taxılkimilərdə yarpaq, qına malik olub orta boyunca bu və ya digər dərəcədə əyilən uzunsov zolaq şəkilli aya formasındadır. Onların alt tərəfində çıxıntılar – kılırlar əmələ gelir (şəkil 129 A), üst tərəfləri isə hamar, dalğavari ola bilir. Bəzi bitkilərdə kutikulanın üzərində yarpaqlara mavi rəng verən mum təbəqəsi vardır.

Taxılkimilərin epiderması, digər bitkilərlə müqayisədə daha

mürəkkəb quruluşa malikdir. Onun əsas hüceyrələri hesab edilən örtüçü hüceyrələrinin iki növü məlumdur: yan divarları, hamar və ya qırışq olub ayalar boyunca uzanan *uzun* hüceyrələrlə yanaşı yarpağın inkişafı zamanı uzun hüceyrələrdən ayrılmış *qısa* və ya əlavə hüceyrələr (şəkil 129 Ç, D); və armudşəkilli və ya digər formaya malik kifayət qədər iri *qovuğabənzər* hüceyrələr (şəkil 129 A, B).

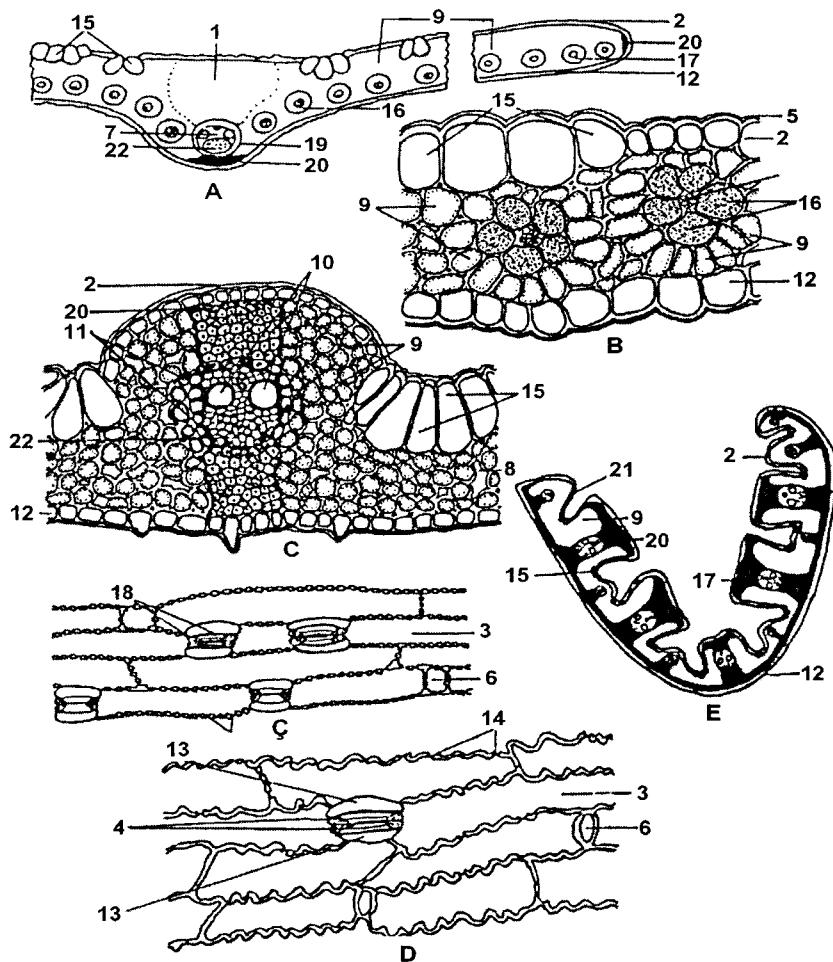
Hüceyrələrin, xüsusən də xarici hüceyrələrin, divarları silisiumla inkrustasiya olunublar («naxışlanıb»), bəzi hallarda onlar odunlaşırlar. Qısa hüceyrələr yumru, oval və ya yəhərşəkilli olur. Onlar da əksər hallarda silisiumlu cisimlərə malik olurlar. Yarpaq ayasının üst tərəfində yerləşən qovuğabənzər hüceyrələr orta damarın üzərində yerləşən uzununa liflərdə toplanırlar (şəkil 129 C). Əvvəller hesab edildirdi ki, bu hüceyrələr, bəzi taxılkimilərdə (ceyranotu, cir yulaf) olduğu kimi quru hava şəraitində yarpaq ayalarının boru şəklində burulmasına səbəb olur. Buna görə də həmin hüceyrələri *motor* və ya *hərəki hüceyrələr* adlandırıldılar (şəkil 129 E). Hərəki effekti qovuqşəkilli hüceyrələrin həcmiminin və turqorunun dəyişməsi ilə izah edirdilər: onlar azalarkən yarpaqlar büükülmüş olur, artdığı zaman isə düzəllirlər. Müasir təsəvvürlər yarpaqların bu şəkildə burulmasında mühüm rolу sklerenximanın subepidermal bağlarına ayırrı: onlar quru havada quruyaraq qısalır, qovuqşəkilli hüceyrələr isə bu prosesi sadəcə olaraq yüngülləşdirərək tənzimləyirlər.

Ağızçıqlar yarpaq ayasının uzunu boyunca uzununa cərgələrlə yerləşirlər. Ağızçıq aparatı *parasitdir* (şəkil. 129 Ç, D).

Taxılkimilərin mezofili qamış bitkisində olduğu kimi girdə, künclü, kələ-kötür və bəzi bitkilərdəki kimi azacıq qatlı hüceyrələrdən təşkil olunan bircinsli hüceyrələrdən ibarətdir. Yarpaqların damarlanması paraleldir. Topaların hamısı yarpaq ayası boyunca keçərək onun, adətən, hidatodların yerləşdiyi təpəsində (ucunda) birləşirlər. Növlərin əksəriyyəti üçün iri topalar arasında daha xırda topaların yerləşməsi xarakterikdir. Topaların hamısı qapalıdır, kollateraldır və anatomiq cəhətdən gövdə topaları ilə eynilik təşkil edir.

Dövrələyici (əhatədici) hüceyrələrin quruluşu və onlara nəzərən mezofil hüceyrələrinin yerləşməsi baxımından taxılkimilə-

rin yarpaqlarının müxtəlifliyini 2 əsas tipə: *krans* (tacşəkilli) və fotosintezin bəzi xüsusiyyətləri ilə korrelyasiya edən *adi tiplərə* aid etmək olar. Birinci tip üçün topaların iri, nazikdivarlı



Şəkil 129. Taxil yarpağının anatomik xüsusiyyəti: A,B – dari bitkisi yarpağının sxemi (A) və fragmənti (B); C,Ç – yumşaq süpürgə bitkisinin yarpaq ayasının fragmənti (C) və epidermasının quruluşu (Ç); D – qarğıdalı bitkisi yarpağının epiderması; E – ceyranotu bitkisinin yarpaq ayasının sxemi: 1 – rəngsiz toxuma; 2 – üst epiderma; 3 – uzun hüceyrələr; 4 – ağızçığın qapayıcı hüceyrələri; 5 – kutikula; 6 – qısa hüceyrələr; 7 – ksilema; 8 – hüceyrəarası; 9 – mezofil;

10 – metaksilema boruları; 11 – dövrələyici hüceyrələr; 12 – alt epiderma; 13 – ağızçıqyanı hüceyrələr; 14 – sadə məsamələr; 15 – qovuğabənzər hüceyrələr; 16 – ötürücü topaları dövrələyən parenxima; 17 – ötürücü topa; 18 – parazit ağızçıq aparatı; 19 – orta damar; 20 – sklerenxima; 21 – ağızçıq; 22 – floema

Xlorofildaşıyıcı parenxim hüceyrələrdən ibarət dövrələyici hüceyrələrin mövcudluğu və mezofil hüceyrələrinin topalar ətrafında radial yerləşməsi xarakterikdir. Yarpaqların tacşəkilli tipi qarğıdalı, dari (şəkil 129 B), qıllica üçün səciyyəvidir. Ondan fərqli olaraq, quruluşun ikinci tipi (şəkil 129 C), adı parenxim dövrələyici hüceyrələri ilə yanaşı, topa boyunca yerləşən qalınlaşmış, odunlaşmış divarlara malik dövrələyici hüceyrələrə və ya dövrələyici qına malikdir. Bu qın floema üzərində həmçinin sklerenximanın ona bitişdiyi sahələrdə qırılır.

Taxılkimilərin yarpaqlarının mexaniki sistemi, bir qayda olaraq, güclü inkişaf etmiş olur. Sklerenxima nəinki ötürücü topalarla assosiasiya olunur, o, həmçinin müstəqil bağlar şəklində yarpaq ayasının üst və alt tərəfindən, onun qıraqları ilə və ya ceyranotu (ağot) bitkisində olduğu kimi, alt səthi boyunca bütöv bağ şəklində keçə bilir (şəkil 129 E).

Sklerenxima yarpaq qınlarında daha yaxşı inkişaf edərək uzun bir sahə boyunca gövdəni tam əhatə edir. Qırtıcı bitkisinin bəzi növlərinin, xüsusilə də soğanaqlı qırtıcın qınlarında ehtiyat parenximası inkişaf edir ki, bu da nəticə etibarilə onun qalınlaşmasına gətirib çıxarır. Bəzi hallarda həmin yarpaq qınlarında, (məs. şirintum bitkisində olduğu kimi) topaların arası ilə yerləşən iri havadaşıyıcı yollar əmələ gəlir.

İynəyarpaqlı bitkilərin yarpaqları

İynəyarpaqlı bitkilərin yarpaqları iynəşəkilli (şam ağacı, küknar), bir-birinin üzərinə ~~six~~ yataraq laylar əmələ gətirən pulcuqlu (sərv ağacı, tuya) və ya geniş, lövhəşəkilli (podokarp, aqatis) ola bilir. Yarpaqlar kifayət qədər iri ola bilərlər, məs., podokarp bitkisinin yarpaqlarının uzunluğu 35 sm, eni 9 sm-ə çatır, şimali amerika bataqlıq şamağacının iynəyarpaqlarının uzunluğu 45 sm ola bilər. İynəyarpaqlı bitkilərin yarpaqları örtülütoxumlu-

ların yarpaqlarından bir və ya iki ötürüçü topadan ibarət yalnız bir orta damarın olması ilə fərqlənirlər. Yalnız araukariya, aqatis və podokarp bitkisinin bəzi növlərində bir neçə ötürüçü topa ola bilər.

İynəşəkilli yarpaqlar üçün adı şamağacının iynəşəkilli yarpağının quruluşu daha tipik hesab olunur, lakin bu da quruluş variantlarından yalnız biridir. Şamağacının bu növünün iynəşəkilli yarpaqları *braxiblastlar* adlanan qısalmış zoğlar üzərində cüt-cüt yerləşirlər. Tumurcuqda yarpaq rüşeymləri öz morfoloji üst tərəfləri ilə bir-birinə sıxlaşmışlar və eninə kəsikdə onlar yarımdairəvidirlər (şəkil 130). Yarpağın morfoloji üst və alt tərəflərini yalnız ötürüçü topalarda ksilemanın səmtləşməsinə əsasən müəyyən etmək olar. İynəşəkilli yarpaqlara malik olan küknar və sidr ağacında yarpaqlar oval-rombik və ya qeyri-düzgün kvadrat formasında olurlar (şəkil 130 C).

Epiderma yarpaq boyunca uzanmış hüceyrələrdən təşkil olunub. Növlərin əksəriyyətində onların kutikula ilə örtülmüş xarici divarları xeyli qalınlaşmış olur. Adı şamağacında, qaraşam ağacında və bu cinsin bəzi digər növlərində epidermal hüceyrələr eninə kəsikdə demək olar ki, kvadrat formaya malikdirlər, onların divarları xeyli qalınlaşmış, hüceyrə boşluğu çox kiçik olur. Məsamə kanalları hüceyrənin diaqonalı boyunca səmtləşirlər (şəkil 130 B). Ağızçıqlar yarpaq boyunca epiderma səviyyəsindən aşağıda uzununa cərgələrlə yerləşirlər. Epidermanın əsas hüceyrələrində olduğu kimi, qapayıcı hüceyrələrin divarları da odunlaşır.

Epidermanın altında, divarları bərabər şəkildə odunlaşmış hüceyrələrdən təşkil olunmuş *hipoderma* yerləşir. On qalın hipoderma şam iynəciyində inkişaf edir. Həm epiderma, həm də hipoderma yarpağın sərtliyini və davamlılığını təmin edirlər.

İynəyarpağın mezofili bircinsli olaraq əksər növlərində *qatlıdır*. Qatlılar hüceyrə divarının daxili səthində çıxıntıların törəməsi hesabına, qismən də hüceyrə boşluğununa daxil olması nəticəsində yaranır (şəkil 130 B). Digər iynəyarpaqlıların iynə yarpağında qatlılar ya ümumiyyətlə olmur və ya olmuş olsa belə, çox zəif ifadə olunur.

Sxizogen qətran yolları mezofildə ya bilavasitə hipoderma

altında və ya daha dərində yerləşirlər. Adı şamağacında onlar çoxsaylı olsa da Avropa və Sibir şamlarında bu rəqəm 2-3 arasında dəyişir. Daxildən epitelial hüceyrələrlə örtülmüş qətran yolu, qalındıvarlı, lakin odunlaşmamış liflərdən ibarət örtüyü malikdir. Küknarın iynəyarpaqlarında qətran yollarının sayı çox azdır (şəkil 130 C), bəzi hallarda isə, sidr ağacında olduğu kimi, ümumiyyətlə yoxdur.

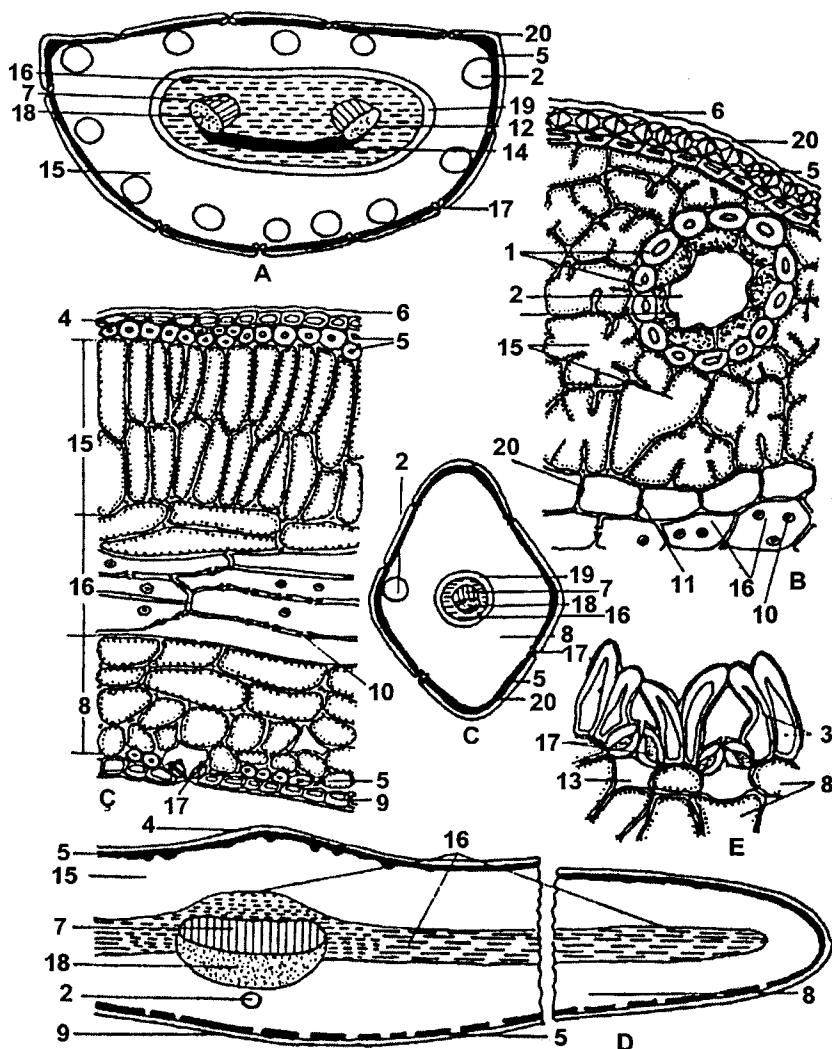
İynəyarpağın, mezofildən endoderma qatı ilə (bu qat Kaspari qurşağına malik hüceyrələrdən təşkil olunub) təcrid olunmuş mərkəzi hissəsində 1 (Sibir şamağacı, Avropa şamağacı) və ya 2 (adi şamağacı, qaraşam) kollateral topadan ibarət ötürüçü sistem yerləşir. Adı şamağacında topalar arasında floema səviyyəsində sklerenximanın bağları yerləşir (şəkil 130). Topalar və endoderma arasında qalan boşluq maddələrin ötürülməsində iştirak edən *transfuzion toxuma* ilə tutulur.

Yastılaşmış ayası olan yarpaqların üst tərəfində çəpər mezofilə, bəzən qaraçöhrə və podokarp bitkilərində olduğu kimi süngərvəri mezofilə də diferensiasiya meyli müşahidə olunur (şəkil 130 Ç,D).

Epidermanın əsas hüceyrələri bu toxuma üçün tipik olan qu-ruluşa malikdirlər, yasti yarpaqlar adətən *hipostomatikdirlər*. Yapon çətirli şamağacında ağızçıqları əhatə edən epidermal hüceyrələr xeyli uzunsov olurlar. Bu hüceyrələrin yuxarı uclarının birləşməsi nəticəsində yaranan boşluğun dibində ağızçıqlar yerləşir (şəkil 130 E). İynəyarpaqların yarpaqlarında hipoderma ya qaraçöhrədə olduğu kimi ümumiyyətlə olmur, ya da odunlaşmış qıla-fa malik liflərdən ibarət qırıq-qırıq və yaxud bütöv qatla təmsil olunur (şəkil 130 Ç,D).

Yasti yarpaqlarda qətran yollarının sayı adətən az olur, bəzi hallarda onlar topanın floema hissəsində formalasırlar və onların ətrafında mexaniki örtük inkişaf etmir. Qaraçöhrədə isə qətran yolları olmur.

Ötürüçü kollateral topalar endoderma ilə əhatə olunur. Bəzi hallarda isə orada endoderma ümumiyyətlə mövcud olmur. *Transfuzion toxuma* hər zaman müşahidə olunur. Podokarp bitkisində o, ötürüçü topadan başlayaraq yarpağın qırığınadək uzanan 2 bağ ilə təmsil olunur.



12 – ötürüçü topalar; 13 – ağızçıqaltı boşluq; 14 – sklerenxima; 15 – sütunvari mezofil; 16 – transfuzion toxuma; 17 – ağızçıq; 18 – floema; 19 – endoderma; 20 – epiteli hüceyrələri

Katafillər

Təsvirinə hər zaman geniş yer verilən orta yarpaqlarla yanaşı *katafil* adlanan yarpaqlar da mövcuddur.

Katafillərin inkişafı böyümə konusuna aid xarici qatların periklinal şəkildə bölünməsilə başlayır. Vegetativ yarpaqlardan fərqli olaraq katafillərdə marginal (yarpaq primordilərinin qıraqı boyunca yerləşib yarpaq ayasını formalaşdırın) meristema daha aktiv fəaliyyət göstərir və yarpaq pulcuq xarakterini daşıyır. Katafilin toxumaları vegetativ yarpaqla müqayisədə daha sürətlə diferensiasiya olunur ki, bu da onun, tumurcuqda yerləşmiş olan cavan yarpaq rüşeymlərini mühafizə etməsi funksiyasına tam cavab verir.

Katafillər adətən eynicinsli mezofilə və topalararası anastomoz yaranmadığına görə zəif inkişaf etmiş açıq tipli ötürüçü sistemə malik olurlar. Yalnız bəzi bitkilərdə liflərlə təmsil olunmuş sklerenximaya və ya sklereidlərə (kameliya, fistiq, palıd ağacı, qovaq) rast gəlinir. Ağızçıq ya olmur və ya azsaylıdır. Əksər hallarda, bəzi alma növlərində və şabalıddə olduğu kimi, pulcuğun abaksial (xarici) tərəfində periderma inkişaf edir.

Tumurcuq pulcuqları ilə yanaşı, katafillərə, daxili tərəfdən ona söykənib, morfoloji cəhətdən həqiqi yarpaqlardan fərqlənən yarpaq törəmələri də aid edilir. Tumurcuq pulcuqlarından fərqli olaraq onlar periderma əmələ gətirmir.

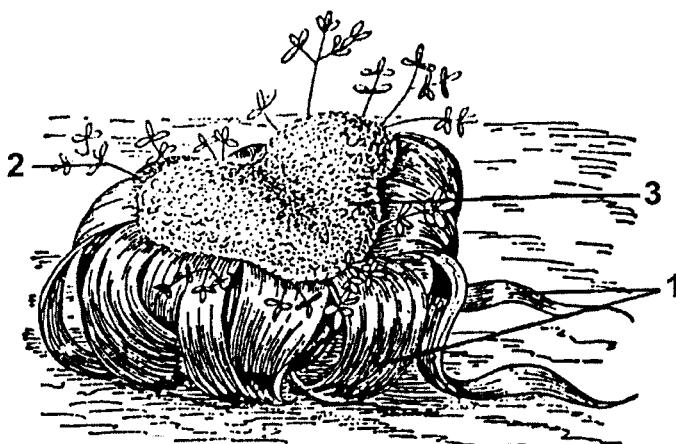
Xəzan

Yarpaqların ömrü müəyyən zamanla məhdudlaşır ki, bu müddətdən sonra onlar tökülürlər. Xəzan bitkilərin həyatında adı bir haldır. Müləyim iqlimə malik ərazilərdə yaşayan bitkilərin əksəriyyəti yarpaqlarını hər il tökürlər. Yarpaqları 3-5 il və daha çox yaşayan çılpaqtoxumlularda, eləcə də subtropik və tropik örtülütoxumlularda da xəzan baş verir, lakin yarpaqların hamısı eyni zamanda tökülmür. Bu səbəbdən həmin bitkilər ilin hər bir

fəsilində yarpaqlarla örtülmüş olurlar. Bu da onlara şamil edilən «həmişəyaşıl» bitkilər adının verilmə səbəbini izah edir. Mülayim iqlimi olan zonalarda belə bitkilərə, qaraşam və metasekvoya ağacı istisna edilməklə, iynəyarpaqlılar aid edilir.

Yarpaqların tökülməsi bitkilərin onlardan yeganə azad olma yolu deyildir. Həm birləpəli, həm də ikiləpəli otvari bitkilərdə, yerüstü zoğlar bütövlüklə quruyur. Qıjılarda və palmalarda isə ölmüş yarpaq ayları və saplaqları tədricən quruyurlar, zaman kecdikcə də onlar parcalanır və qırılırlar. Lakin onların əsasları gövdədə qalaraq özünəməxsus mexaniki qutu əmələ gətirir. Bütün ömrü boyu cəmi iki yarpağa malik olan Afrika velviçiyasında (Şəkil 131) tipik xəzan olmur. Yarpaqların ucu tədricən quruyaraq parçalansalar da, hər yarpağın əsasında yerləşən interkalyar meristema sayəsində yarpaq səthinin daima yeniləşməsi və uzanması baş verir.

Mövsümi iqlimli bölgələrdə bitən yarpaqlı ağac növlərində xəzan adətən vegetasiya dövrünün sonunda baş versə də ona hazırlıq yarpaqların tökülməsindən xeyli əvvəl başlayır.



Şəkil 131. Velviçiya bitkisinin ümumi görünüşü 1 – yarpaq; 2 – sporəmə-ləgətirici orqan; 3-gövdə

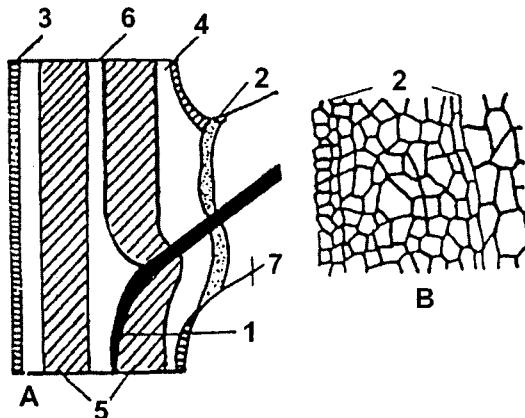
Bəzi ağac növlərində, məsələn, qızılıağacda, yasəməndə, yarpaqlar hələ yaşıl ikən tökülür. Cökədə və tozağacında yarpaq-

lar tökülməzdən əvvəl saralır, albalıda, ağcaqovaqda və ağcaqayında isə qızarır. Saralma, sarı pigment olan *karatinoidləri* gizlədən xlorofilin parçalanması, qızarma isə yay fəsilinin sonu üçün səciyyəvi olan günəşli gündüz və soyuq gecələrin bir-birini əvəzətməsi nəticəsində mezofil hüceyrələrinin vakuollarında antosian pigmentinin toplanması ilə izah olunur.

Yarpaq tökümündən əvvəl elə onların özü tərəfindən sintez edilmiş karbohidratlar, qışlayan orqanlara ötürülür, yarpaqlarda azot və fosforun miqdari azaldığı halda bitkidən kənarlaşmalı olan kükürd, xlor, kalsium və silisium kimi elementlərin miqdarı artır. Yarpaqlarda müəyyən miqdarda zülal, hemisellüloza, şəkərlər və yağlar qalır. Yarpaqların tökülməsindən və onların çürüməsindən sonra bu maddələr yenidən bitkilərin qidalanması üçün istifadə olunur.

Yarpaqların tökülməsi üçün onların anatomik quruluşunda baş verən əsas dəyişikliklər bütün bitkilərdə cinsi olsa da, bu prosesin bəzi detalları müxtəlif növlər üçün spesifik xarakter daşıyır.

Bütün hallarda saplağın əsasında *ayırıcı təbəqənin* əmələ gəlməsi yarpağın tökülməsindən əvvəl baş verir (Şəkil 132, 133).



Şəkil 132. Saplağın əsasında ayrııcı təbəqənin sxematik təsviri: A - gövdənin əsas zonasının en kəsiyində quruluşu; B - ayrııcı təbəqənin hüceyrələri: 1 - yarpaq izi; 2 - ayrııcı təbəqə; 3 - periderma; 4 - birinci qabıq; 5 - gövdənin ötürücü sistemi; 6 - özək; 7 - saplaq



Şəkil 133. Yarpaq saplaşında ayırcı təbəqə (saplaşın əsasından keçirilmiş eninə kəsik)

Adətən saplaşın bu yerində mexaniki toxumalar ya ümumiyyətlə mövcud olmur, ya da çox zəif inkişaf edirlər. Saplaş kəsən ayırcı təbəqə tərkibində nişastası olub qatı sitoplazmatik maddəyə malik nazikdivarlı xırda hüceyrələrdən təşkil olunmuş lövhə şəklindədir. Hüceyrələrin qılafları sellülozalıdır.

Ayırcı təbəqə şabalıddı, iydədə, ağcaqayında çox erkən – yarpağın hələ yaz dövründə inkişafi zamanı diferensiasiya edir. Əksər bitkilərdə isə o, yarpaq tökümündən bir neçə həftə və ya bir neçə gün əvvəl yaranır. Əvvəlcə ayırcı təbəqə birqatlı olsa da, sonra hüceyrələrin bölünməsi hesabına iki və hətta daha çox-qatlı ola bilər.

Ayırcı təbəqə ilə kəsişmə yeri yaxınlığında traxeal elementlər tillərlə, bəzi bitkilərdə isə kitrə və seliklə tutulur. Ələyəbənzər borular isə kallozdan ibarət olan qabarşəkilli cisimlərlə dolur. Ayırcı təbəqəyə aid hüceyrələrin qılafları selikləşdiyindən hüceyrələr bir-birindən aralanır. Və son olaraq yarpaq yalnız ötürücü topalar-dan asılıb qalır. Bu səbəbdən də yağış, dolu yağarkən, güclü külək əsdiyi zaman elə öz ağırlığının təsirindən yarpaq qopub düşür.

Gövdədə, yarpağın qopduğu yerdə yarpaq çapığı əmələ gəlir.

Ayırıcı təbəqəyə daxili tərəfdən bitişən hüceyrələrin qilaflarında kimyəvi dəyişiklik baş verir: onlar daxili tərəfdən suberinləşərkən xarici tərəfi liqninləşir. Bu, mühafizə qatının yaranmasına səbəb olur. Gavalı, qoz bitkisinin ayırıcı təbəqə ilə yanaşı yerləşən hüceyrələri əvvəlcədən bölünərək çoxqatlı mühafizə qatı əmələ gətirirlər. Bəzi bitkilərdə bu, yarpaq tökümunə qədər inkişaf edir. Daha sonralar, mühafizə qatının altında fellogen törəyir və periderma əmələ gəlir. Söyüddə, çinarda ayırıcı təbəqə altında fellogen törədiyi üçün mühafizə təbəqəsi yoxdur. Növbəti il yarpaq çapığını örtən periderma gövdənin periderması ilə birləşir.

Xəzan hadisəsi sayəsində bitkilər maddələr mübadiləsinin lazımsız məhsullarından azad olsalar da onun əhəmiyyəti yalnız bununla bitmir. Bitkilər yaşamaq üçün əlverişsiz sayılan dövrlərdə orqanların daxili toxumalarının həyat fəaliyyətini qoruyub saxlayaraq yaşaya bilməsini təmin edir. Qış fəslində yarpaqların qorunub saxlanması səbəbiylə fotosintez və transpirasiya üçün suyun vacibliyi son hesabda bitkinin qurumasına getirib çıxara bilərdi. Belə ki, bu fəsildə kök sistemi tərəfindən torpağın hətta ən aşağı qatlarından donmamış suyun mənimsənilməsi xeyli zəifləmiş olur. Bundan əlavə, aşağı temperatur nəticəsində hüceyrələrdə yarana bilən buz kristalları nəinki hüceyrədaxili strukturu zədələyər, hətta qılaçı belə parçalaya bilərdi. Belə ki, məlum olduğu kimi, buzun həcmi onun törədiyi suyun həcmindən daha böyükdür. Doğrudur, hüceyrədə hər zaman müəyyən miqdarda su qala bilir, lakin, aşağı temperaturun təsirinə onlar osmotik təzyiqin artması ilə reaksiya verə bilirlər ki, bu da öz növəsində suyun donmasının qarşısını alır.

Bununla əlaqədar olaraq, xəzan kimi adlandırılan yarpaq tökümü çox mühüm ekoloji əhəmiyyət kəsb edir. Bitkilər səltənətinin tarixində bu, quru və rütubətli, soyuq və isti dövrlərin növbələşməsi zamanı əlverişsiz iqlim dəyişkənliliklərindən yaranan stres hallarına uyğunlaşma kimi təzahür etmişdir. İqlimi nisbətən sabit isti və rütubətli olan zonalarda vaxtaşırı yarpaq tökümü mahiyyət etibarilə bitkilərdən lazımsız maddələrin xaric edilməsi və fotosintezedici səthin dövri olaraq yeniləşməsilə məhdudlaşır.

IV FƏSİL

BİTKİLƏRİN REPRODUKTİV ORQANLARININ ANATOMİYASI

Reproduktiv orqanlar (lat. *re* – təzələnmə, təkrarlanma və *produco* – yaradıram) dedikdə, vegetativ, qeyri-cinsiyetli və cinsiyətli yolla çoxalma proseslərini həyata keçirən müxtəlif quruluşlar nəzərdə tutulur. Ali sporlu bitkilərdə bu quruluşlar sporangi (qeyri-cinsiyətli çoxalma), qametangi (cinsiyətli çoxalma), ali toxumlu bitkilərdə isə mikro- və meqasporosit, tozcuq dənələrinin generativ hüceyrələri və yumurta hüceyrəsidir. Bunuñla belə, reproduktiv orqanlar termini daha geniş mənada işlənərək, çilpaqtoxumlarda strobillər (erkək və dişi qozalar), örtlütoxumlarda çiçək və meyvə də daxil olmaqla generativ quruluşların kompleksini ifadə edir.

ALI BİTKİLƏRİN REPRODUKTİV ORQANLARININ QURULUŞ TƏŞKİLİ

Müxtəlif toxumaların və vegetativ orqanların olması ali bitkilərin fərqləndirici xüsusiyyətlərindəndir. Ali bitkilərə xas digər xüsusiyyət isə həmişə çoxhüceyrəli cinsiyətli və cinsiyətsiz çoxalma orqanlarının olmasıdır. Sporla və toxumla çoxalmasından asılı olaraq, ali bitkilər ali sporlu və yaxud toxumlu bitkilərə aid edilirlər.

Bütün ali bitkilər üçün qanuna uyğun şəkildə bir-birini əvəz edən iki həyati faza – *qametofit* və *sporofitin* olması xasdır. Birlikdə bu fazalar ali bitkinin *həyat tsiklini* əmələ gətirir.

Cinsiyətli çoxalma orqanları əmələ gətirən bitkilər *qametofit* (yunanca *gametes* – həyat yoldaşı, *phyton* – bitki), cinsiyətsiz çoxalma orqanları əmələ gətirən bitkilər isə *sporofit* (yunanca *spora* – toxum, *phyton* – bitki) adlanır.

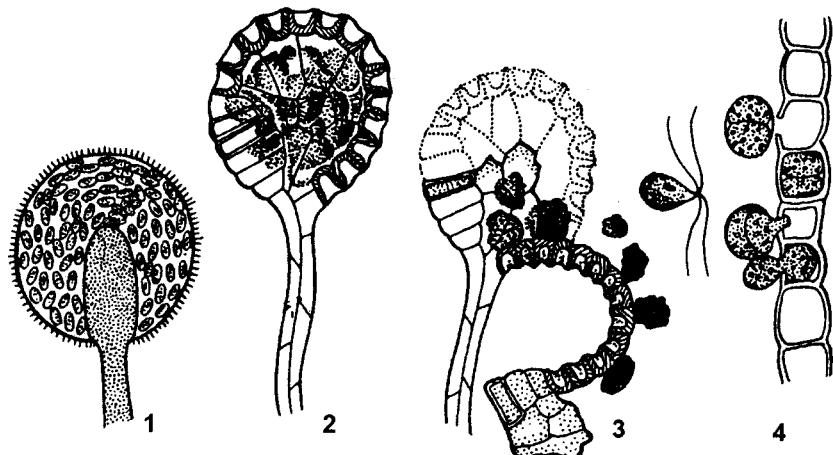
Sporofit sporyaradıcıdır, yəni spor əmələ gətirən bitkidir. O, cinsiyətsiz yolla – sporlar vasitəsilə çoxalır və diploid hüceyrələrdən təşkil olunur. Sporlar bütün ali bitkilərdə əmələ gelir, lakin onların müxtəlif bitkilərin çoxalma prosesində iştirakı eyni deyil.

Sporların quruluşu. *Spor* mitoz və ya meyoz yolla əmələ gələn, göbelək və bitkilərin çoxalmasına və yayılmasına xidmət edən ixtisaslaşmış hüceyrədir. Mitoz yolla əmələ gələn **mitosporlar** ancaq yosunlarda rast gəlinir. Ali bitkilərdə isə sporlar meyoz yolla əmələ gəlib **meyospor** adlanır. Eyni bitki üzərində meyosporlar bir (bərabərsporlular) yaxud iki tipdə ola bilər (müxtəlifsporlular). Sporlar sporofit üzərində xüsusi cinsiyətsiz çoxalma orqanı - sporangidə əmələ gəlirlər. Spor cücərərək anteridi və arxeqoniyaya malik qametofitə başlangıç verir. Psilop, qatırquyuğu, bəzi plaunlar və demək olar ki, bütün qızılıkimilər bərabərsporlulara aid edilir. Bərabərsporlularda (homosporlular) qametofit yaxşı inkişaf etmişdir. Qametofitin fotosintetik aktivliyə malik olması cinsiyyət orqanlarını üzvi maddələrlə təmin etməyə imkan verir.

Müxtəlifsporlular (heterosporlular) iki müxtəlif tipli sporangidə iki tip spor əmələ gətirirlər. Bəzi plaun və qızılıkimilər, bütün toxumlu bitkilər bu qrupa daxildir. Belə sporlar mikrospor və meqaspor, əmələ gəldikləri sporangilər isə müvafiq olaraq, mikro və meqasporangi adlanır. «Mikro» kiçik, «meqa» isə böyük mənalarını ifadə etsə də, meqasporlar mikrosporlardan böyük olmaya da bilər. Bunu, xüsusilə toxumlu bitkilərdə müşahidə etmək olar. Bununla belə, bu sporlar arasında funksional fərqlər həmişə mövcuddur. Mikrosporlardan erkək qametofit – mikro-qametofit, meqasporlardan isə dişi – meqaqametofit inkişaf edir. Müxtəlifsporlarda qametofit xeyli dərəcədə reduksiya etmiş və əsas etibarile spor kimi fəaliyyət göstərir, fotosintezə qadir olmur. Cinsiyyət orqanlarının inkişafi üçün lazımlı olan üzvi maddələr isə əvvəlcədən sporofitin hesabına sporlarda toplanır. Spor yüngül, sitoplazma ilə dolu olub, iri nüvə və proplastidə malikdir. Ehtiyat maddə yağılardır.

Yosunlarda sporangi bir hüceyrədən ibarətdir. Bu hüceyrə bölünərək sporlar əmələ gətirir. Yalnız bəzi qonur yosunlarda sporangilər çox hüceyrəli olur. Onların hər bir hüceyrəsi meyoz yolla bölünərək spor əmələ gətirir. İbtidai bitkilərin sporları, onlara suda hərəkət etməyə imkan verən qamçılara malikdir. Belə sporlar **zoospor** (yunanca *zoo* – heyvan) adlanır. Onlarda sərt polisaxarıd örtük olmur.

Ali bitkilərdə sporangilər həmişə çox hüceyrəlidir və yosunlardan fərqli olaraq, onların hüceyrələri diferensiasiya etmiş olur. Daxili fertil (latınca *fertilis* – məhsuldar) hüceyrələr sporogen toxumani - arxesporu (yunanca *arshe* - başlangıç), xarici steril (latınca *sterilis* – dölsüz) hüceyrələr arxespor toxumani ətraf mühit faktorlarından (əsasən, quraqlıqdan) mühafizə edən divar əmələ gətirirlər (Şəkil 134). Arxesporun xarici hüceyrələrindən döşəyici qat - ***tapetum*** (yunanca *tapes*-xalça, örtük) əmələ gelir. Tapetum tezliklə, yayılıraq ***periplazmodi*** əmələ gətirir. Hüceyrələrin tərkibində olan qida maddələri sporların inkişafı üçün sərf edilir.

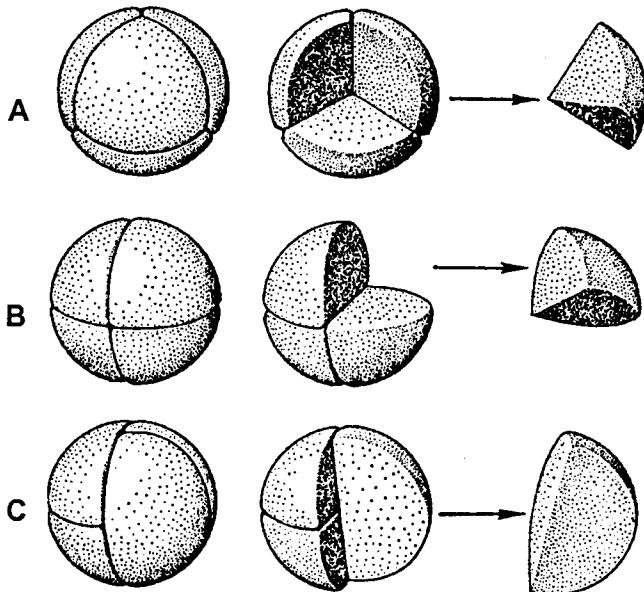


Şəkil 134. Müxtəlif bitkilərdə sporangilərin quruluşu: 1-Bir hüceyrəli sporangi (*Mucor*), 2-Qıjıda çox hüceyrəli sporangi, 3-Qıjıda açılmış sporangidən tökülen sporlar, 4-Yosunun (*Ulothrix*) zoosporangisi və zoosporları

Mamırlar istisna olmaqla, digər ali bitkilərdə sporangilər yarıpaqlar üzərində yerləşir. Spordaşıyıcı olmaqla, bu yarıpaqlar qidalanmadada da iştirak edirlər. Belə yarıpaqlar qızılars üçün səciyyəvidir. Əksər hallarda sporofitin yarıpaqları spor əmələ gətirən sporofillərə və spor əmələ gətirməyən trofotillərə (yunanca, *trophe* – qidalanma) və ya fotosintezi həyata keçirən vegetativ yarıpaqlara ayrılırlar. Formalaşmasına görə iki tip sporangi müəyyən edilir. ***leptosporangili*** (yunanca *leptos* – nazik) bitkilərdə (qızılıkların əksəriyyəti) sporangi bir hüceyrədən inkişaf edir və birqatlı divara malik olur. ***Evsporangili*** bitkilərdə (qatırquyuğu, plau-

bəzi qıjıklar və toxumlu bitkilər) çoxqatlı hüceyrə divarına malik hüceyrələr qrupu sporangiyə başlanğıc verir. Ali bitkilərin bir qismində sporangilərin birləşərək bir neçə yuvalı sinangilər (yunanca *syn* – birlikdə və *angeion* – anbar) əmələ gətirməsi müşahidə edilir. Sinangilər müasir bitkilərdən psilop, bəzi qıjıklar və toxumlu bitkilərə xasdır.

Arxespor hüceyrələrinin mitoz bölünməsi nəticəsində ana spor hüceyrəsi – sporosit əmələ gelir. Bəzi hallarda arxespor hüceyrələri birbaşa sporositlərə çevrilirlər. Sporosit meyoz yolla bölünür və spor tetradası yaranır. Ali bitki sporları həmişə haploiddir (yunanca *haploos* – tək, *eidos* – növ). Tetradalardan tetraedr, izobilateral, xaçvari və xətti formalı ola bilər (şəkil 135).



Şəkil 135. Spor tetradalarının tipləri: A-tetraedr tetradası; B-izobilateral tetrada; C-xaçvari tetrada

Tetradada toplaşmış sporlar sporosit divarından bir qədər çeki-lərək öz örtüklərini – sporodermanı əmələ gətirirlər. *Sporoderma* spirlərə məxsus örtükdür. Örtüyün tərkibi kutinəbənzər polimer – sporopollenin maddəsindən ibarətdir. Xarici örtük *ekzospor*, to-

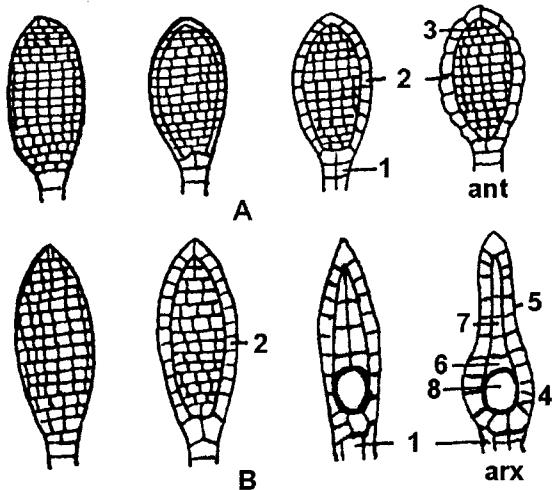
xumlu bitkilərdə isə **ekzin** adlanır. Sonradan xarici örtük ayrı-ayrı qatlara differensiasiya edə bilir. Daxili örtük xarici örtükdən xeyli sonra yaranır. Daxili örtük – sellüloza tərkibli **endospor** (toxumlu larda *intin*) spor protoplazmasına çox sıx söykənir. Sporun cürcəməsi zamanı endospor (və ya intin) xaricə çıxır. Bəzi bitkilərin sporları üçüncü örtüyə – **perispora** da (toxumlu bitkilərdə **perina**) malik olur. Üçüncü örtük ekzospordan səthində tapetum periplazmodisindən əmələ gəlir. Bu örtük ekzospordan kəskin fərqlənir və onunla çox sıx olmayaraq birləşmişdir. Ali bitkilərin sporlarında (suda yaşayan ibtidai bitkilərin sporlarından fərqli olaraq) qamçılar olmur. Onlar hərəkətsiz olduqlarından küleklə yayılırlar. Əlverişli şəraitə düşdükdə spor cürcərir və cinsiyətli nəsil, miniatür cürcəti-qametofit əmələ gətirir. Qametofit spordaşıcı ana bitkiyə-sporfite oxşamır. Qametofitin inkişafı sapşəkilli çıxıntı-filamentin əmələ gəlməsi ilə başlayır. Filament bir neçə hüceyrədən təşkil olunub. Sonra lövhəcik (gövdəsi olmayan kök - yarpaq) və yaxud çox hüceyrəli cisimcik formalaşır. Qidalanmasına görə qametofit fototrof (bu zaman onlar yaşıl rəngdə və yerüstü olurlar) yaxud mikotrof (rəngsiz və yeraltı) olub, göbələklər ilə simbioz əmələ gətirir. Su və onda həll olan mineral maddələrin udulması, rizoidlərin köməyi ilə həyata keçir.

Spordan əmələ gələn qametofit cinsiyətli hüceyrələr əmələ gətirən bitkidir.

Əksər bitkilərdə cinsiyətli hüceyrələr-ixtisaslaşmış qametlər cinsiyətli çoxalma orqanlarında – qametangilərdə formalaşır. İbtidai bitkilərdə qametanginlər də sporangilər kimi bir hüceyrədən ibarət olur. Hüceyrənin tərkibi bölünərək qametlər əmələ gətirir. Ali bitkilər və mamırkimilərdə qametangilər sporangilər kimi çox hüceyrəli olur (şəkil 136).

Erkək cinsiyətli orqan **anteridi** (yunanca *antheros* – çiçək-ləyən) və dişi – **ärxeqoniya** (yunanca *archegonos* – ilk, başlangıç, ilk mənbə) steril hüceyrələrdən əmələ gəlmiş örtüklə mühafizə olunur. Bu xüsusiyyətinə görə ali bitkilərin cinsiyət orqanları ibtidai bitkilərin – yosunların (bəzi qonur yosunlarda) çox hüceyrəli qametangilərindən (çox hüceyrəli qametanginin bütün hüceyrələri qametlərə çevrilir) fərqlənirlər. Ali bitkilərin qametangiləri qonur yosunların (məsələn, ektokarpus) çox kameralı

qametangilərindən əmələ gəlmışlər. Onların sterilləşmiş (nəsil, döl verməyən) xarici hüceyrələrindən qametanqi divarları yanmışdır. Anteridilərin daxili fertil (nəsil vermək, reproduktivlik) hüceyrələri erkək qametlər yaradan spermatozoid toxumunu əmələ gətirmişdir. Arxeqoniyalarda isə əksər hüceyrələrin sterilleşməsi və fertil hüceyrələrin bir yumurta hüceyrəsinə qədər reduksiyası getmişdir (şəkil 137).



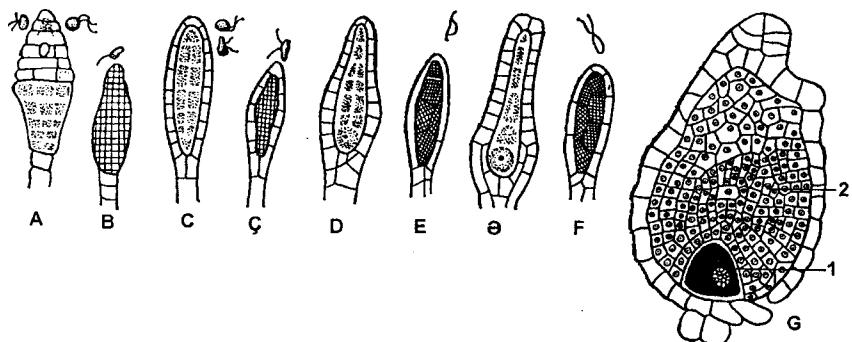
Şəkil 136. Yosunların çoxkameralı qametangilərindən ali bitkilərin anteridi və arxeqoniyalarının əmələ gəlməsini əks etdirən sxem. A. qametanginin anteridiyə çevrilməsi; 1-ayaqcıq, 2-steril divar, 3-spermatozoid toxuma; B. qametanginin arxeqoniyaya çevrilməsi; 1-ayaqcıq, 4-qarincıq, 5-boğaz hissə, 6-qarin kanal hüceyrəsi, 7-boğaz kanal hüceyrəsi, 8-yumurta hüceyrəsi

Ali bitkilərdə qametlər meyoz nəticəsində əmələ gəldiyi üçün qametofit özü də haploid hüceyrələrdən təşkil olunur.

Kisəyə bənzər anteridilərdə, spermatozoid toxumadan çoxlu miqdarda kiçik ölçülü, iki və ya çoxqamçılı, hərəkətli erkək qametlər əmələ gəlir və *spermatozoid* adlanır. Əksər çılpaqtoxumlu bitkilərin hərəkətsiz erkək qametləri isə *sperma* (yunanca *sperma* – toxum) adlanır. Spermatozoiddə iri nüvə və az miqdarda sitoplazma olur.

Anteridilər kürəvari, oval yaxud uzunsov olur. Anteridilər qametofitə ayaqcıq vasitəsilə birləşir, bəzən isə oturaq olub qame-

tangi toxumasına hopmuş olurlar. Yetişmiş spermatozoidler anteridi divarında olan yarıqdan xaric olurlar.

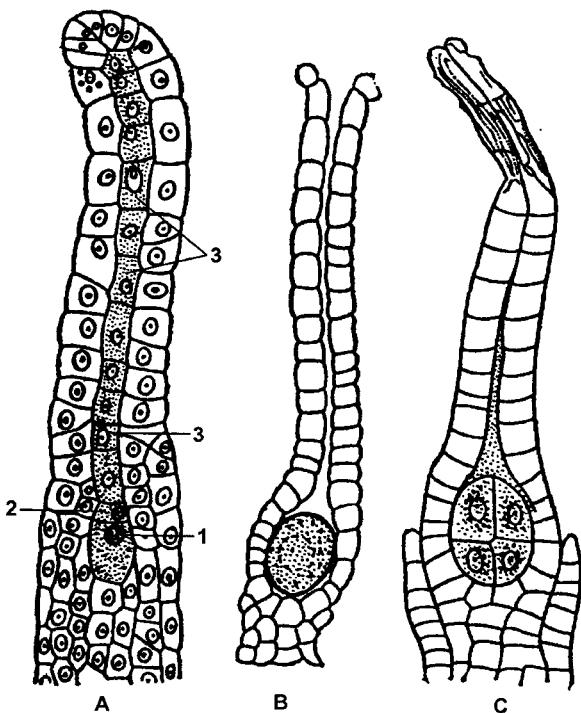


Şəkil 137. Mamırda anteridi, arxeqoniya və aralıq törəmələrin əmələ gəlməsi: A, C, D, Θ-arxeqoniyanın yaranması; B, Ç, E, F-anteridinin yaranması; G-aralıq törəmə (anteridi-arxeqoniya), 1-yumurta hüceyrəsi; 2-spermagen toxuma

Arxeqoniyalarda bir iri, hərəkətsiz **yumurta hüceyrəsi** inkişaf edir. Erkək qametlərdən fərqli olaraq, yumurta hüceyrəsi kifayət qədər ehtiyat qida maddələri ilə zəngindir.

Tipik yetişmiş arxeqoniya kolbaşəkilidir (şəkil 138). O ayaqcıq, genişlənmiş-qarincıq və dar-boğaz hissələrdən təşkil olunub. Boğaz hissə kanal hüceyrələri ilə doludur. Qarincığın çox hissəsini yumurta hüceyrəsi tutur. Yumurta hüceyrəsindən üst tərəfdə, boğaz kanal hüceyrələrinin alt tərəfində qarın kanal hüceyrələri yerləşir. Onlar yumurta hüceyrəsinin əmələ gəldiyi hüceyrədən yaranmışdır. Belə arxeqoniyalara mamırlarda rast gəlinir. Digər bitkilərdə arxeqoniyada ayaqcıq olmur. O, qametofit toxumasına hopmuş vəziyyətdə olur. Qıjikimilərdə xaricə tərəf yalnız əyilmiş boğaz çıxır. Çılpaqtoxumluların arxeqoniyaları ətraf mühitlə əlaqədə olmur.

Mayalanmadan əvvəl qarın və boğaz kanal hüceyrələri selikləşir və onların yerində seliklə dolu kanal əmələ gəlir. Boğazda girişi qapılmış divar hüceyrələri də selikləşirlər. Yağışlı havada spermatozoidlər arxeqoniyyaya doğru üzürlər. Boğazdan bu zaman spermatozoidləri cəlb edən selik və başqa maddələr çıxır. Selik



Şekil 138. A-*Anthoceros* mamırında cavan açılmamış arxeqoniya. Qarın hissədə: 1-yumurta hüceyrəsi, 2-qarın kanal hüceyrəsi. Boğaz hissə: 3-boğaz kanal hüceyrələri, onları steril (dölsüz) hüceyrələr əhatə edir; B-yetişmiş açılmış arxeqoniya. C-mayalanmış arxeqoniya (boğaz hissə solur, mayalanmış yumurta hüceyrəsi bölünmüştür)

quruduqca, erkək qametləri boğaz kanalına çəkir. Burada spermatozoidlər aktiv halda qarınçığa doğru hərəkət edir və yumurta hüceyrəsinin mayalanması baş verir. Bu zaman qametlərin sitoplazma və nüvəsi qovuşur, ziqota əmələ gəlir. Ziqota nüvəsi qamet nüvəsindən (haploid) fərqli olaraq, ikileşmiş (diploid) xromosom yığımına malik olur və qovuşan nüvelərin xromosomları öz fərdiliyini saxlayır. Ziqota nüvəsinin diploid xromosom yığımı iki genetik oxşar olmayan valideynin irsi materiallarını özündə birləşdirir. Mayalanmış yumurta hüceyrəsinin – ziqotanın inkışafı arxeqoniya daxilində gedir. Ali bitkilərdə mayalanma daxilidir. Ziqota diferensiasiya etməmiş hüceyrələr qrupuna başlangıç verir.

Bu hüceyrələr yiğimi **rüşeym** adlanır. Sərbəst həyata keçənə qədər rüşeym öz inkişafı üçün lazım olan qida maddələrini qametofitdən alır. Sonradan rüşeym sporofitə çevrilir. **Sporofit** mayalanmadan-erkək və dişi haploid qametlərin qovuşaraq, diploid ziqota əmələ gətirməsindən sonra yaranmış çox hüceyrəli rüşeymdən inkişaf edən yetkin bitkidir.

Toxumlu bitkilər

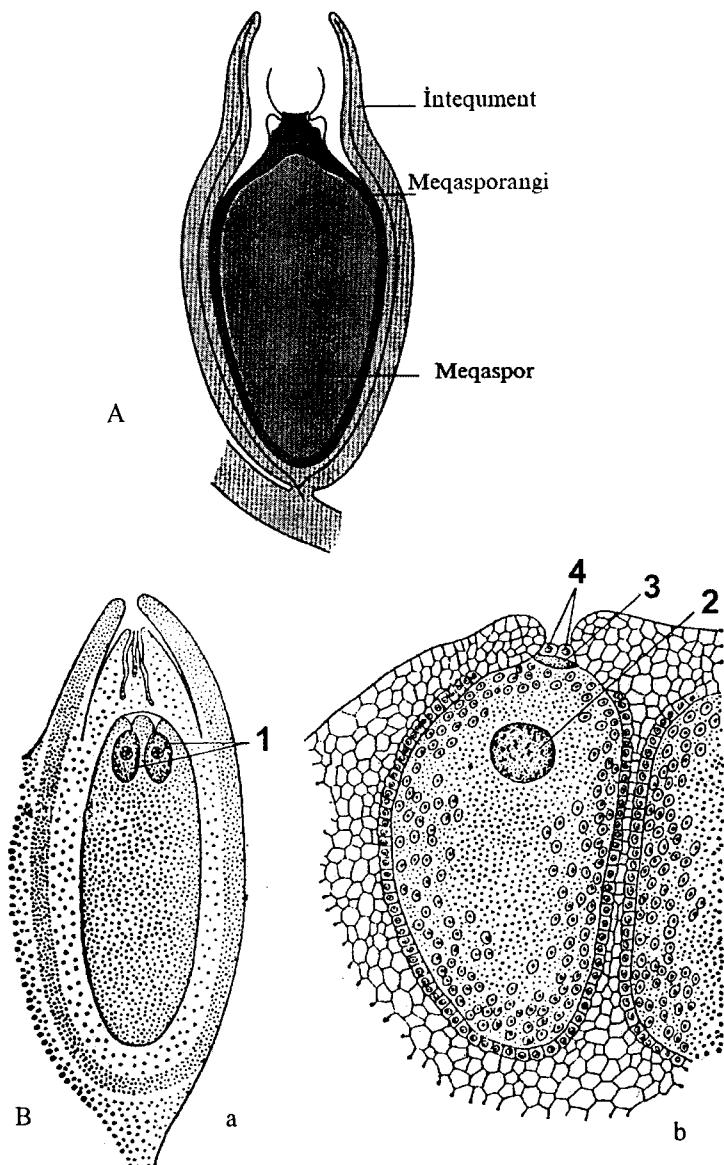
Toxumlu bitkilərə aid edilən çılpaq toxumlu və örtülü toxumlu-larda çoxalma orqanı toxumdur. Toxumun olması bu bitkiləri səciyyələndirən əsas xüsusiyyətdir. Toxum bütün əsas vegetativ orqanlara malik, ehtiyat qida maddələri ilə təmin olunmuş və özünəməxsus örtükə mühafizə olunan kiçik «bitkidir». Toxum çılpaq toxumlu bitkilərdə açıq halda meqasporofillər (üzərində meqasporangi olan şəkli dəyişmiş yarpaq) və yaxud analoji (ox-şar) quruluşların üzərində, örtülü toxumlarda isə, onlar üçün xarakter olan reproduktiv orqanın – çiçəyin yumurtalığında yerləşən yumurtacıqdan inkişaf edən cinsiyyətli çoxalma və yayılma orqanıdır.

Toxumlu bitkilər toxumla çoxalsalar da, onlar da spor əmələ gətirirlər. Spor yayılma vasitəsi deyil. Bu funksiyani toxum həyata keçirir. Toxumlu bitkilərin də həyat tsiklində cinsiyyətli və cinsiyyətsiz fazaların növbələşməsi gedir. Sporofit üstünlük təşkil edir. Qametofit isə güclü reduksiya olunaraq, spor daxilində inkişaf edir. Örtülü toxumlu bitkilərdə bu reduksiya daha güclü getmişdir. Toxumlu bitkilərdə cinsiyyət orqanlarının tam formalaşması getmir. Bütün toxumlu bitkilərdə erkək qametofit tozcuq dənəsidir. Onlarda anteridilər olmur. Anteridi əvəzinə anteridi hüceyrəsi əmələ gəlir və spermatogen hüceyrəyə başlanğıc verir. Bu hüceyrənin bölünməsi nəticəsində iki hərəkətsiz sperma, ibtidai çılpaq toxumlarda isə 2 hərəkətli spermatozoid əmələ gəlir. Əksər çılpaq toxumlarda dişi qametofit bir neçə arxeqoniyası olan çox hüceyrəli törəmədir. Hər bir arxeqoniyada bir yumurta hüceyrəsi yerləşir. Arxeqoniya qarın kanal hüceyrələri, iki və ya daha çox boğaz kanal hüceyrələrindən təşkil olunub. Boğaz kanal hüceyrələri bir neçə mərtəbədə yerləşir (şəkil 139B). Bəzi çıl-

paqtoxumulular və örtülütoxumlarda isə arxeqoniyalar olmur. Qametofit sərbəst yaşaya bilmir və sporofit hesabına mövcud olur, yəni onun üzərində əmələ gelir, böyükür və öz inkişafını başa çatdırır. Bu cəhətinə görə də toxumlu bitkilər ali sporlu bitkilərdən fərqlənir. Bütün toxumlu bitkilər müxtəlifsporludur. Sporofit bitki üzərində mikro və meqasporangi əmələ gelir. Burada meyoz bölünmə yolu ilə meyosporlar yaranır. Lakin mikro və meyosporlar sporangilerdən xaric olmur, sporangi divarları və əlavə törəmələrin mühafizəsi altında ana sporofit üzərində sporangi daxilində cücerirlər. Beləliklə, dişi və erkək qametofitlərin inkişafı mikro və meqasporangi daxilində və müvafiq sporların – mikro və meqasporların örtüklərinin altında baş verə bilər.

Çoxalma prosesində toxumlu bitkilərdə yeni, tozlanma mərhəlesi yaranmışdır. Tozlanma mikrosporların (tozcuq dənələrinin) müxtəlif yollarla bilavasitə yumurtacığ (çılpaqtoxumlarda) və ya dişiciyin ağızçığı üzərinə (örtülütoxumlular) düşməsidir. Burada tozcuq dənəsi cücerir və tozcuq borusu yaranır. Mikrospor ekzin və intin örtükləri ilə əhatə olunur. Mikrospor daxilində qametofit inkişaf edir və ölçülərini artırır. Bu zaman spor örtüyünün dağılmaması üçün mikrosporun distal qütbündə şirim olur. Şirimdan qaustoriyalar (ibtidai formalarda) və ya tozcuq borusu çıxır (ali formalarda). Bu iki quruluşun funksiyaları müxtəlifdir. Qaustoriyalar erkək qametofiti meqasporangiə bərkidir və onun qidalanmasını təmin edir. Tozcuq borusu hərəkətsiz erkək qametləri – spermaları yumurtacığa çatdırır. Erkək qametofit tozcuq dənəsi tərkibində (cücmiş mikrospor) yumurtacığa doğru daşınır. Tozcuq borusu toxumlu bitkiləri səciyyələndirən ikinci vacib xüsusiyyətdir.

Güclü reduksiyaya uğramış meqaqametofit meqaspor daxilində olur (şəkil 139). Meqaspor isə nusellus adlanan (latınca, *nucis* – nüvə) – lətli meqasporangidə yerləşir. Meqaqametofit bir və yaxud iki örtüklə – *integument* ilə örtülmüşdür. İntequment digər ali bitkilərdə rast gəlinməyən yeni törəmədir. O, meqasporangini təpə hissədə dəlik qalmaqla tamamilə əhatə edir. Bu dəlik *mikropile* adlanır. Mikropile vasitəsilə spermalar yumurtacığa daxil olur. Nusellus və integument(lər) birlikdə yumurtacığ adlanır. Yumurtacığ ana sporofitə xalaza vasitəsilə birləşir və ondan vacib olan maddələri alır. Yumurtacığın olması toxumlu bitkilərə



Şekil 139. A-*Eurystoma angulare* bitkisinde yumurtacığın uzununa kesişi; B-küknarda (*Picea*) a-iki arxeqoniyası olan yumurtacığın eninə kesişi; b-yetişmiş arxeqoniya; 1-arxeqoniyalar, 2-yumurta hüceyrə, 3-qarın hücey-rəsi, 4-boğaz hüceyrələri.

xas olan digər bir xüsusiyyətdir. Çılpaqtoxumlarda yumurtacıqları əhatə edən heç bir örtük yoxdur. Onlar meqasporofillər və yaxud onlarla analoji olan digər quruluşların üzərində açıq, çılpaq yerləşir və ana sporofitlə əlaqəni kəsməyərək bütün vacib qidalı maddələri ondan alır. Ona görə də belə bitkilər çılpaqtoxumlu adlanır.

Yumurtacıqdə dişi qametofit inkişaf edir, mayalanma gedir və yaranmış ziqtadan rüşeym-yeni sporofit yaranır. Mayalanmadan sonra intequmentlər toxum qabığına, yumurtacığ isə toxuma çevrilir. Ona görə toxum çox zaman yetişmiş yumurtacığ (yaxud yetişmiş mayalanmış yumurtacığ) adlanır. Toxum sitoloji heterogen quruluşdur. O, diploid rüşeym, nusellus qalığı və toxum qabığından ibarətdir. Əksər müasir toxumlu bitkilərdə rüşeym – cavan sporofit ana bitkini tərk edənə qədər toxum daxilində formalaşır. Rüşeym və qabıqdan əlavə bütün toxumlarda qida maddələri ehtiyatı da olur. Qida maddələri ehtiyatı rüşeymdən inkişaf edən cücertinin qidalanmasına sərf olunur. Çılpaqtoxumlu və örtülütoxumlarda ehtiyat toxumalar müxtəlif cür formalaşır. Qida maddələri ehtiyatı az olan, cücmə qabiliyyətini tez itirən və ona görə də əlverişsiz şəraitə zəif uyğunlaşmış birləşmələr spordan fərqli olaraq, toxum gələcək bitkinin rüşeymini özündə saxlayan çox hüceyrəli və mürəkkəb quruluşludur. O, ana sporofit üzərində və onun hesabına inkişaf edir. Toxumun inkişafı yumurtacıqdə yerləşmiş yumurta hüceyrəsinin mayalanmasından sonra baş verir. Toxumlu bitkilərdə daxili mayalanma gedir. Mayalanma və erkək qametlərin hərəkəti üçün (ali sporlu bitkilərdə olduğu kimi) su lazımdır. Bəzi çılpaqtoxumlular istisna olmaqla, toxumlu bitkilerin erkək qametləri qamçılardan məhrumdu. Sərbəst hərəkət etməyə qadir olmayan erkək qametlərin arxeqoniya və yumurta hüceyrəsinə doğru hərəkəti tozcuq borusu hesabına həyata keçir. Məhz tozcuq borusunun yaranması mayalanmanın südan asılı olmadan getməsinə imkan verir.

Bitkilər səltənətində hakim mövqə tutan örtülütoxumlular (və yaxud çıçəklilər) reproduktiv orqanların quruluşu və çoxalma prosesinin gedişi ilə bağlı bir sıra özünəməxsus xüsusiyyətlərə malikdirlər. Bu xüsusiyyətlərdən ən əsası yeni reproduktiv orqanın - çıçəyin əmələ gəlməsidir. Digər yeni orqanlar-dişicik və meyvənin olması, toxumların meyvəyanlığı ilə örtülməsi (bu bit-

kilərin örtülütoxumlu adlandırılması da buradan götürülmüşdür), erkək və dişi qametofitlərin reduksiyası, ikiqat mayalanma və s. bu xüsusiyyətlərdəndir.

ÇİÇƏKLİ BİTKİLƏRİN REPRODUKTİV ORQANLARININ ANATOMİYASI

Çiçək (*Flos*)

Örtülütoxumluları (*Angiospermae*) digər bitkilərdən fərqləndirən xarakter orqan çiçəkdir. **Çiçək** örtülütoxumlu bitkilərin çoxalma proseslərini həyata keçirən mürəkkəb reproduktiv orqandır.

Çiçək qısaltmış və şəklidəyişmiş zoğdur. Hər bir zoğ kimi çiçək də tumurcuqdan (yarpaq qoltuğunda) əmələ gəlir, onda sporlar (mikro və meqasporlar), qametlər yaranır, tozlanma gedir. Çiçəyin hissələrindən meyvə və içərisində toxumlar əmələ gəlir. Meyvə toxumlarının mühafizə olunması və onların yayılması mühüm rol oynayır. Əksər müəlliflərə görə, çiçəyə belə tərif vermək olar: çiçək – spor və qametlərin əmələ gəlməsi, toxum və meyvenin yaranması ilə nəticələnən cinsiyətli prosesin həyata keçməsini təmin edən ixtisaslaşmış, şəkli dəyişmiş, böyüməsi məhdudlaşmış, şaxələnməyən zoğdur.

Çiçək tumurcuğunun anatomik quruluşu. Çiçək gövdənin (zoğun) böyümə konusundan inkişaf edib, əsas və yan zoğların təpə hissəsində yerləşir. Vegetativ zoğun apeksinin meristem aktivliyi çiçəyin və ya çiçək qrupunun əmələ gəlməsi ilə dayanır.

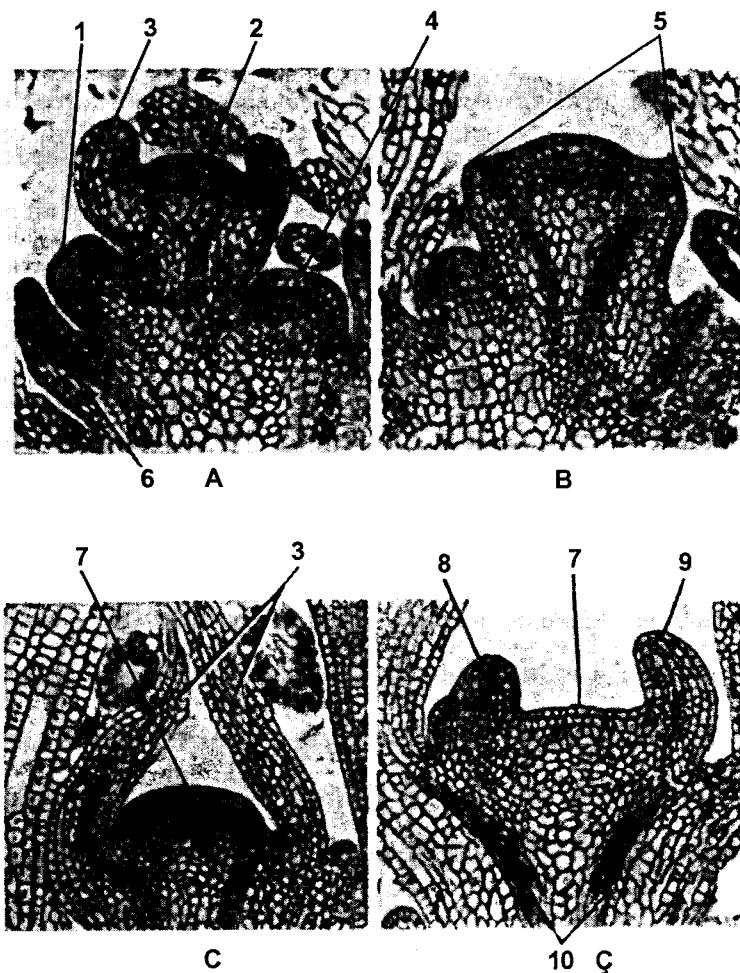
Vegetativ zoğun apeksi reproduktiv orqanları formalaşdırır və ya bilavasitə çiçək apeksinə çevrilir, yaxud da çiçək qrupunun çoxlu miqdarda apeksinə başlanğıc verir.

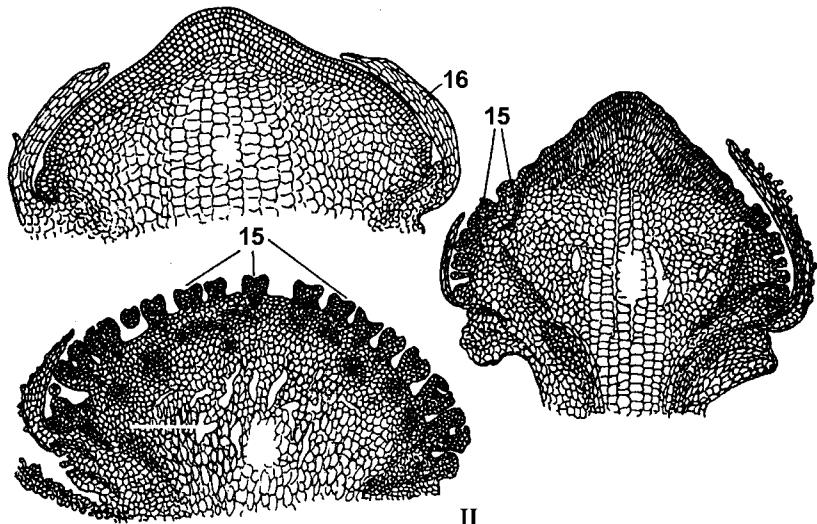
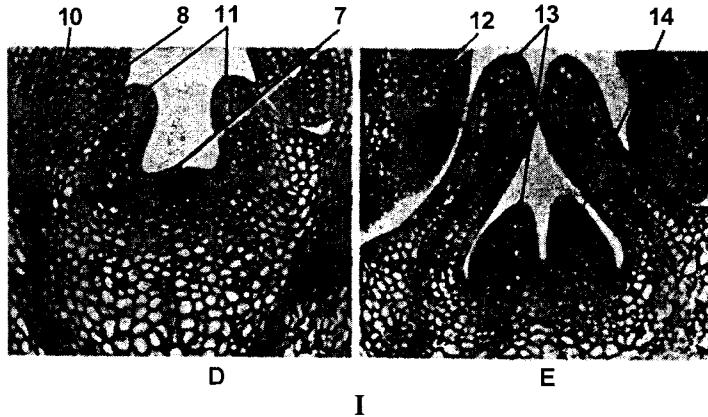
Çiçəklənməyə keçid zamanı apeksdə ardıcıl olaraq fizioloji və quruluş dəyişiklikləri baş verir. Nəticədə vegetativ apeks reproduktiv apeksə çevrilir. Belə olduğu halda, çiçəklənmə prosesini gövdənin bu hissəsinin və ya bütövlükdə bitkinin inkişaf mərhəlesi kimi qəbul etmək olar.

Vegetativ apeks çiçək apeksinə çevrilməzdən əvvəl bugumaları uzanır və onlardan altda lateral tumurcuqların erkən inkişafi başlayır. Apeksin mitoz aktivliyi artır, ölçü və quruluşunda

dəyişikliklər baş verir; əvvəlcə kiçik olan və tunika-korpus (latınca *tunika* – üst geyimi, *korpus* – bədən) tipdə təşkil olunmuş apeks tədricən genişlənir, günbəz şəklini alır. Kasayarpaqları, ləçəklər, erkəkciklər və meyvəyarpaqlarının əsasının qoyulması və inkişaflarının ilkin mərhələləri yarpaqlarda olduğu kimi həya- ta keçir.

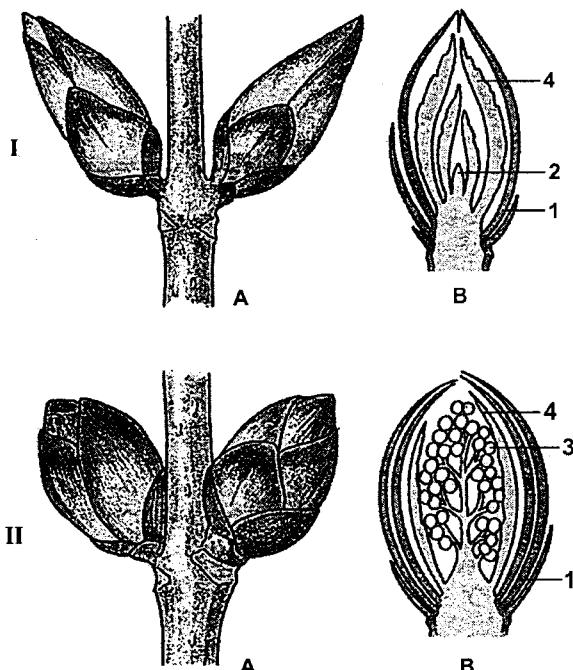
Çiçək və ya çiçəklər çiçək tumurcuqlarından, daha doğrusu, onların apikal meristemində – tunika və korpusa malik böyümə konusundan inkişaf edir (şəkil 140).





Şəkil 140. Qifotu (*Vinca*) çiçeyinin (A-E) inkişafı. Uzununa kəsik: A,E \times 106; B,C: \times 112; Ç,D: \times 126: 1-ikinci çiçek; 2-birinci çiçek; 3-kasararpağı; 4-vegetativ apeks; 5-kasararpaqlarının primordiləri; 6-yarpaq pri-mordisi; 7-apikal meristem; 8-erkəkcik; 9-ləçək; 10-prokambi; 11-mey-vəyarpaqları; 12-ana tozcuq hüceyrələri; 13-bir meyvəyarpağı; 14-mey-vəyarpağının kənarı; II-Gülümbahar (*Calendula*) səbətinin rüseyminin inkişaf mərhələləri: 15-ciçək qrupunun ayrı-ayrı çiçəklərinin rüseymləri; 16-ciçək qrupunun qız yarpaqları

Xarici görünüşünə görə vegetativ və çiçək tumurcuqları çox oxşar olsa da, əhatədici xırda yarpaqların və ya pulcuqların forması, ölçüsü, sayı və quruluşu baxımından bir-birindən fərqlənə bilər (şəkil 141).



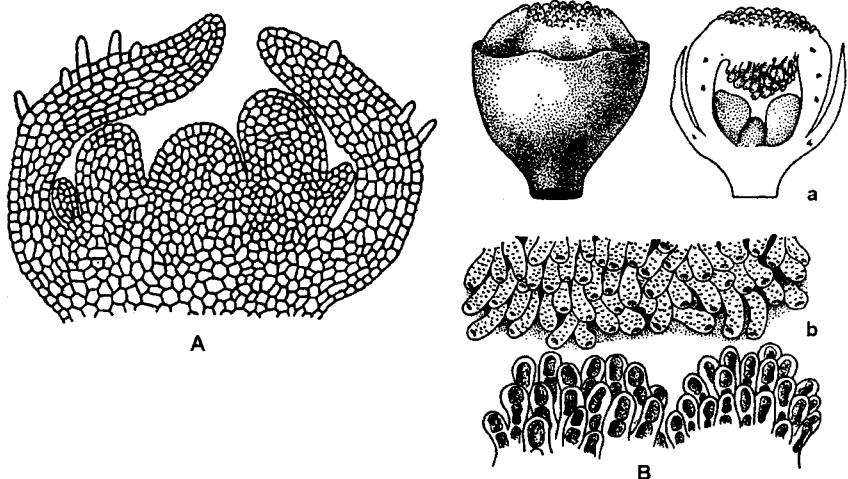
Şəkil 141. Gəndəlaş (*Sambucus racemosa*) tumurcuqlarının quruluşu. I-vegetativ tumurcuqlar; II-generativ tumurcuqlar, A-xarici görünüşü və gövdədə yerləşməsi; B-uzununa kəsik; 1-tumurcuq pulcuqları; 2-böyümə konusu; 3-rişeym halında olan çiçək qrupu; 4-yarpaqlar

Bəzi bitkilərdə çiçək tumurcuqları artıq payızda, digərlərində isə bir qədər gec – qışda formalaşır. Birillik bitkilərdə bu proses vegetasiya dövründə baş verir. Çiçəkdaşıyıcı apeksin meristem hüceyrələri vegetativ meristemlərdən iri olub güclü vakuollaşmışdır. Çiçək apeksi daha yastıdır. Burada tunika və korpusun ayrılmazı çox zəif nəzərə çarpır. Repruduktiv zoğun bütün apikal meristemiçi çiçəyin ilkin sabit toxumalarına diferensiasiya edir və hər bir vegetativ zoğun təpə hissəsi üçün xarakter olan böyümə dayanır. İkinci toxumalar çiçək üçün səciyyəvi deyil (ikinci toxumalar diferensia-

siya etmiş toxumaların dediferensiasiyası nəticəsində yaranan ikinci meristemlərdən əmələ gəlmış toxumalardır. **Dediferensiasiya** – diferensiasiya etmiş toxumaların meristem vəziyyətə qayıdır. (Məsələn, formalşmış epidermis hüceyrələri və ya qabıq parenximi yenidən meristem hüceyrələrinə çevrilir. Bunlar sonradan fellogenin, o isə bölünmə nəticəsində ikinci örtücü toxumanın – peridermanın əmələ gəlməsinə səbəb olur). Çiçək elementlərinin və vegetativ yarpaqların əsaslarının qoyulması oxşar gedir. Hər bir element üçün insial hüceyrə rolunu tunikanın ikinci qatından olan hüceyrələr oynayır. Bu hüceyrələr periklinal (səthə paralel) bölünərək qabarcıq əmələ gətirir. Tunikanın səth hüceyrələri anti-klinal (səthə perpendikulyar) bölünür, onlardan əmələ gələn törəmələr epidermisə diferensiasiya edir. Erkəkcik və meyvəyarpaqlarının əsasları korpus hüceyrələri hesabına qoyulur.

Yarpaqşəkilli elementlər (sadə ciçəkyanlığının yarpaqları, kasa-yarpaqları, ləçəklər) vegetativ yarpaqlar kimi öz inkişafında qısamüddətli təpə və ya bir qədər uzunmüddətli interkalyar böyümə (orqanın orta sahələrində böyümə) mərhələlərini keçə bilər. Lövhənin inkişafı isə kənar meristemlərin fəaliyyəti nəticəsində həyata keçir. Ciçəyin inkişafının erkən mərhələlərində, onun müxtəlif hissələrində tükcüklər, əmziklər əmələ gəlir. Bu törəmələr vəzili toxumanı yaradır (səkil 142). Onlar ontogenezin əvvəlində əmələ gəlib, ciçək toxumalarında su və mineral madđələrin daşınmasını həyata keçirir, cinsiyyət hüceyrələrinin formalşması zamanı baş verən fizioloji proseslərdə aktiv iştirak edir, hüceyrələrin bölünməsi və ciçəyin spordاشıcı orqanlarının inkişafını stimullaşdırıran hormonları ifraz edirlər.

Ciçəyin örtücü sistemi. Dişicikaltı ciçəyin (yumurtalığı yuxarıda olan ciçək) ciçək yatağında vegetativ budaqda olduğu kimi, simpodial topalardan ibarət örtücü toxuma silindrik zona əmələ gətirir. Topalardan ciçəyin müxtəlif hissələrinə örtücü toxumanın izləri gedir (şəkil 143 A,B). Kasayarpaqlarında bu örtücü izlərin sayı həmin bitkinin vegetativ orqanlarında olduğu qədərdir. İkilepəli bitkilərin yarpaqlarında bir, birləpəlilərdə bir və daha çox, erkəkciklərdə bir, meyvəyarpaqlarında üç (bir orta və iki yan) topa müşahidə edilir. Yan topalar yumurtacıqlar istiqamətində şaxələnir.

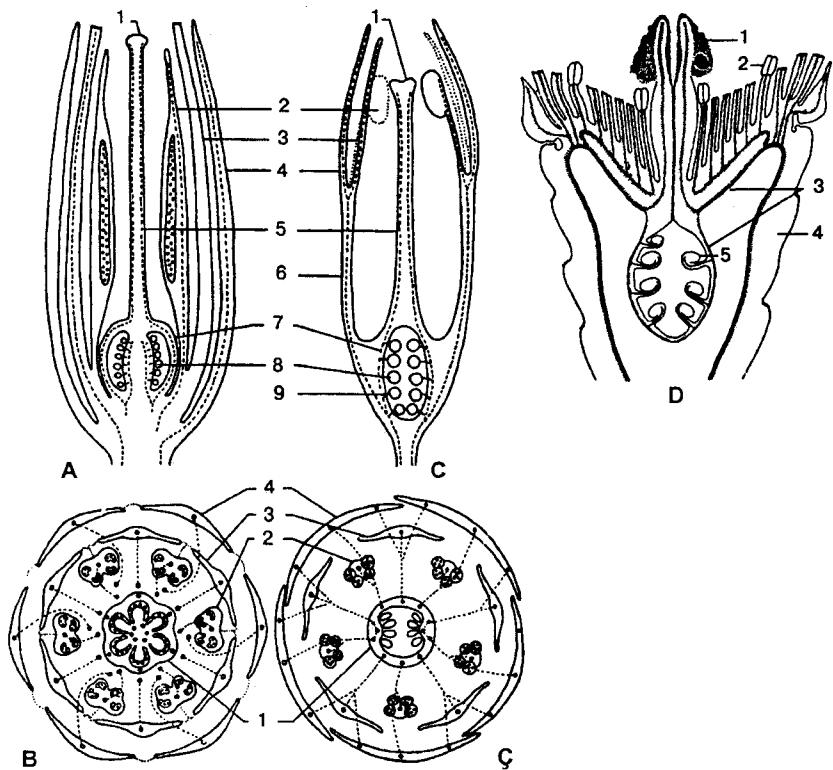


Şəkil 142. A-Qarabuğda (*Melampyrum nemorosum*)-çiçeyinin rüseyimi; B-Üzüm qönçəsinin (*Vitis vñifera*) quruluşu; a-cavan qönçənin ümumi görünüşü və uzununa kəsiyi; b-qönçənin inkişafının sonrakı mərhələsi: ləçək əmzikləri dişicik ağızının əmzikləri ilə təmasda

Meyvəyarpaqlarda ötürücü sistem sütuncuğa doğru davam edir.

Yumurtalığı kasayarpaqlarının, ləçəklərin və erkəkciklərin bitmiş əsasları ilə əhatə olunmuş dişiciküstü çiçəklərdə (yumurtalığı aşağı olan çiçək) bütün hissələrin ötürücü topaları bir – biri ilə bitmişdir (şəkil 143 Ç,C).

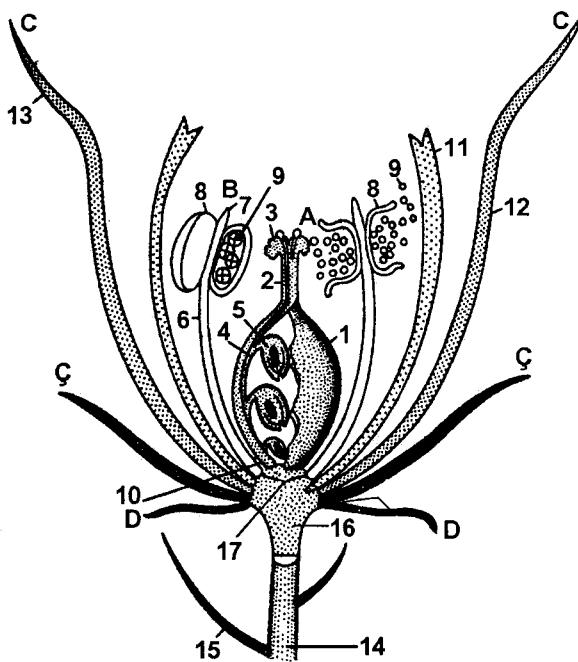
Bəzi dişiciküstü çiçəklərdə yumurtalıq çiçək yatağına batmış vəziyyətdədir və forması qabarlıqdır. Belə çiçəklərdə ötürücü topalar çiçək oxundan kasayarpaqlarına, ləçəklərə və erkəkciklərə uzanır, sonra isə aşağı – meyvəyarpaqlarına doğru istiqamətlənir. Ona görə də bu ötürücü topalarda floema və ksilema bir-birinə əks tərəflərdə olur. Floema adaksial tərəfdə (gövdənin mərkəzi oxuna doğru yönəlmış tərəf) yerləşir. Bunlara döndərilmiş və ya çevrilmiş topalar deyilir (şəkil 143, D). Çiçək üçün kollateral (floema topanın yalnız bir tərəfində olur) və amfikribral (konsentrativ topalar, floema ksilemanı əhatə edir) topalar səciyyəvidir. Ksilemada spiral borular və traxeidlər olur. Floema parenxim hüceyrələrindən təşkil oluna bilər.



Şekil 143. Uzununa (A; C; D) ve enin kesiıklarda (B, Ç) çiçeklerin sxemleri; A, B-dişicikaltı çiçek; C, Ç-dişiciküstü çiçek, yumurtalıq çiçek borusu ile birleşib. Kesiik xottlor ötürücü topaları ve onların qarşılıqlı əlaqəsini göstərir: 1-dişicik ağızı, 2-erkəkcik, 3-ləçək, 4-kasayarpağı, 5-sütuncuq, 6-ciçek borusu, 7-yumurtalıq, 8-yumurtacıq, 9-funikulus; D-dişiciküstü çiçek; yumurtalıq çiçek yatağında yerləşir. Çevrilmiş topalarda floema adaksial tərəfdədir (nöqtələrlə göstərilmişdir). Ciçeyin üst tərəfində topalar amfikribraldır. 1-dişicik ağızı, 2-erkəkcik, 3-çevrilmiş topa, 4-ciçek yatağı toxuması, 5-yumurtacıq

Ciçeyin hissələri. Ciçek uzun və ya qısa ciçek saplaşığı, ciçek yatağı, ciçəkyanlığı, erkəkcik və dişicikdən ibarətdir (şəkil 144).

Ciçek altında yerləşən bugumarası **ciçek saplaşığı** adlanır. Saplaşaq olmadıqda, ciçek **oturaq ciçek** adlanır. Ciçek yatağında iki (ikiləpəlilərdə) və ya bir (birləpəlilərdə) yarpaqcıq **ciçəkaltılığı** adlanır. Bəzən isə ciçəkaltılığı olmaya da bilər.



Şəkil 144. Çiçeyin quruluşunun ümmüniləşdirilmiş sxemi: A-dişicik; B-erkəkcik; C-tac; Ç-kasa; D-kasaaltı. 1-yumurtalıq, 2-sütuncuq, 3-dişicik ağızı, 4-plasenta, 5-yumurtacıq, 6-erkəkcik sapi, 7-bağlayıcı, 8-tozluq, 9-tozcuq dənəsi, 10-nektarlıq, 11-staminodilər, 12-ləçək, 13-ləçək lövhəsi; 14-ciçəksaplağı, 15-ciçək allığı, 16-ciçək yatağı, 17-buğum.

Ciçeyin hissələrini fertil yaxud reproduktiv (erkəkcik, dişicik və ya dişiciklər) və steril (ciçəkyanlığı) olmaqla iki yerə böylür. Ciçəkyanlığı reproduktiv hissələri qorumaq, həşəratları cəlb etmək, plastik maddələri toplamaq kimi funksiyaları həyata keçirir. Ciçeyin reproduktiv hissələri əsasdır, steril hissələr isə bəzən tamamilə reduksiya oluna bilər.

Çiçəkyanlığı (*Perigonium*)

Çiçəkyanlığı ciçeyin steril hissəsi olub, daha zərif hissələrin - erkəkcik və dişiciyin qorunmasını təmin edir.

Çiçəkyanlığı ikiqat və ya sadə olur. İkiqat ciçəkyanlığı kasa və müxtəlif ölçüdə, rəngdə olan tac hissəyə diferensiasiya edir. Sadə ciçəkyanlığında isə kasaya və taca diferensiasiya getmir. O yalnız eynicinsli yarpaqların məcmusundan ibarət olur.

Kasa (*Kalux*) kasayarpaqlarından təşkil olunaraq, ciçəkyanlığının xarici dairəsini əmələ gətirir. Kasanın əsas funksiyası qonçənin açılışına qədər çiçək hissələrini qorumaqdır.

Kasayarpaqları təkamül prosesində gövdə yarpaqlarından əmələ gəlmışdır. Anatomik quruluşun oxşarlığı bunu söyləməyə imkan verir. Kasayarpaqları vegetativ yarpaqlarla oxşar olsa da, quruluşça daha sadədirlər. Onlar yaşıl və ya qonur rəngdə olur. Bəzən isə əlvən rəngli kasayarpaqlarına da rast gəlinir. Kasayarpaqları epidermis, əsas parenxim və ötürüçü sistemdən ibarətdir (şəkil 145, C).

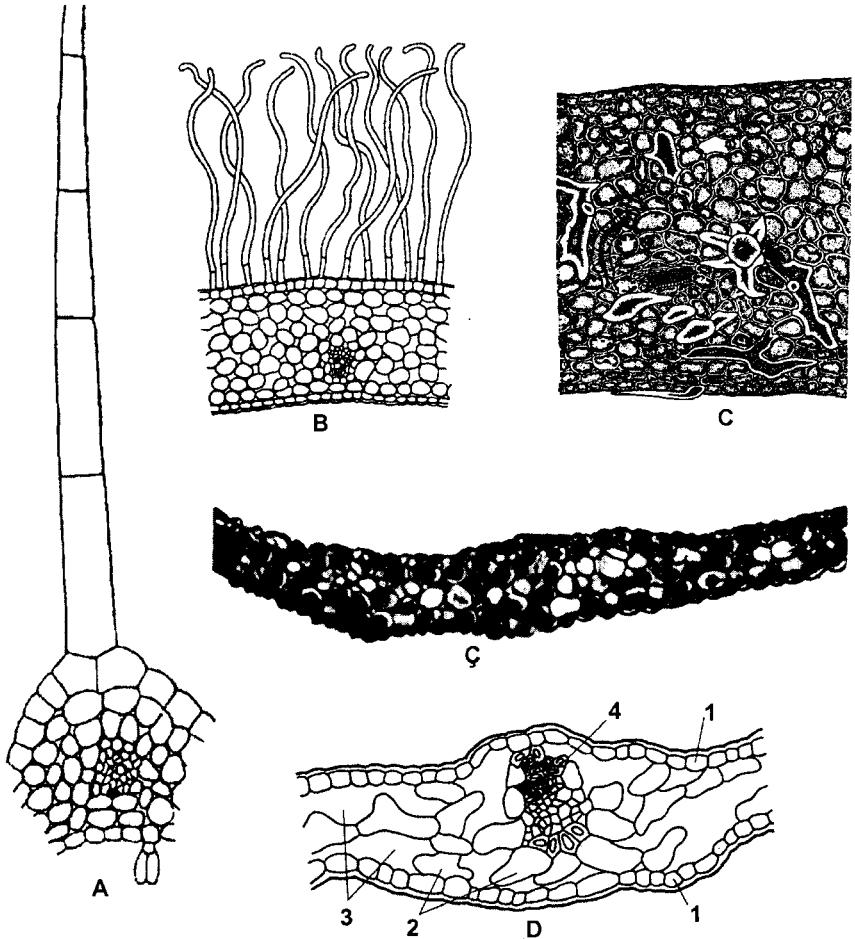
Bəzi kasayarpaqlarında **hipoderma** olur. Hipoderma qalındıvarlı hüceyrələrdən təşkil olunub. Hipoderma hüceyrələrində druzları görmək olar.

Xaricdən epidermis ilə əhatə olunmuş mezofildə ötürüçü topalar və süd yolları olur. Mezofil yumşaq toxuma əmələ gətirən izodiametrik hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Mezofil vegetativ yarpaqda olduğu kimi sütunvari və süngər toxumaya diferensiasiya etmir, eynicinsli xlorofilli parenximdən ibarət olur. Bu hüceyrələr çox vaxt seyrək yerləşirlər. Hüceyrəaraları böyük olub, adətən, hava boşluqlarına çevirilir.

Xlorenxima hüceyrələrində xloroplastların paylanması kasa yarpaqlarının yerləşməsindən asılıdır. Kasayarpaqları vertikal istiqamətdə yerləşibsə, abaksial səthdə xloroplastlar çox olur. Kasayarpaqları bükülübsə (qatlanıbsa), xloroplastların çox hissəsi adaksial tərəfdə paylanır.

Kasayarpaqlarının ötürüçü sistemi az və ya çox dərəcədə şaxələnərək yarpaqların sadələşmiş ötürüçü sistemini xatırladır. Toxumalar əsasən birinci mənşəli olur. Ötürüçü topaların sayı eyni bitkinin vegetativ yarpaq saplaqlarında olduğu qədərdir.

Yarpaqlarla müqayisədə kasayarpaqlarında mexaniki toxuma zəif inkişaf etmişdir, sklerenxima və kollenxima çox vaxt olmur. Lakin bəzi kasayarpaqlarında qalındıvarlı, qəribə konfiqurasiyalı sklereid hüceyrələri müşahidə edilir (şəkil 145, C).



Şəkil 145. Kasayarpaqlarının eninə kəsikləri. A. Qarabuğda (*Melampyrum nemorosum*); B. Boz bulaqotu (*Veronica incana*); C. Çin çayı (*Thea sinensis*); D. Dördyüarpaq sənə (*Cassiope*); E. Dördyüarpaq sənə (*Cassiope*). 1-epidermis, 2-mezofil, 3-hüceyrələrələr, 4-oturucu topa

Epidermis üçün ağızçıqlar və tükcüklərin (trixoma) olması, hüceyrə qılaflının kutinləşməsi xarakterdir. Ağızçıqlar vegetativ yarpaqların epidermisində olduğundan azdır (Şəkil 145, A, B).

Tac (Korolla) ikiqat çiçəkyanlığının daxili dairəsini əmələ gətirir. Təkamül prosesində tacı təşkil edən **ləçəklər** (*Petala*) steril-

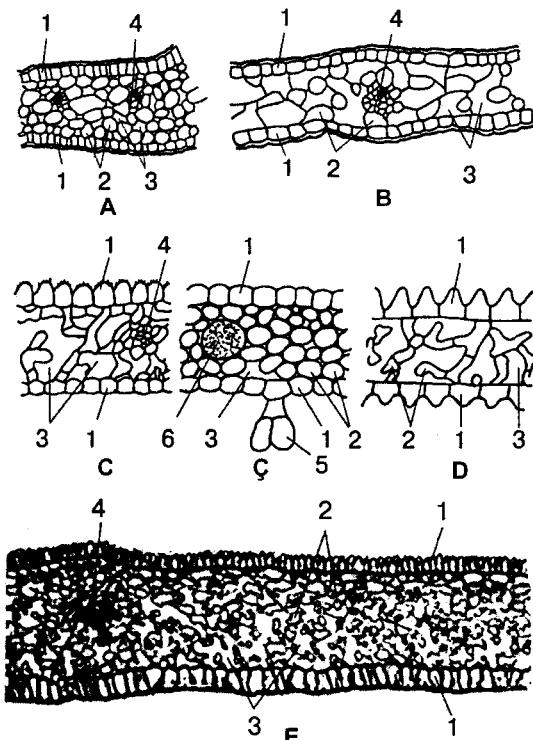
ləşmiş, yəni tozluqlarını itirmiş erkəkciklərdən əmələ gəlmışdır. Lakin müəyyən edilib ki, xarici ləçəklər anatomik quruluşuna görə kasayarpaqları ilə daha çox oxşardırlar. Ona görə də güman etmək olar ki, çiçəkli bitkilərin təkamülünün bəzi istiqamətlərində ləçəklər kasayarpaqlarından da əmələ gələ bilər. Ləçəklər əksər bitkilərdə epidermis, birqatlı mezofil və yeganə dixotomik şaxələnmiş ötürücü sistemdən təşkil olunmuşdur.

Tac ciçəyin ən gözəçarpan hissəsidir. Tacın vəzifəsi tozlayıcı həşəratları cəlb etmək, gündüz işıq şüalarının bir qismini əks etdirməklə, erkəkcik və dişiciyi qızmaqdan, gecələr isə qapanmaqla onları soyuqdan qorumaqdır. Ləçəklər ölçülərinə görə kasadan böyük, müxtəlif formalı və əlvan rəngli olurlar. Onlar nazik, zərif və ya quruluşunda bəzi sukkulent xüsusiyyətlərə malik olmaqla, qalın və lətli ola bilərlər.

Ləçəklərin əlvan rəngli olmasının tozlandırıcıların cəlb edilməsində böyük əhəmiyyəti var. Ləçəklərin rəngi xromoplast (sarı, narıncı, qırmızı rəngli karotinoidlər) və hüceyrə şirəsi piqmentlərindən (flavonoidlər, antosianlar, sarı – limon rəngli antoklor, qəhvəyi antofein) asılıdır. Xromoplastlar epidermis hüceyrələrində olur. Bəzən mezofil və epidermis hüceyrələrində xloroplastlar da müşahidə edilir. Lakin onlar vegetativ yarpaqların xloroplastlarından kiçik olur. Ona görə də kasa yarpaqlarından fərqli olaraq ləçəklər nadir hallarda yaşıl rəngdə olur. Hüceyrə şirəsinin ən geniş yayılmış piqmenti *antosiandır*. Antosian piqmentinin rəngi hüceyrə şirəsinin turşuluğundan (pH) asılıdır: turş mühitdə piqment qırmızı, qəlevi mühitdə isə göy və ya bənövşəyi rəng alır. Ciçəklənmə dövründə tacın rənginin dəyişməsi vakuol şirəsinin turşuluğunun dəyişməsi ilə əlaqədardır.

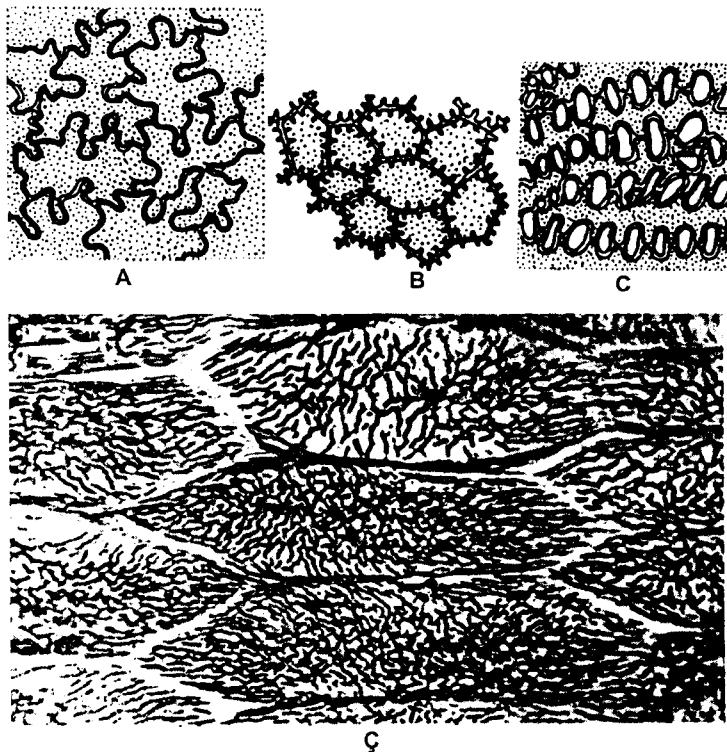
Ağ ləçəklərdə piqment olmur, əksinə, çoxlu iri, hava ilə dolu və işıq şüalarını əks etdirən hüceyrəaları olur. Qara piqmentə bitkilərdə çox az rast gəlinir. Ciçəklərin tünd rəngi isə tünd bənövşəyi və tünd qırmızı rəngli piqmentlərlə təmin edilir.

Ləçəyin epidermis hüceyrələri bir sıra fərqləndirici xüsusiyyətlərə malikdir. Onların tərkibində çiçəklərə xüsusi ətir və rən efir yağları olur. Epidermis ləçəklərə məxmərlik verən sadə və vəzili tükcükler, sormaclar, pulcuqlar və s. şəklində çıxıntılar əmələ gətirir (şəkil 146).



Şəkil 146. Tac ləçəklərinin anatomik quruluşu. A-Noxudda (*Pisum sativum*) yelkən; B-Noxudda pərlər; C-Girdəyarpaq (*Amelanchier laevis*); Ç-Qoyunboğan (*Lysimachia nummularia*); D-Yağlıca (*Pinguicula vulgaris*); E-Qızılıgül (*Rosa*); 1-epidermis, 2-mezofil hüceyrələri, 3-hüceyrəaraları, 4-ötürücü; topa, 5-vəzili tükcük, 6-ifrazedici kamerası.

Epidermis hüceyrələrinin formaları da xarakter quruluşda olur. Hüceyrələrin xarici divarları, adətən, qabarıq, antiklinal divarlar isə düz və ya dalgalı olur. Antiklinal divarların daxili hissəsində qabırğışəkilli qalınlaşmalar da əmələ gələ bilər. Belə hüceyrələrin səthdən görünüşü ulduzşəkilli olur. Bəzən epidermis hüceyrələri arasında iriölçülü hüceyrəaraları yaranır (şəkil 147, C). Onlar dəliyi xatırladır və üst tərəfdən kutikula ilə örtülü olur. Tacın epidermis hüceyrələrini örtən kutikula nadir hallarda hamar olur. Elektron mikroskopu ilə müşahidə etdikdə, kutikula zolaqlı görünür (şəkil 147, Ç). Bu kutinin artıq miqdarda ifraz edilməsi, kutikulanın gərilməsi ilə əlaqədardır.

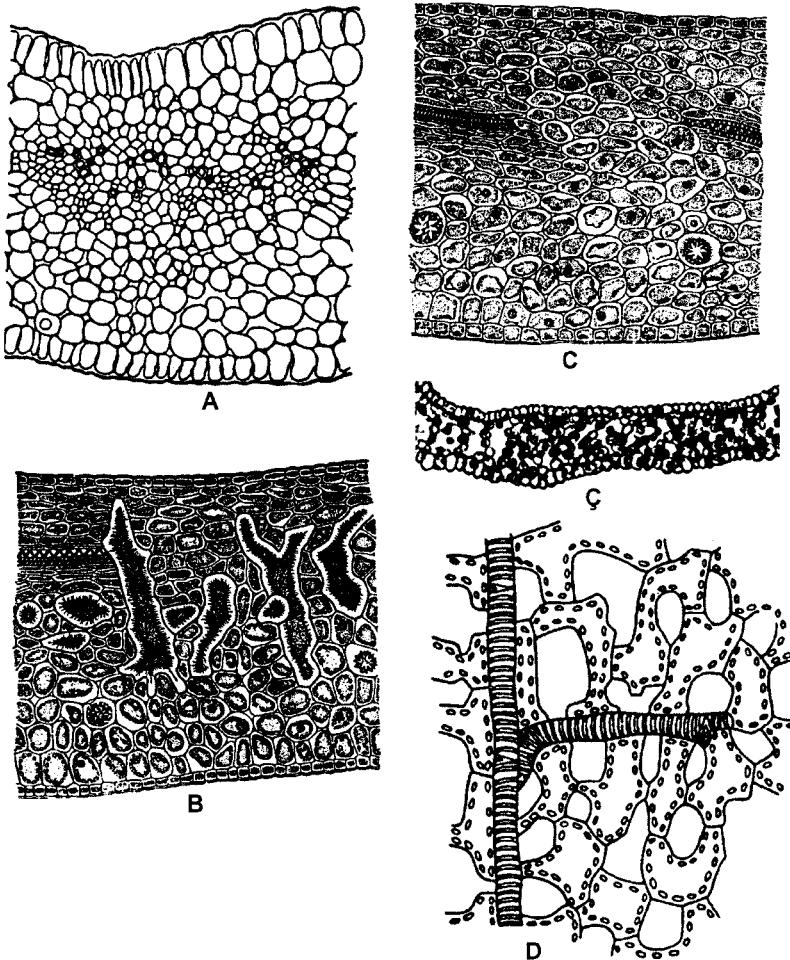


Şəkil 147. Ləçəklərin epidermisi; A-Kalseolariya (*Calceolaria*); B-Ətirşah (*Pelargonium*); C-Adi kətan (*Linum usitatissimum*); Ç-Ətirşah (*Pelargonium*) ləçəyində kutikulanın səthi

Epidermisdə ağızçıqlara da təsadüf edilir. Onlar ya vegetativ yarpaqların ağızçıqları ilə oxşar yaxud da tam diferensiasiya etməmiş olurlar.

Epidermisin altında mezofil yerləşir. Ləçəklərdə onun qalınlığı çox deyil. Bəzən mezofil bir parenxim hüceyrə qatından ibarət olmaqla, yalnız damarlar keçən yerdə qalınlaşır (şəkil 148, A). Lətli tacə malik çiçəklərdə mezofil daha qalındır. Cavan ləçəklərin parenximində nişasta çox olur. Hüceyrələr sıx və ya seyrək yerləşirlər. Hüceyrə qılıfı sellüloza tərkibli və nazikdir. Nadir hallarda ləçəklərdə skleroidlərə (şəkil 148, B), druzlara təsadüf etmək olur (şəkil 148 C).

Aktinomorf (bir neçə simmetriya oxu keçirmək mümkün olan düzgün çicək) çicəklərdə bütün ləçəklərin quruluşu eyni, ziqomorf (bir simmetriya oxuna malik çicək) çicəklərdə isə bir-birindən fərqli olur (şəkil 146, A, B; şəkil 148,A).



Şəkil 148. Tac ləçəklərinin anatomiq quruluşu. A-orta damar ətrafında Əkin göy noxudu (*Pisum sativum*) ləçəyinin əsası; B,C-Çay (*Thea sinensis*) ləçəyi; C-Dördyüpaq səna (*Cassiope*) ləçəyi; D-mezofili seyrək toxumasında damarlарın qurtaracağı;

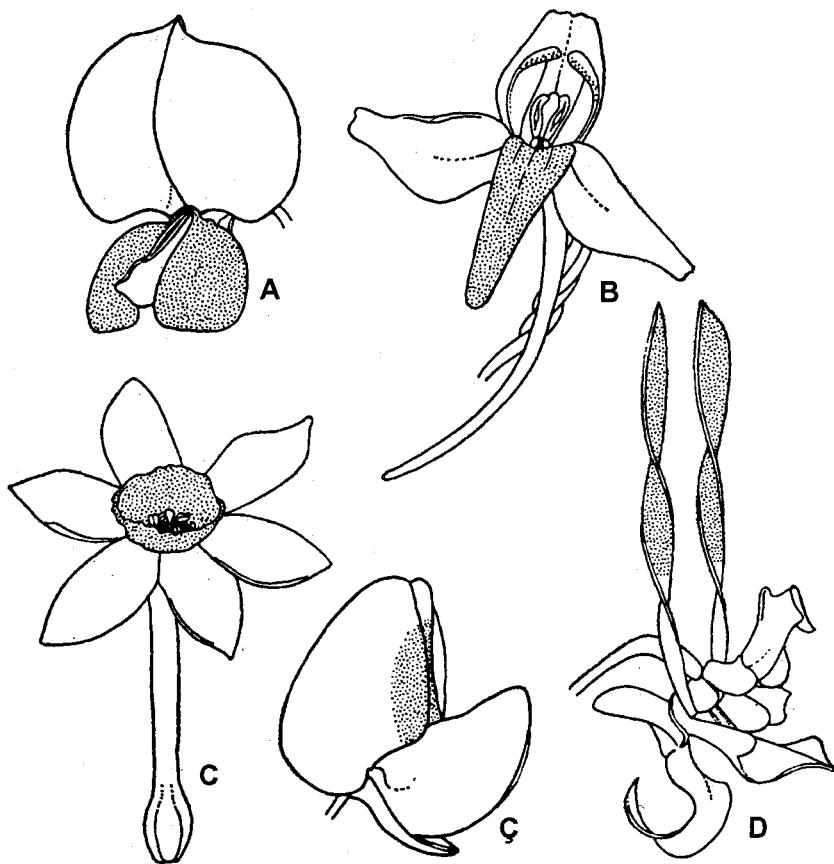
Ləçəklərin ötürücü sistemləri yarpaqlarla müqayisədə kifayət qədər reduksiya olunmuşdur. Ötürücü sistem bir və ya bir neçə iri damar və kiçik damarlar sistemindən ibarətdir. Onlar üçün dixotomik şaxələnmə səciyyəvidir. Damarlar mezofil hüceyrələri arasında sərbəst qurtaran həlqəvi və spiral traxeidlərdən təşkil olunmuşdur (şəkil 148, D). Floema lifləri, ikinci qalınlaşmalar və yarpaqlarda damarlar ətrafında olan əhatədici hüceyrələr ləçəklərdə olmur.

Çiçəklərin ətri çiçəkyanlığının epidermis hüceyrələrində, bəzi bitkilərdə isə osmoforlarda əmələ gələn və ifraz olunan uçucu maddələrin – efir yağlarının hesabınadır. **Osmoforlar** (yun. *osmo* – ətir, *for* – daşıyıcı) ifrazat toxumasına malik müxtəlif formalı vəzilərdir. Osmoforların ifrazedici toxuması çoxqatlı olur. İfraz olunan uçucu maddələrin buxarlanması qısa müddət ərzində baş verir və çoxlu miqdarda ehtiyat maddələrin sərf olunmasına səbəb olur (şəkil 149, 150). Osmofor toxuması ötürücü sistemə malikdir. Bəzən toxuma hüceyrəaları ilə kəsilir. İfraz olunan yağlar dərhal buxarlanır və ya onları damcı şəklində görmək olur.

Çiçəyin steril hissəsinə **nektarlıqlar** da aid edilir. Nektarlıqlar həşəratlarla tozlanan bitkilər üçün xarakterdir. Nektarlıqlar duru sekret – nektar (yun. *nektar* – allahların içkisi) yaradan xüsusi vəzilərdir. Onlar əsasən çiçəklərdə olur və floral nektarlıq adlanırlar. Bununla belə, nadir hallarda vegetativ orqanlarda ekstrafloral və ya çiçəkdən xaric nektarlıqlara da təsadüf edilir. Çiçəkdən xaric nektarlıqlar çiçək saplaqları, çiçəkyanlığı, gövdə və yarpaqlarda inkişaf edirlər. Nektar onunla qidalanan tozlandırıcıları cəlb etmək üçündür. Nektarlıqlar müstəqil quruluş kimi və ya çiçəyin müəyyən hissəsinin şəkildəyişməsi nəticəsində yarana bilər.

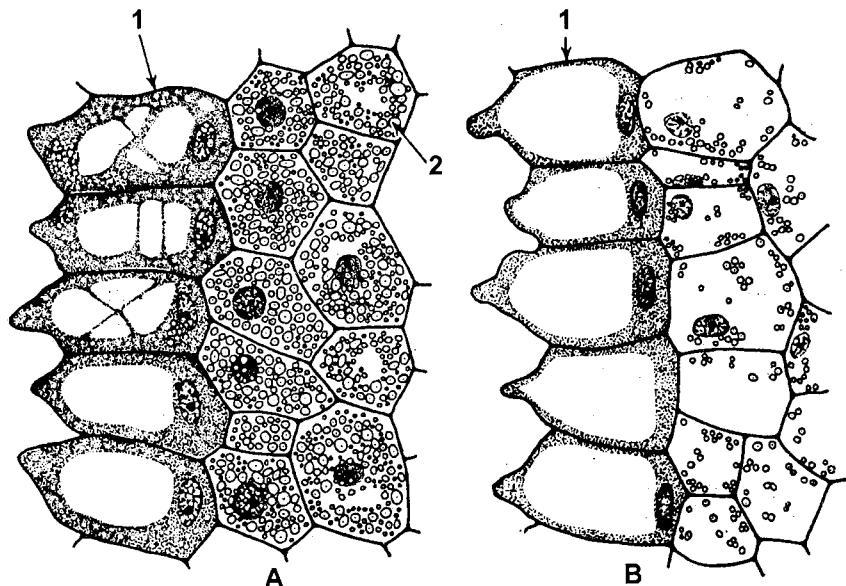
Onlar əmələ gəlməsi və formalarına görə çox müxtəlifdir. İkiləpəli bitkilərdə floral nektarlıqlar erkəkciklərin əsaslarında (zeytun); boruyabənzər quruluş şəklində yumurtalığın təpə hissəsində (astrakimilər); xüsusi orqanlarda-ballılqlarda yerləşirlər. Bəzən isə şəklini dəyişmiş erkəkciklər və ya staminodiyalar (steril erkəkciklər) nektarlıqlara çevrilirlər (zirinc) (şəkil 151).

Birləpəli bitkilərdə nektarlıqlar daxili səthi vəzili quruluşda olan cibcik şəklindədir. Onlar yumurtalığın oyuqlarında yerləşirlər. Nektarlıqlar daha dərində yerləşərlərsə, yumurtalığın səthinə



Şekil 149. Osmoforlar (nöqtelerle ifrazedici toxuma gösterilib); A-*Spartium junceum*; B-*Platanthera bijolia*; C-Nergizgülü (*Narcissus jonguilla*); Ç - Açı paxla (*Lipinus cruckshanksii*); D-*Dendrobium minax*

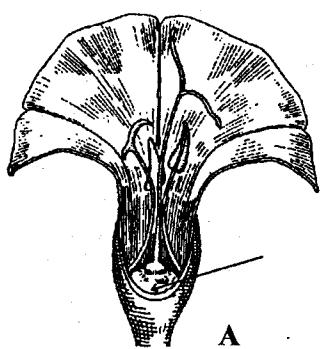
doğru çıkış kanallarına malik olurlar. Nektarlıqların ifrazedici toxuması kutikula ile örtülü epidermisden, bəzən isə subepidermal toxumadan formalasır. İfrazedici toxuma yaxınlığında ötürücü toxuma yerləşir. Nektarlıqların ifraz etdikləri şəkərlər ötürücü toxuma vasitəsilə floemadan alınır.



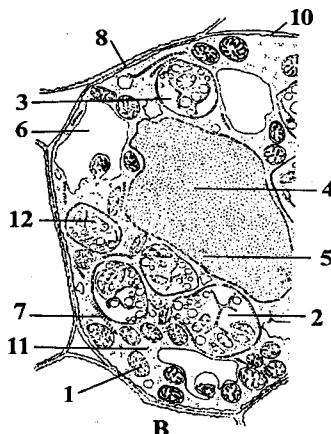
Şəkil 150. *Ceropegia sappeliaeformis* çiçeyində osmoforların sekresiya toxumasının kəsiyi. A-sekresiya fəaliyyətinin əvvəlində; B-sekret ifraz olunduqdan sonra hüceyrələrdə sitoplazmanın sıxlığı və epiderminin altında hüceyrələrdə nişastanın miqdarı azalmışdır. 1-sekretor epidermis, 2-nişasta

Nektar hüceyrə qılıfı, dağılmış kutikula və ya nisbətən zəif diferensiasiya etmiş nektarlıqlarda ağızçıqlar vasitəsilə ifraz oluna bilər. Kimyəvi tərkibinə görə nektar çox mürəkkəb olub, müxtəlif üzvi və qeyri-üzvi birləşmələrin sulu məhluludur. Nektarın tərkibində ən çox aşağı molekul cəkili şəkərlərə təsadüf edilir. Ayrı-ayrı bitkilərdə nektarın tərkibində fruktoza, qlükoza və ya saxaroza üstünlük təşkil edir, müxtəlif amin turşuları, zülallar, mayalanma və toxumun inkişafını stimullaşdırıran bioloji aktiv maddələr də olur.

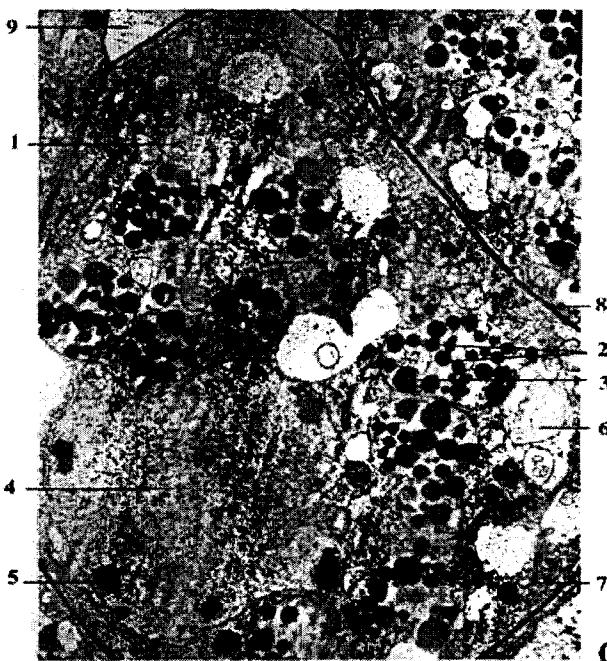
Taxilların çiçəkyanlığı. Taxillarda çiçəkyanlığının quruluşuna dair birmənalı fikir yoxdur. Bəzi alimlər hesab edirlər ki, ciçəkdə çiçəkyanlığı funksiyasını çiçəkyanı pərdələr – *lodikullar* oynayır. Onların sayı iki və ya üç olur.



A



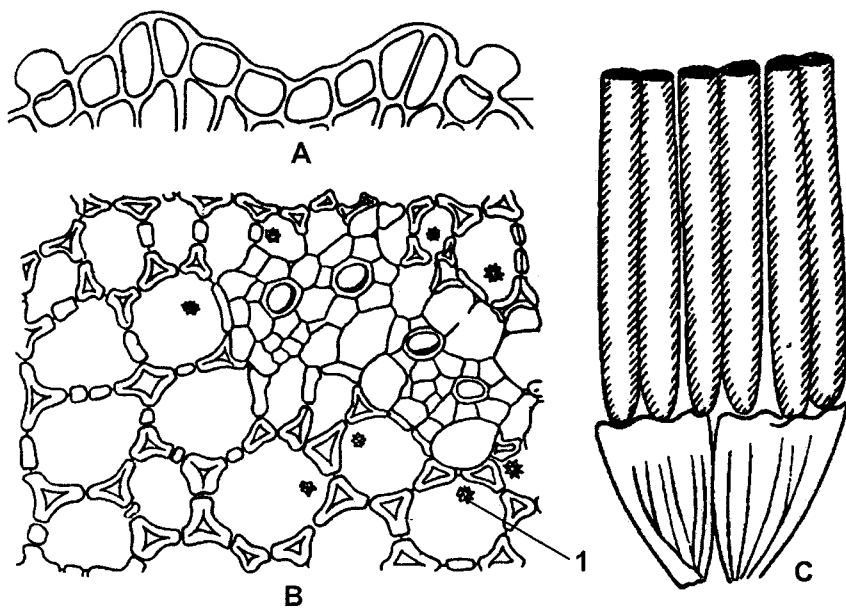
B



C

Şəkil 151. Çöl sarmaşığı (*Convolvulus arvensis*) çiçeyinin nektarlığı. A - xarici görünüşü (oxla nektarlıq göstərilib); B-nektarlıq hüceyrəsinin sxemi; C-elektron mikroskopu altında görünüşü $\times 12\ 000$: 1-mitochondri; 2-xloroplastlar; 3-plastoqlobulalar; 4-nüvə; 5-heteroxromatin; 6-vakuol; 7-dənəvər (qranal) endoplazmatik şəbəkə; 8-hüceyrə qılıfı; 9-hüceyrəarası; 10-plazmalemma; 11-polisom; 12-nişasta

Təkamül baxımından daha çox inkişaf etmiş taxillarda lodikullar reduksiyaya meyllidir. Lodikulların anatomiq quruluşunda bir sıra xarakter xüsusiyyətlər var. Epidermis hüceyrələri qalınlaşmış hüceyrə qılaflına malikdir. Hüceyrə qılaflının bəzi hissələrində qovuğabənzər qabarmalar (köpmələr) (şəkil 152, A) olur. Çox vaxt lodikulların apikal hissəsində ağızçıqlar və cüt hüceyrələr müşahidə edilir. Parenxim hüceyrələri eynicinslidir (süngər toxuma). Onların qılaflında hemisellülozanın yaratdığı qalınlaşmalar olur (şəkil 152, B). Lodikullarda nişasta və deməli, ehtiyat qida maddələri toplanır. Ayrı-ayrı taxillarda lodikulların ötürücü sistemləri müxtəlif dərəcədə inkişaf edir. Ümumiyyətlə isə, ötürücü toxuma yaxşı inkişaf edərək, çiçəyin ümumi ötürücü sistemi ilə birləşir. Bu halda, ötürücü boruların ətrafında çoxlu miqdarda kalsium-oksalat kristalları müşahidə edilir (şəkil 152, B). Bununla belə, əksər taxillarda lodikullarda ötürücü topalar olmur. Güman edilir ki, belə lodikullar yumurtalığın inkişafı üçün özündə



Şəkil 152. Qarğıdalı çiçəyində (*Zea mays*) lodikullar: A-lodikul epidermi; B-eninə kəsiyi; C-xarici görünüşü; 1-kristallar

ehtiyat qida maddələri toplayır, çicəyin su rejiminin tənzimlənməsində iştirak edir və çicəklənmə zamanı çicək pulcuqlarının açılmasına səbəb olurlar.

Çicəkyanlığının funksiyaları. Çicəkyanlığının əsas funksiyası tozlandırıcı həşəratları cəlb etməkdir. Bu passiv funksiya ilə yanaşı, çicəkyanlığı çicəyin həyatında mühüm rol oynayır. Erkəkcik və meyvəyarpaqlarından əvvəl inkişaf edən çicəkyanlığı hələ qönçədə ikən bu reproduktiv strukturları xarici mühitin əlverişsiz faktorlarından mühafizə edir. İkiqat çicəkyanlığı olan bitkilərdə bu funksiya ləçəklərlə müqayisədə daha möhkəm olan kasayarpaqlarının payına düşür. Kasayarpaqlarına möhkəmlik verən onlarda olan sklerenximadır.

Çicəyin inkişafının əvvəlki mərhələlərində çicəkyanlığında fotosintez prosesi həyata keçir. Fotosintetik aktivliyə əsasən kasayarpaqları malik olsa da, gönçə vəziyyətində olan çicəklərin ləçəklərində də çoxlu nişasta olur. Qönçə açıldıqca, nişasta hidroliz olunur, erkəkcik və meyvəyarpaqlarının ötürücü topalarına daşınır. Çicəklənmədən əvvəl çicəkyanlığına, sonradan isə erkəkcik və dişiciyə mineral maddələr, o cümlədən kalium, natrium, fosfor, kalsium daşınır.

Fotosintezin getməsi tənəffüs prosesini də aktivləşdirir. Tənəffüs nəticəsində ayrılan enerjinin bir hissəsi istilik şəklində yayıldığından, qönçənin daxilində temperatur həmişə yüksək olur, bu da çicəyin daxili hissələrinin inkişafına səbəb olur.

Çicəkyanlığı, xüsusən də epidermisi nazikdivarlı və nazik kutikulalı hüceyrələrdən təşkil olunmuş tac (ləçəklər) intensiv olaraq transpirasiya edir. Çicəklənmə dövründə transpirasiya aktivliyi yüksəlir. Bu, ləçəklərin erkən tökülməsinin səbəblərindən biridir. İkinci səbəb ləçəklərdə metabolik məhsulların-aşı maddələri, oksalatlar, efir yağıları və s.-nin toplanmasıdır.

Ləçəklər həşəratları cəlb edən xüsusi uçucu birləşmələr xaric edir. Bu maddələr dişicik ağızına düşmüş tozcuğun inkişafına da təsir edir.

Çicəkyanlığına nastik hərəkətlər xasdır. Bu hərəkətlərin hesabına çicəklər periodik (dövri) olaraq açılıb qapanır və əlverişsiz hava şəraitində erkəkcikləri, dişicikləri mühafizə edir.

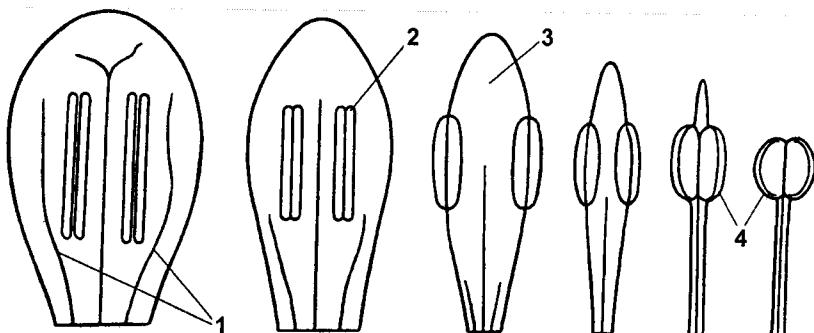
Erkəkcik (*Androsey*)

Bir çiçeyin bütün erkəcikləri birlikdə **androsey** (yunanca *andros* – kişi, *oikia* – ev) adlanır. Çiçəklərdə erkəciklərin sayı müxtəlif olur: səlhəbdə, kannada – bir, zanbaqkimilərdə – altı, küsdümotunda isə yüzlərlə erkəkcik olur. Hər bir yetişmiş erkəkcik erkəkcik sapi və tozluqdan ibarətdir. Tozluq bir-birindən bağlayıcı vasitəsilə ayrılmış iki yarımhissədən təşkil olunub.

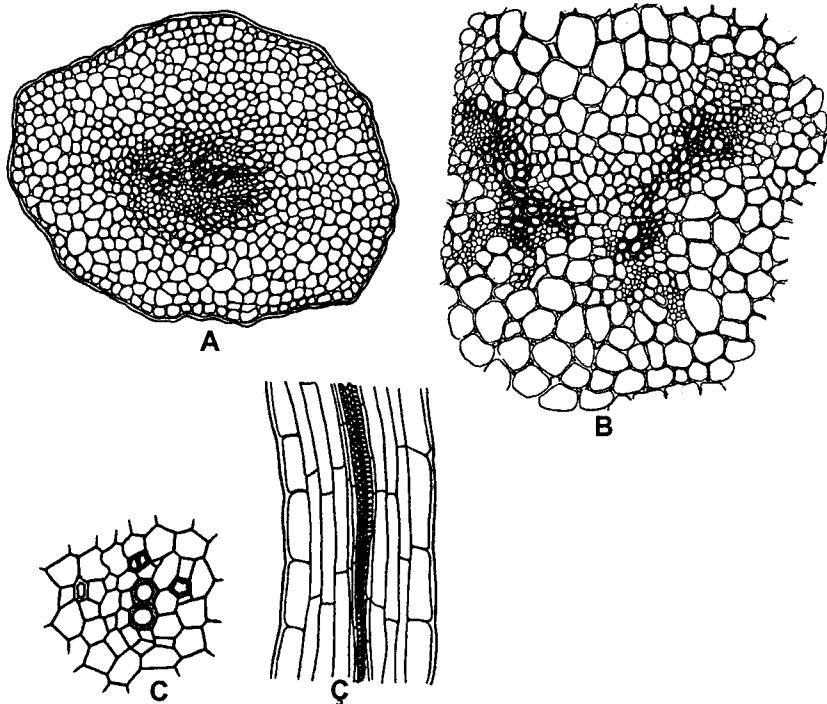
Əksər mütəxəssislərə görə, erkəciklər nəslə kəsilmiş çılpaq-toxumluların enli yarpaqşəkilli mikrosporofillərinin reduksiyası nəticəsində əmələ gəlmişdir. Mikrosporofillərdə üç damarcıq olur. Onların üst tərəfində orta (mərkəzi) və iki yan damarcıqların arasında dörd (orta damarın hər iki tərəfində iki mikrosporangi) uzunsov, xətti mikrosporangi yerləşir. Sonradan mikrosporangilər cüt-cüt birləşərək sinangilər əmələ gətirirlər. Belə erkəciklərdə steril toxuma çox olur. Bu tip erkəciklərə müasir örtülütoxumlarda maqnoliyanın bəzi növlərində təsadüf edilir. Sonrakı təkamül mikrosporofillərin steril hissələrinin tədricən azalması-reduksiyası ilə getmişdir. Nəticədə sinangilər (birləşmiş mikrosporangilər) kənarlara doğru yerlərini dəyişmiş, bir-birlərinə yaxınlaşaraq birləşmiş və dördyüvalı tozluğa çevrilmişlər. Mikrosporofilin aşağı hissəsi erkəkcik sapına (steril toxumanın qalığı), orta hissəsi bağlayıcıya (steril toxumanın qalığı), yuxarı hissəsi isə tozluğun (mikrosporangilərin birləşməsindən əmələ gələn) üstündə olan xüsusi çıxıntıya başlangıç vermişdir. Bu çıxıntı əksər bitkilərdə sonradan reduksiya etmişdir (şəkil 153).

Erkəciklərin əsas funksiyası tozcuq dənələrini əmələ gətirməkdir. Tozcuq dənələri tozluq yuvalarında inkişaf edir. Lakin bəzi erkəciklərin tozluqları olmaya bilər. Belə steril erkəciklər **staminodiya** adlanır. Staminodiyalar özünü bəzi bitkilərdə (maqnoliya, su zanbağı) erkəkcik və ləçək arasında olan aralıq törəmə, digər bitkilərdə isə çiçeyin nektar ifraz edən sekresiya elementi kimi aparır.

Erkəkcik sapi erkəciciyi çiçək yatağına birləşdirir. Bəzi çiçəkli bitkilərdə erkəkcik sapi o qədər qısalmış olur ki, tozluq oturaq şəkil alır. O, sadə quruluşdadır (şəkil 154).



Şəkil 153. Lövhəşəkilli mikrosporofillərin təkamülünün mərhələlərini əks etdirən sxem: 1-damarcıqlar, 2-iki mikrosporanginin əmələ gətirdiyi sinangi, 3-bağlayıcı, 4-dörd mikrosporanginin əmələ gətirdiyi sinangi



Şəkil 154. Erkəkcik sapının anatomik quruluşu: A-zanbaqda (*Lilium*) erkəkcik sapının eninə kəsiyi; B-eninə kəsiyin bir hissəsi; C-gavalıda (*Prunus*) erkəkcik sapının ötürüçü topasının eninə kəsiyi; Ç-noxudda (*Pisum sativum*) erkəkcik sapının uzununa kəsiyi

Erkəkcik sapı xaricdən nazik kutikula ilə örtülmüş, uzunsov hücerləri olan epidermis toxuması ilə əhatə olunmuşdur (şəkil 154, C). Kutikula bəzən olmaya da bilər. Epidermisdə çoxlu trixomalar və ağızçıqlar olur. Ağızçıqlar həmişə açıqdır. Epidermis hüceyrələri yarpaqda olduğu kimi çox sıx yerləşməmişdir.

Epidermisdən altda nazik qılaflı parenxim hüceyrələrindən ibarət əsas toxuma yerləşir. Əsas toxumada hüceyrəarası sistem zəif inkişaf etmişdir. Hüceyrə vakuollarında pigmentlər olur. Erkəkcik sapında mərkəzi yeri ötürücü topa tutur. Adətən, topa bir ədəd olur, lakin erkəkcik sapı yasti və ya lentşəkilli olduqda, topaların sayı üçə çata bilir. Ötürücü topa bütün sapboyu keçərək tozluğun əsasında və ya bağlayıcını əmələ gətirən toxumada qurtarır. Topa çox iri olur. Topada floema ksilemaya görə zəif inkişaf edir. İkiləpəli bitkilərdə topa amfikribral, birləpəlilərdə isə kollateral olur. Erkəkcik sapında mexaniki toxuma olmur.

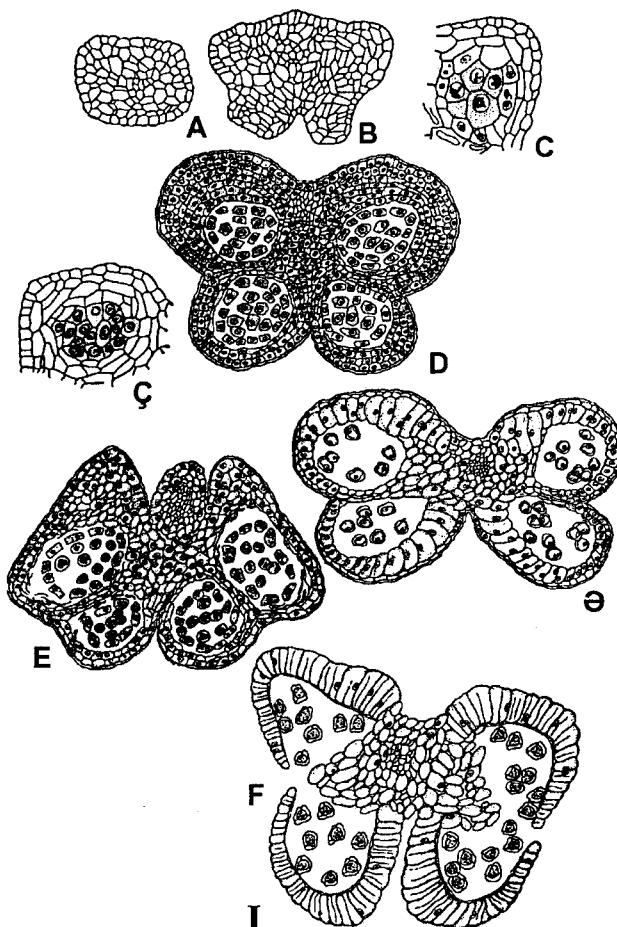
Bağlayıcı erkəkcik sapını davam etdirərək, tozluq hissələrini birləşdirir. Bağlayıcı parenxim toxumadan təşkil olunmuşdur. Erkəkcik sapından uzanan ötürücü topa bağlayıcıda davam edir və təpə hissəsinin yaxınlığında qurtarır. Mikrosporanginin (tozluq yuvası) daxili hissəsində yerləşən bağlayıcı hüceyrələrinin qılaflarında lentşəkilli ikinci qalınlaşmalar əmələ gələ bilir.

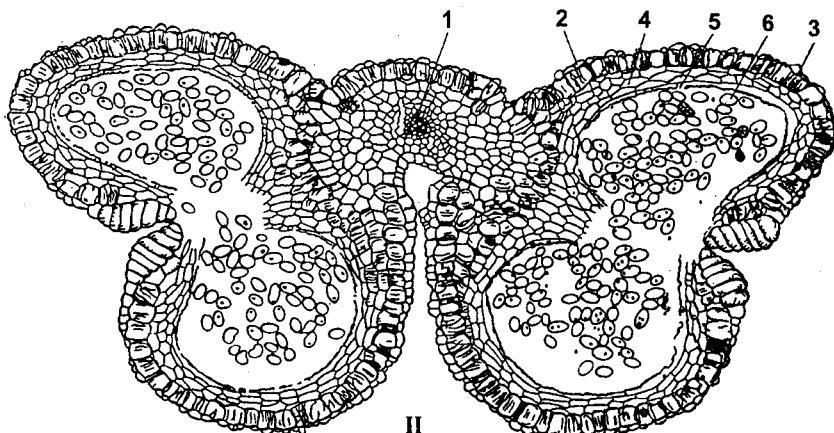
Tozluq mürəkkəb quruluşdadır. O, steril toxumanın qalığı olan bağlayıcının hər iki tərəfində cüt-cüt yerləşmiş dörd mikrosorangi dən əmələ gəlmişdir. Çiçəkli bitkilərdə ayrı-ayrı mikrosorangilər tozluq yuvaları adlanır. Tamamilə sporogen (arxespor) toxumadan təşkil olunmuş tozluq yuvalarının sayı, adətən, dörd olur. Lakin çox vaxt qonşu mikrosorangilər arasında, onları birləşdirən divar dağılır və tozluqlar ikiyuvalı olur. Bəzən isə mikrosorangilər arasında bütün divarlar dağılır və tozluq biryuvalı olur. Parazit arsetobium bitkisində əvvəlcədən yalnız bir mikrosorangi olduğundan tozluq da biryuvalı olur (şəkil 155). Bəzi bitkilərdə tozluğun quruluşu daha mürəkkəbdir. Məsələn, küsdümotukimilərdə tozluqda steril eninə arakəsmələrin əmələ gəlməsi hesabına tozluq yuvalarının sayı artır. Yarıparazit bağabuc bitkisində horizontal və vertikal arakəsmələrin yaranmasında nəticəsində 50-ə qədər tozluq yuvası olur.

Tozluqda iki mühüm proses həyata keçir: mikrosporogenez və

mikroqametogenez. Cavan tozluqlarda hər bir tozluq yuvasının mərkəzində olan arxespor hüceyrələr meyoz yolla bölünərək mikrosporları əmələ gətirirlər (mikrosporogenez). Mikrosporlar isə tozluqdə cüccərərək erkək qametofitə – tozcuq dənəsinə çevrilirlər (mikroqametogenez).

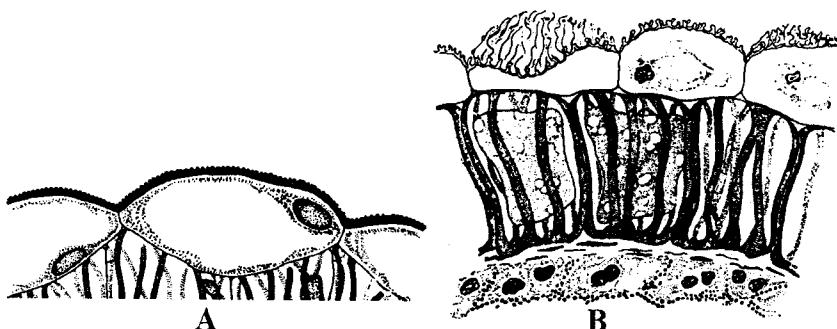
Erkəkciklərin əsası çiçək yatağında qabarcıqlar şəklində qoyulur. Nazikdivarlı hüceyrələrdən təşkil olunmuş qabarcıqdan tozluq formalaşır. Ontogenezin erken mərhələlərində tozluq epidermis ilə əhatə olunmuş eynicinsli meristem hüceyrələrdən təşkil





Şəkil 155. I-Tozluğun inkişafı. A, B-tozluğun inkişafının başlangıcı; C, Ç-arkespor toxumanın formalaşması; D, E-tozluq yuvalarında tozcuq dənələrinin formalaşması; E, F-fibroz qatın formalaşması. II-zanbaqda (*Lilium philadelphicum*) tozluğun eninə kəsiyi: 1-bağlayıcı, 2-epiderma, 3-endotesiya, 4-orta qatlar, 5-tapetum, 6-tozcuq dənələri

olunur. Erkəkcik sapı isə çiçək açmazdan əvvəl interkalyar böyümə nəticəsində inkişaf edir. Qabarcıq eninə kəsiyində dörd-qanadlı görünüş alıqdə tozluğun anatomik diferensiasiyası gedir (Şəkil 155). Hər bir qanadda epidermisin altında iri insial hüceyrələr yaranır. Onların perekinal bölünməsi nəticəsində mikrosporanginin iki: xarici-parietal və arxespor və ya sporogen toxumağa başlangıç verən daxili qatı əmələ gəlir. Arxespor hüceyrələri meyoz yolla bölünərək və ya bilavasitə mikrosporositə çevrilirlər. Epidermis və parietal qatın törəmələri isə tozluğun divarını əmələ gətirirlər (Şəkil 156, 157). Tozluq divarı epidermis, subepidermal toxuma-fibroz qatı və ya endotesiya və parenxim toxumadan təşkil olunmuşdur. Parenxim toxuma degenerasiya edən qata və tapetuma differensasiya edir (Şəkil 155 II). Primitiv tozluqlar üçün epidermis tipik quruluşda olur. Epidermis hüceyrələrinin xarici divarları qalınlaşır və kutikula ilə, bəzən isə mum qatı ilə örtülür. Hüceyrələrdə xromoplastlar görünür. İxtisaslaşmış tozluqlarda epidermis olmaya da bilər. Onda örtüçü toxuma rolu fibroz qatı-endotesiya oynayır.

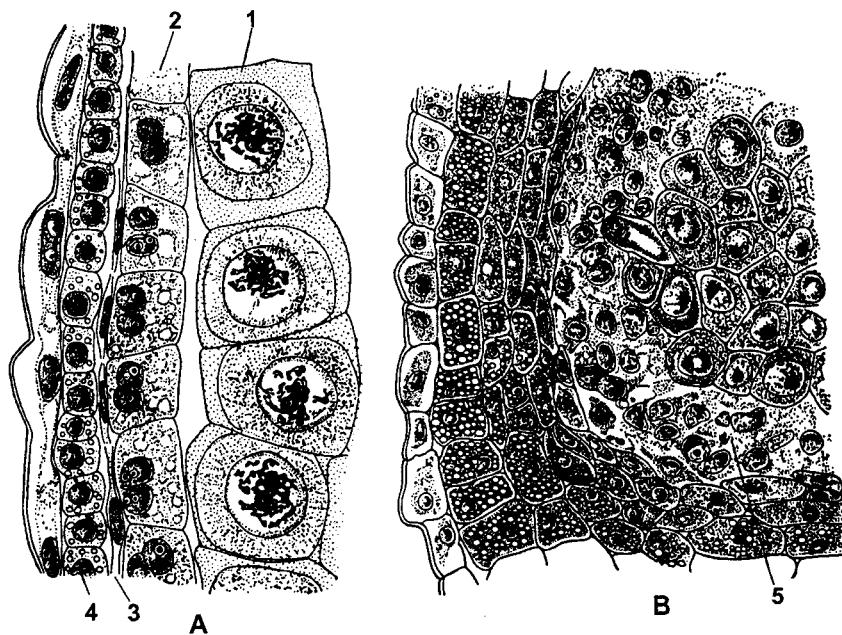


Şekil 156. Tozluğun kuruluşu. A-Pionda (*Paeonia anomala*) yetişmiş tozluğun bir hissesi; B-Troxodendronda (*Troxodendron araboides*) tozluq yuvasının divarının bir hissesi

Parietal qatın hüceyrələrinin periklinal bölünməsi nəticəsində **endotesiya** qatı yaranır. Endotesiya epidermis və bir neçə parenxim hüceyrə qatının altında yerləşir. Hüceyrə divarlarının daxili tərəfində tozluğun açılmasına səbəb olan müxtəlif qalınlaşmalar olduqda, endotesiya fibroz qatı adlanır. Fibroz qatı bir və ya bir neçə iri hüceyrələr qatından ibarət olur. Hüceyrələr hüceyrə divarlarında torvari və ya spiral qalınlaşmala malik olub, çox zaman hüceyrə tərkiblərini itirirlər. Tozluq yetişdikdə və açılmağa hazır olduqda (və ya tozcuq dənələri yetişib, tökülməyə hazır olduqda) fibroz qatı öz inkişafını tamamilə başa çatdırır. Bu zaman hüceyrələrin antiklinal və daxili tangental divarlarında nazik zolaqlar şəklində epidermis qatına perpendikulyar olan ikinci qalınlaşmalar əmələ gəlir. Bu tozluğun qeyri-bərabər quruyub sıxlımasına, yarılmışına və əmələ gəlmış çatdan tozcuq dənələrinin ətrafa səpələnməsinə səbəb olur. Endotesiya tozluğun açılmasında iştirak etmədikdə hüceyrə divarlarında qalınlaşmalar olmur (kartof və s.). Bu, tozluqdə ən inkişaf etmiş qatdır. Güman edilir ki, mikrosporangi divarının ən xarici qatı məhz endotesiyadır. Epidermis isə mikrosporofilə aid edilir. Yəni çiçəkli bitkilərdə mikrosporangi mikrosporofil epidermisi ilə əhatə olunmuşdur.

Tozluq divarının ən daxili qatı tozluq yuvalarını tamamilə örtən - döşəyici qat və ya **tapetumdur**. Bəzi bitkilərdə tapetum iki

və daha çox qatdan ibarət olur. Tapetum parietal qatın törəmələrindən və arxesporun xarici qatından əmələ gələ bilər. Bu qatın hüceyrələri iri, nazik divarlı, qatı sitoplazmalı, iki və ya çoxnüvəli olur. Sitoplazma dənəvərdir. Tapetumun cavan hüceyrələri birnüvəli olur. Sonradan mitoz bölünmələr nəticəsində nüvələrin sayı artır. Nüvələr çox vaxt öz aralarında birləşərək iri poliploid nüvələr əmələ gətirirlər. Mikrosporogenez prosesində tapetum aktiv iştirak edir. O, bioloji aktiv maddələr və fermentlər sintez edir, arxespor (sporogen) toxumaya qida maddələrinin daşınmasında mühüm rol oynayır. Tapetum hüceyrələri dağılır və qida mənbəyi kimi mikrosporların formalaşması zamanı istifadə olunur (şəkil 157).



Şəkil 157. Tozluq yuvasının divarının quruluşu. A – Buğdada (*Triticum*) tozluq yuvasının dördqatlı divarının uzununa kəsiyi. Mikrosporların ana hüceyrəleri meyzon profazasında (1); ikinüvəli hüceyrələri olan ifrazedici tapetum (2); orta qat (3) degenerasiya etmişdir, fibroz qatda (4) lentşəkilli qalınlaşmalar hələlik əmələ gəlməyib. B – Zanbaqda (*Lilium*) tozluq yuvasının eninə kəsiyi. Tozluq yuvasının divarı çoxqatlıdır, tapetum plazmodilər (5) əmələ gətirir

Yaxşı formalaşmış tapetumu olmayan bitkilərdə tozluq yuvalarının təşkil olunduğu sporogen hüceyrələrin hamısı mikrosporlara çevrilmir. Onların çoxu degenerasiya edir və qalan hüceyrələrin qidalanmasına sərf olunurlar.

İnkişafın müəyyən mərhələlərində nüvə, mitoxondri, ribosom, diktiosom, zülal, lipid və karbohidratların miqdarda artması tapetum hüceyrələrinin yüksək metabolik aktivliyə malik olmasını göstərir. Mikrosporlar bir-birlərindən ayrıldıqda tapetum hüceyrələri dağılır və yetişmiş tozluqda lövhə şəklində qalırlar. İki tip tapetum müəyyən edilir: sekretor (və ya vəzili) və amöbəbənzər (və ya plazmodial). Sekretor tapetuma daha çox təsadüf edilir. Bu qat vəzili hüceyrələrdən təşkil olunur və ifrazat toxuma funksiyası daşıyır (şəkil 157 A). Amöbəbənzər tapetumda hüceyrələrin qılaflı parçalanır və protoplazmalar ümumi kütlədə qovuşur. Yaranmış bu çoxnüvəli quruluş *periplazmodi* adlanır. Tozcuq yetişdikcə, plazmodi (membranla əhatə olunmuş çoxnüvəli protoplazma kütləsi) ana tozcuq hüceyrələrini və cavan mikrosporları qida ilə təmin etməklə, tədricən dağılır (şəkil 157 B).

Tapetum və endotesiya arasında bir və ya bir neçə nazik qılaflı, çox iri olmayan hüceyrələr qatı yerləşir. Bu, degenerasiya edən orta qatdır. Ana mikrospor hüceyrələrinin meyoz bölünməsi zamanı onlar qonşu hüceyrələr tərəfindən dağılır, sixılır və udulur. Ona görə də tozcuğun yetişməsi və tapetumun dağılmışından sonra tozluq yuvası xaricdən yalnız epidermis və endotesiya ilə əhatə olunur (şəkil 156 A).

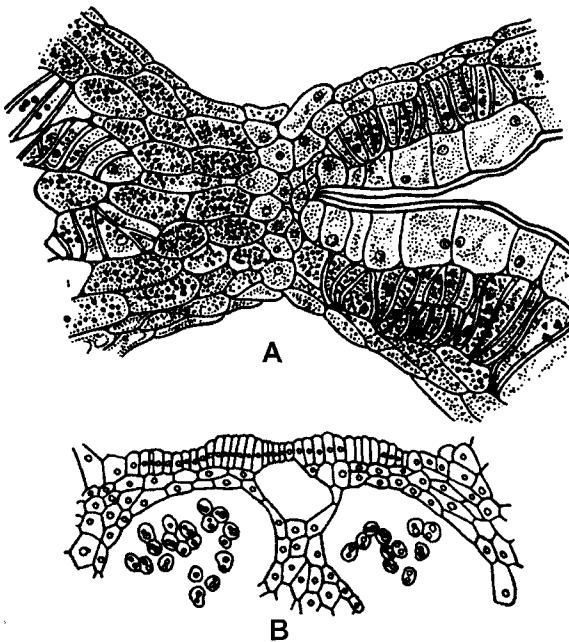
Tozluğun açılması zamanı əmələ gələcək yarığın yerində asanlıqla dağılan nazikdivarlı hüceyrələr qatı yaranır (şəkil 158).

Mikrosporogenez və mikroqametogenez

Tozluq yuvaları-mikrosporangilərdə mikrosporların əmələ gəlmə prosesi **mikrosporogenez** adlanır. İnkişaf etməkdə olan mikrosporanginin mərkəzində yerləşmiş ilkin sporogen hüceyrələr müəyyən sayıda bölünmələrdən sonra, ana mikrospor hüceyrələrinə (mikrosporositlər) başlanğıc verir.

Tozluq yuvalarında yerləşən diploid ana mikrospor hüceyrələri – mikrosporositlər inkişafın əvvəlki mərhələlərində sıx birləşmiş

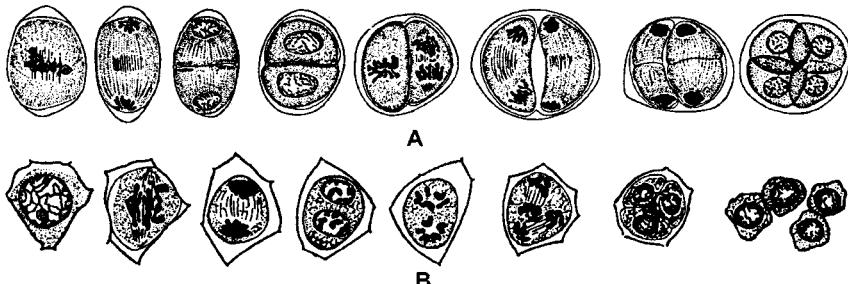
vəziyyətdə olurlar (şəkil 155). Müəyyən ölçülərə çatdıqda onlar bir-birindən ayrılır, həlmeşik qalın qilafla – kalloza ilə örtülürlər və bölünməyə başlayırlar. Ana mikrospor hüceyrələr meyoz yolla bölünür və hər birindən dörd haploid mikrospor əmələ gəlir.



Şəkil 158. Qonşu tozluq yuvaları arasında tozluq divarının bir sahəsi: A-Zanbaq (*Lilium*); B-Pomidor (*Lycopersicum esculentum*); parçalanan epidermis hüceyrəleri kiçikdir, onların altında hava kamerası yaranır

Müxtəlif çiçəkli bitkilərdə mikrospor tetradasının formalasması eyni getmir. Bunula əlaqədar olaraq, iki tip mikrosporogenez müəyyən edilir. Bunlar *suksessiv* yaxud ardıcıl, *simultant* və ya eyni zamanda baş verən mikrosporogenezdir.

Onlar meyoz və sitokinezin ardıcılığına görə fərqlənir. Birləşən və bəzi ikiləpəlilərdə hər meyoz bölünmədən sonra sitokinez gedir, hüceyrə qilafla əmələ gəlir, qız hüceyrələr yaranır, yəni birinci meyoz bölünmədən sonra mikrospor diadası, ikinci meyoz bölünmədən sonra tetrada əmələ gəlir (ardıcıl və ya suksessiv tip) (şəkil 159 A).



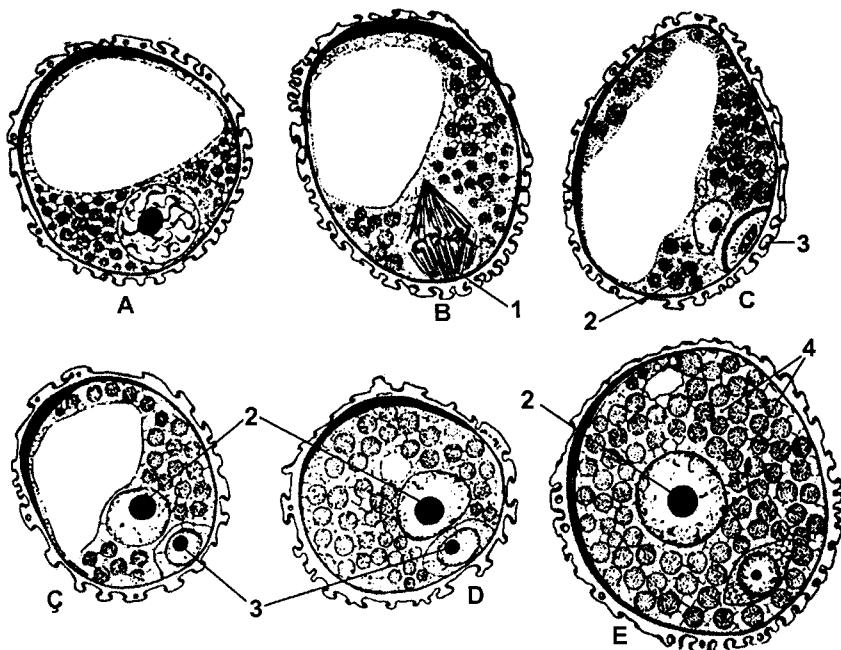
Şəkil 159. Mikrospor tetradasının əmələ gəlməsi: A - Zanbaqda (*Lilium*) hüceyərə divarlarının yaranmasının suksessiv tipi; B - Pionda (*Paeonia anomala*) simultant tip

İkiləpəlilərin əksəriyyətində gələcək mikrosporları ayıran hüceyərə qilafları yalnız ikinci meyoz bölünmədən sonra əmələ gəlir (şəkil 159 B), yeni birinci bölünmədən sonra qız hüceyərələrə ayrılma getmir. Əmələ gəlmış nüvələr elə həmin anda yenidən bölünür və yalnız bundan sonra gələcək mikrosporları bir-birindən ayıran hüceyərə divarları yaranır (eyni zamanda baş verən və ya simultaneous tip).

Yaranmış mikrospor tetradası müəyyən vaxt **kalloza** polisaxaridindən təşkil olunmuş ümumi örtüklə – qilafla birləşmiş vəziyyətdə qalır. Kalloza meyozdan əvvəl və ya onun başlangıcında mikrosporosit, həmçinin mikrosporlar tərəfindən xaric edilir. Belə hesab edilir ki, kalloza ilə əhatə olunmaq mürəkkəb və çox-qatlı mikrospor divarının formallaşmasını asanlaşdırır. Mikrosporlar formalasdıqdan sonra, kalloza və mikrosporositə (ana mikrospor hüceyəsindən) məxsus örtük əriyir və tetradada hüceyərləri bir-birindən aralanır. Bu zamana qədər hər bir mikrospor ətrafında onun öz örtüyü-sporoderma əmələ gəlir. Sporoderma xarici-ekzin və daxili-intin qatlarından ibarətdir. Tetradə mərhələsi əksər vaxt qısamüddətli olur və mikrosporlar çox tez bir-birindən aralanırlar. Nadir hallarda, mikrosporlar bir-birindən aralanmadan tozcuq dənələri tetradası əmələ gətirir (elodeya, su qamışı, şəhçəyi, süpürgə kolu). Küsdümotukimilərdə tozcuq dənələri 64 hüceyrdən ibarət daha iri törəmədə birləşmişlər. Səhləbkimilərdə isə həşəratla tozlanma ilə əlaqədar yaranmış xüsusi uyğunlaşma nəticəsində bütün tozcuqlar **polliniya** adlanan vahid

bir kütlə daxilində qalırlar.

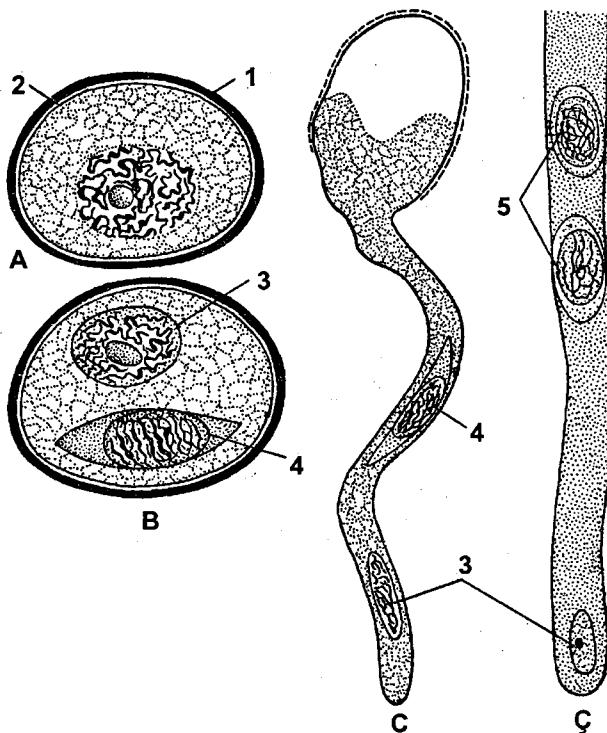
Formalaşmış mikrospor bir haploid nüvəsi olan hüceyrədir. Mikrospor böyükür. Bu zaman nüvəni hüceyrə qılafinə sıxışdırın mərkəzi vakuol əmələ gelir. Mikrospor qatı sitoplazmaya malikdir. Sitoplazmada ehtiyat (nişasta, lipidlər, zülallar) və bioloji aktiv maddələr (vitaminlər, böyümə aktivatorları və ingibitorları) toplanır, suyun miqdarı çox az olur (10-14%). Bundan sonra mikrospor bölünməyə başlayır (şəkil 160).



Şəkil 160. Mikrosporun I bölünməsi. A-mikrospor; B-mikrospor nüvəsi bölünmə prosesində (metafaza); C-vegetativ və generativ hüceyrələrin əmələ gəlməsi; Ç, D-generativ hüceyrənin vegetativ hüceyrəyə daxil olmasının başlanması; E-generativ hüceyrə tamamilə vegetativ hüceyrəyə daxil olmuş və iy formasını almışdır; 1-metafaza lövhəsi, 2-vegetativ hüceyrə, 3-generativ hüceyrə, 4-nişasta dənələri

İkinci mitoz bölünməyə yalnız generativ hüceyrə məruz qalır. Generativ hüceyrənin bölünməsi ilə qametogenez başlayır. O, vegetativ hüceyrə daxilində bölünməklə, iki hərəkətsiz sperma

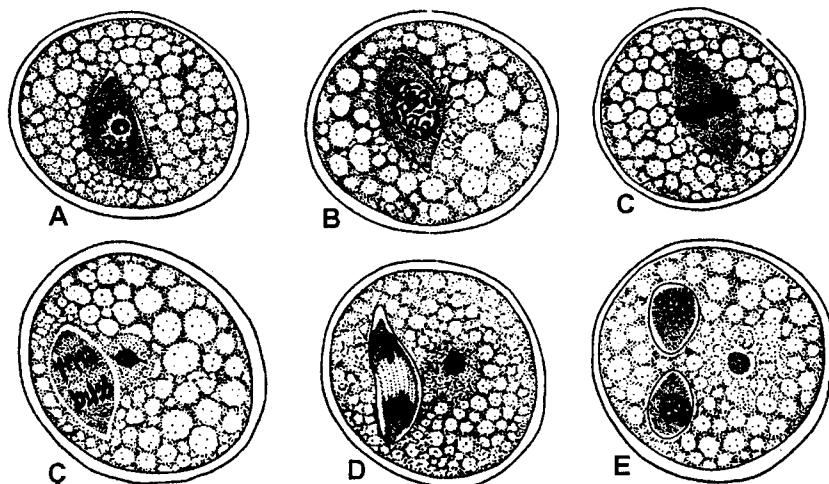
əmələ gətirir. Sperma iri nüvəyə, sıx sitoplazmaya malik olan, nazik, şəffaf örtükə əhatə olunmuş hüceyrədir. Beləliklə, erkək qametlərin əmələ gəlməsi mikrosorangi dərlidə yerləşdiyi vaxt tozcuq dənəsinin daxilində gedir. Lakin örtülü toxumlu bitkilərin əksəriyyətində ikinci mitoz bölünmə, yəni generativ hüceyrənin bölünməsi tozlanmadan sonra, tozcuq dənəsinin cürcərməsi zamanı yaranmış tozcuq borusunda gedir (şəkil 161). Tozcuq dənəsinin bütün tərkibi – sitoplazma, vegetativ və generativ hüceyrələr əmələ gəlmış tozcuq borusuna keçir.



Şəkil 161. Mikrospor və onun cürcərməsi. A-mikrospor; B-tozcuq dənəsi; C-tozcuq borusunun formalaşması; Ç-tozcuq borusunun bir hissəsi

Tozcuq borusunda generativ hüceyrə bölünərək iki sperma – erkək qametləri əmələ gətirir (şəkil 162). Vegetativ hüceyrə isə rüşeym kisəsinin plazmasına qarışaraq itir. Mikrosorangilər quru və isti havada açılırlar. Bu prosesi endotesiya (mikrosorangi divari-

nın xarici qatı) və ona söykənmiş hüceyrə qılafinda qeyri-bərabər qalınlaşmaları olan epidermaaltı hüceyrlər həyata keçirir.



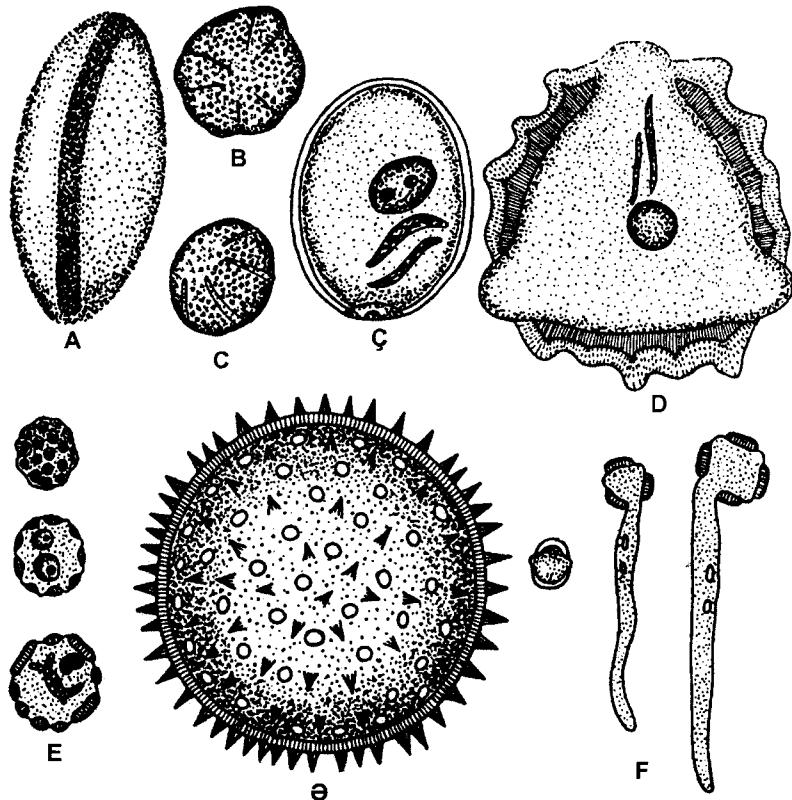
Şəkil 162. Generativ hüceyrənin bölünərək iki sperma əmələ gətirməsi. A – vegetativ və generativ hüceyrələri olan tozcuq dənəsi; B-D – generativ hüceyrənin nüvəsinin ardıcıl bölünmə fazaları; C-E – iki spermanın əmələ gəlməsi

Tozcuq örtülütoxumlu bitkilərin erkək qametofitidir. Tozcuğun vezifəsi erkək qametləri (spermaları) yaratmaqdır. Forma, ölçü və hüceyrə qılafinin quruluşuna görə tozcuq dənələri çox müxtəlidir: kürevari, ellipsvari, sapşəkilli (şəkil 163) və s. Ölçülləri 2 (yaddaşçıçıyi) – 250 mkm (balqabaq) olur.

Tozcuğu əhatə edən divar mikrosporun divarıdır. Divar tozcuq dənəsi mərhələsində tam inkişafını bitirmiş olur (şəkil 164).

Tozcuq dənəsinin divarı (sporoderma) mürəkkəb quruluşda olub, müxtəlif bitkilərdə çox fərqlidir. Örtülütoxumlarda tozcuq divarı mikrospora olduğu kimi iki əsas; daxili - intin və xarici-ekzin qatlarından ibarətdir (şəkil 165). Bəzi bitkilərin tozcuq divarında ekzin üzərində üçüncü – perin qatı yerləşir. Onun əmələ gəlməsində tapetum periplazmodisi iştirak edir. Perin qatı ekzin ilə çox möhkəm birləşmir və asanlıqla dağlır. İntin nazik, zərif və çoxtəbəqəli qatdır. O, pektin maddələrindən və sellülozadan

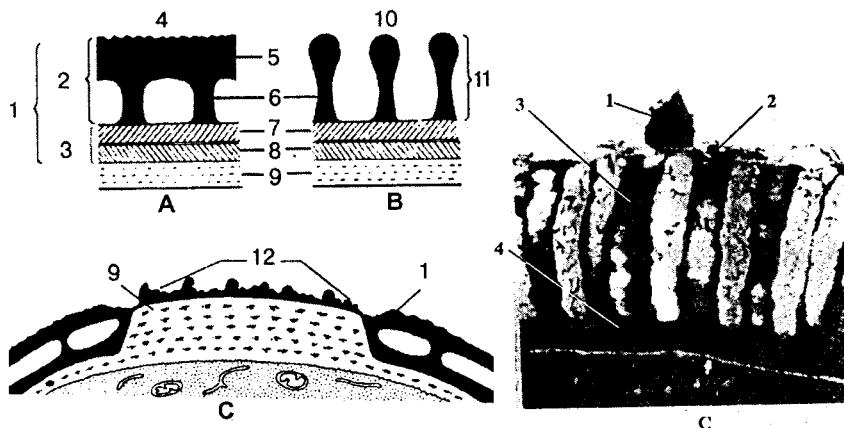
təşkil olunduğu üçün çox elastikdir. Bunun mühüm əhəmiyyəti var. Belə ki tozcuq dənəsinin küçərməsi zamanı intin güclü gərilir və sifonogen hüceyrələrdən inkişaf edən tozcuq borusunu əmələ gətirir.



Şəkil 163. Müxtəlif bitkilərin tozcuq dənələri: A-İriçək magnoliya (*Magnolia grandiflora*); B-Pion (*Paeonia wittmanniana*); C-Humenocrater *bituminosus*; Ç-Ayriq (*Elytrigia elongata*); D-Qanqal (*Corduus acanthoides*); E-Axirantes (*Achyranthes aspera*); Θ-Xətmi (*lavatera*) və yaddaş çiçəyi (*Myosotis silvestris*); F-Tütünün (*Nicotiana alata*) küçərmmiş tozcuq dənələri

Ekzin intinlə müqayisədə qalın və bir neçə qatlıdır. Tərkibində çox davamlı, turşu və qələvılərdə həll olmayan sporopollenin karbohidratının olması ona möhkəmlik verir və o, sərt xarici mühitin təsirinə davam gətirir. Ekzin bir sıra xüsusiyyətlərinə

görə liqnin və kutinə yaxındır. İki tip ekzin müəyyən edilir: **tektat** (şəkil 164, A) və **pilat** (şəkil 164, B).



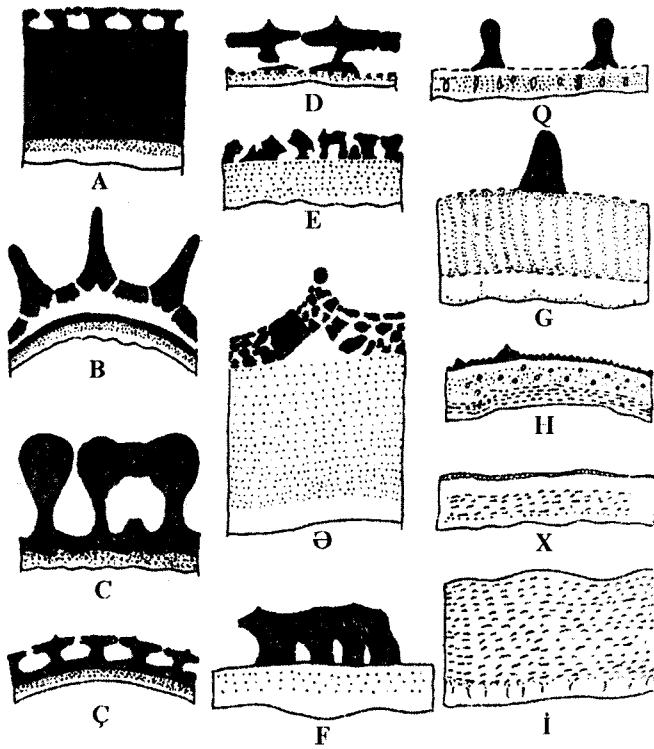
Şəkil 164. Tozcuq divarının təşkil olunmasını izah edən sxem: A-C: 1-ekzin, 2-sekzin, 3-nekzin, 4-örtücü ekzin, 5-örtük (tektum), 6-bakula – mil, 7-nekzin – 1; 8-nekzin – 2; 9-intin; 10-çubuqvari ekzin; 11-çubuq (pilum); 12-apertura zonası. Ç - birləpəli tropik *Heliconia nutans* bitkisində yetişmiş tozcuq dənəsinin örtüyünün distal səthinin mikrofotoşəkli: ekzin bir-birindən çox aralı və ayrı-ayrı səthləri (2) olan tikanlardan (1) ibarətdir. İntinin xarici qatında kanallar (3) yaxşı inkişaf edib, daxili qatda radial və tanqental istiqamətlənmiş mikrofibrillər (4) görünür; oxla plazmatik membran göstərilmişdir

Tektat tipli ekzin mürəkkəb tağlı quruluşa malikdir. Üst tərəfi **tektum** adlanan örtük əmələ gətirir. Örtüyü sütunabənzər millər saxlayır.

Pilat tipli ekzində xarici səth çoxlu çubuğabənzər millərdən yaranmışdır. Bu millər **pilum** adlanır.

Beləliklə, ekzin mürəkkəb quruluşda olub, xarici tektum; mil-lər; millərin əsasında yerləşən nekzin-1 və ən daxili nekzin-2 qatlarından ibarətdir.

Birinci və ikinci qatları çox vaxt ümumi **sekzin** adı altında birləşdirirlər. Birincidən üçüncü qata qədər **ektekzin**, dördüncü qat isə **endekzin** adlanır. Endekzin ektekzindən nazik olur. O, xırda



Şekil 165. Tozcuq dənəsinin divarının ultraquruluşu (elektron mikroskopundan alınmış görüntüsü). Qara rənglə – ekzin, ağ və ya nöqtələrlə initin göstərilmişdir. A-Ç qalın ekzin qatı intini xarici mühitdən ayırr. A-*Malvaviscus arboreus*, B-*Cosmos bipinnatus*, C-*Lilium longiflorum*, Ç-*Silene vulgaris*; D-İ daxili qatları xarici mühitlə sərbəst münasibətdə olan örtük. D-*Gladiolus gandavensis*, E-*Populus alba*, Θ-*Crocus vernus*, F-*Potamogeton pectinatus*, Q-*Thalassia hemprichii*, Ğ-*Canna generalis*, H-*Persea americana*, X-*Najas flexilis*, İ-*Amphibolis*.

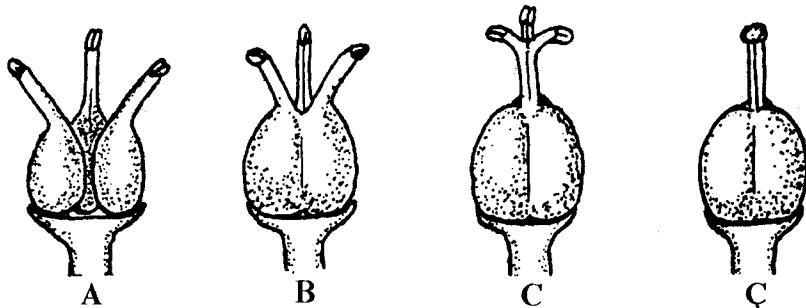
qranullar və ya nazik lövhələrdən əmələ gelmişdir, bəzən isə quruluşuz olur. Ektekzin qalın və mürekkeb quruluşdadır. Sütunlu ektekzinə daha çox, sıx qranullardan əmələ gelmiş qranulyar ektekzinə isə nadir hallarda təsadüf edilir. Primitiv çiçəkli bitkilərdə ektekzin homogen olur. Onun səthi hər bir növ üçün xarakter olan mürekkeb naxışlarla örtülmüşdür. Müeyyən hissələrdə dəliklər və **aperturalar** (ekzinin nazilmiş hissələri) olur. Aperturalar yerləşmə və formalarına görə çox müxtəlidirlər. Yerləşmələrinə görə plo-

yar, zonal (ekvator və ya ona paralel xətlər boyu) və qlobal (bütün səth boyu bərabər paylanmış) aperturalar müəyyən edilir. Formalarına görə aperturalar şırımlı və məsamələrlə bölünürlər.

Aperturalarda intin qatı nazikdir və ya heç olmur. Tozcuq dənəsinin cüccərərək əmələ gətirdiyi tozcuq borusu bu hissələrdən çıxır. Bu sahədə intinin tərkibində çoxlu ferment olur. Fermentlər dişicik ağzına tozcuq dənəsi düşdükdə çox aktivləşir. Birleşəli-lərdə məsamələr çox sadə quruluşdadır. Çox vaxt bir mikrospor da və ya tozcuq dənəsində bir məsamə olur. İkişərəklilikdə isə məsamələr mürəkkəb quruluşludur. Mürəkkəb məsamələr adətən üç ədəd (nadir hallarda az) olur və mikrosporun və ya tozcuq dənəsinin ekvatorunda yerləşirlər.

Dişicik (*Ginesey*)

Ginesey (yunanca *gynaikeios* – qadın) – bir və ya bir neçə dişicik əmələ gətirən meyvəyarpaqlarının məcmusudur. İki tip ginesey müəyyən edilir: apokarp – meyvəyarpaqları sərbəstdir, hər birindən bir dişicik əmələ gəlir və sinkarp-meyvəyarpaqları bir-ləşərək bir dişicik əmələ gətirir (şəkil 166).



Şəkil 166. Meyvəyarpaqlarının birləşməsi: A-sərbəst meyvəyarpaqları; B-yumurtalıq hissədə birləşmiş meyvəyarpaqları; C-nisbətən birləşmiş (müəyyən hissələrdə) stilodiler; Ç-tam birləşmə

Dişicik yalnız örtülütoxumlu bitkilərə xas quruluş olub, çiçeyin ən vacib hissəsidir və ondan meyvə formalaşır. Dişicik formasına görə içərisində yumurtacıqlar olan qapalı borunu xatırladır. O, yumurtalıq, stilodiy (meyvəyarpağının uzanmış yuxarı hissəsi) və

onun üzərində yerləşən dişicik ağızından ibarətdir. Bir neçə meyvəyarpağının stilodiləri birləşərək sütuncuq əmələ gətirir. İçərisində yumurtacıqlar olan qapalı yumurtalıq və tozcuğu qəbul edən dişicik ağızı dişiciyin əsas hissələridir.

Meyvəyarpaqları *karpella* da adlanır. Meyvəyarpaqları yarpaqşəkilli meqasporofillərdən əmələ gəlmışdır. Anatomik quruluşuna görə meqasporofillər vegetativ yarpaqlara uyğundur. Xaricdən ağızçıqları olan epidermislə əhatə olunmuş, daxildə isə ötürüçü topalar və mezofil yerləşir. Ötürüçü topalardan ən irisi orta damarı əmələ gətirir. Meyvəyarpaqlarının yarpaq mənşəli olmasını bəzi hallarda çiçəyin quruluşunda təsadüf edilən anomaliyalar da sübut edir. Məsələn, sırgagülündə adı meyvəyarpağının əvəzinə yaşıł yarpaq formalşa bilər. Qızılıgül, çinqilotunda bəzən çiçəyin apikal meristemindən ginesey əvəzinə yarpaqlı zoğ inkişaf edir. Bu, *proliferasiya* hadisəsi adlanır (latınca *proles* – nəsil, zoğ; *ferre*-daşıməq).

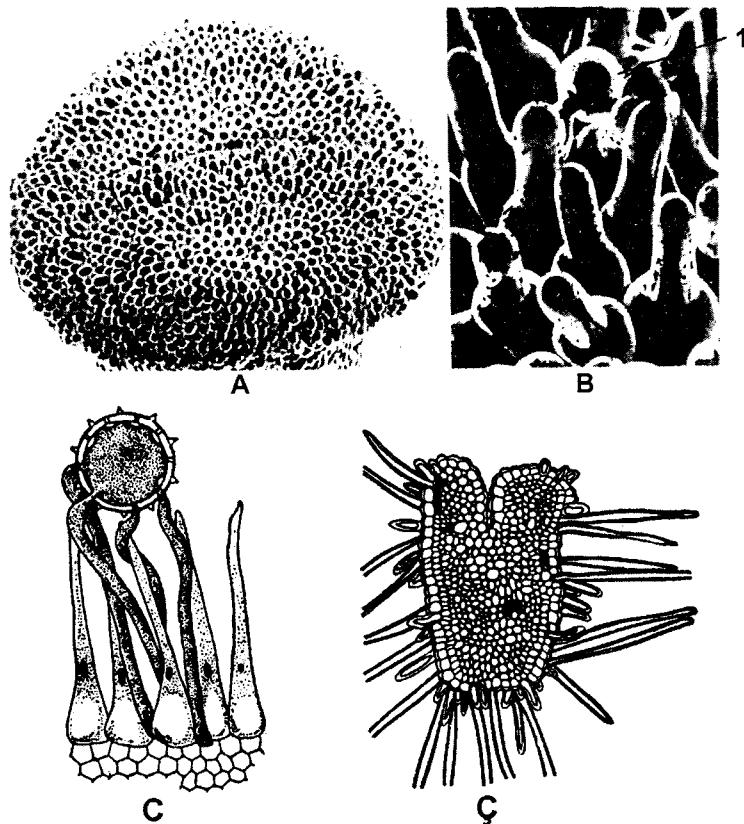
Dişicik ağızı. Dişicik ağızının funksiyası tozcuğu qəbul etmək, onun cücərməsi üçün əlverişli şərait yaratmaqdır. O, çiçəkdə maddələr mübadiləsinin tənzimlənməsində iştirak edir, tozcuq borusunun böyüməsini istiqamətləndirə bilir.

Dişicik ağızının səthi qatı sitoplazması və böyük nüvəsi olan irihüceyrəli epidermislə örtülmüşdür. Dişicik ağızı iki tipdə olur: çox miqdarda maye – sekret ifraz edən rütubətli dişicik ağızı və sekreti zəif ifraz edən quru dişicik ağızı. Ona görə də dişicik ağızı epidermisi vəzili epidermis adlanır.

Dişicik ağızı nadir hallarda hamar olur. Dişicik ağızının səthini örtən epidermis hüceyrələri əmzik formasında olur (şəkil 167, A, B). Səth əmziksiz quruluşda da ola bilər. Əmziklərin hüceyrə divarlarının quruluşu çox mürəkkəb olub çoxqatlıdır (məsələn, çovdarda bu qatların sayı altıdır). Bəzən epidermis hüceyrələri uzanaraq uzun və ya qısa tükcük'lərə çevrilirlər (şəkil 167, C,Ç).

Rütubətli dişicik ağızının ifraz etdiyi maye – sekretin tərkibində lipidlər, fenol birləşmələri, o cümlədən qlikozidlər olur. Qlikozidlərin hidrolizi zamanı şəkərlər, amin turşuları və s. əmələ gəlir. İfraz olunan sekret müxtəlif həşəratların qidasını təşkil edir. Bu, çarraz tozlanma üçün çox əlverişlidir. Quru dişicik ağızı kutikula ilə örtülmüşdür. Kutikula isə pellikula – zülal pərdə ilə əha-

tə olunub. Kutikulada çatlar olur. Pellikula maddələri əmzik hüceyrələrinin sitoplazmasının xarici tərəfində əmələ gelir. Burada dənəvər tərkibli mikrocisimciyə rast gəlmək olar.



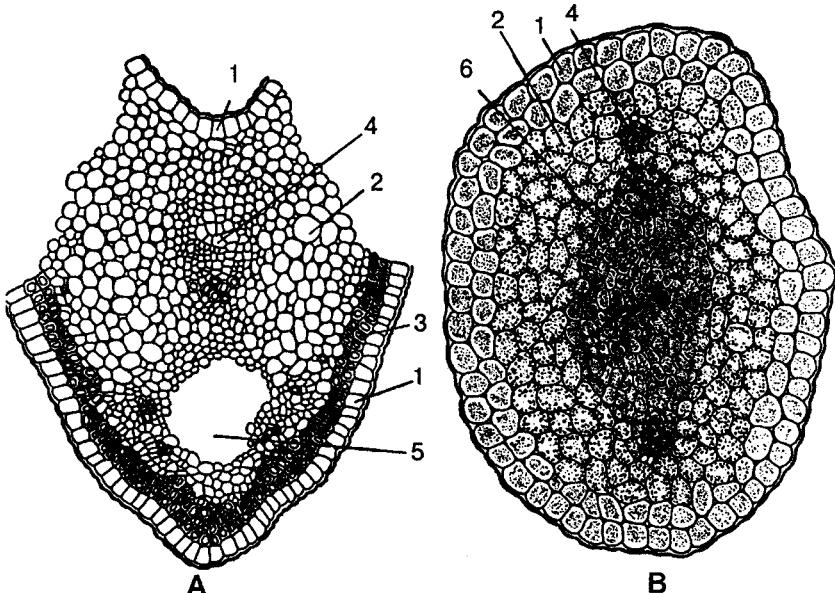
Şəkil 167. Dişicik ağızının səthi. A-Kələmin (*Brassica oleracea*) yetişməmiş dişicik ağızı, əmziklər bir-birinə sıxlımlıdır; $\times 100$ B-yetişmiş dişicik ağızı, əmziklərin əsasları köpmüş vəziyyətdədir (1-tozcuq dənəsi); $\times 460$. C-dişicik ağızının trixomaları. Ç-noxudda (*Pisum sativum*) dişicik ağızının trixomaları

Epidermisin altında sitoplazma ilə zəngin hüceyrələr yerləşir. Onlar protoplazmanın quruluşu və funksiyasına görə epidermis hüceyrələrinə oxşar ola bilər. Bu halda epidermis və ondan altda yerləşən hüceyrələr birlikdə tozcuğun cücməsini stimullaşdırın vəzili toxumanı əmələ getirir və dişicik ağızı həm quruluş, həm də

funksiyasına göre nektarlıqlara oxşayır. Vəzili hüceyrələrin altında dişicik ağızının kecid toxuması yerləşir. Burada vəzili hüceyrələr olmur. O, sütuncüğün ötürüçü toxuması ilə sərhədlənir.

Dişiciyin quruluşunun səciyyəvi cəhəti vəzili toxumanın təkcə dişicik ağızını yox, daxili səthdə, tozcuq borusunun uzandığı sahələri də əhatə etməsidir. Bu toxuma tozcuq borusunun sütuncuqda uzanmasını asanlaşdırır və onu inkişafi üçün lazımlı olan qida maddələri ilə təmin edir. Vəzili toxuma keçirici, transmission və ya stiqmatid toxuma (sitoloji və fizioloji cəhətdən dişicik ağızı toxuması ilə oxşarlığına görə) adlanır və bir neçə qat hüceyrələrdən ibarət olur.

Sütuncuq. Xaricdən sütuncuq epidermis qatı ilə əhatə olunmuşdur (şəkil 168). Epidermis hüceyrələri sıx yerləşir, xarici divarları qalın olub kutikula ilə örtülmüşdür. Ağızçıqlar müşahidə edilir. Epidermisdən altda parenxim toxuma yerləşir. Parenxim qatında divarı qalın mexaniki toxuma hüceyrələrinə və ötürüçü



Şəkil 168. Dişicikdə sütuncuğun eninə kəsiyi. A-noxud - *Pisum sativum*; B-*Myrica gale*. 1-epidermis, 2-parenxima, 3-mexaniki toxuma, 4-ötürücü topa, 5-hava boşluğu, 6-ötürücü toxuma.

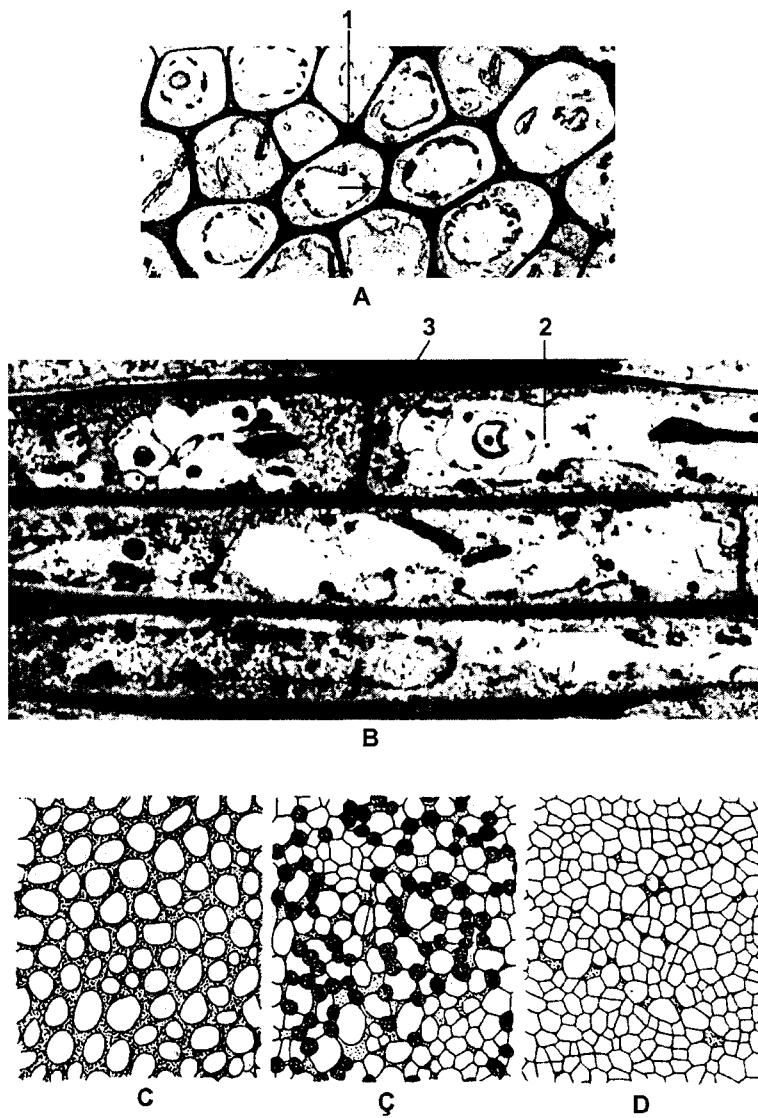
topalara rast gəlinir. Sütuncuğun quruluşu xüsusi ötürüçü toxumaya malik olması ilə seçilir. Sitoloji xüsusiyyətlərinə görə, bu toxuma dişicik ağızının vəzili toxumasına bənzəyir. Ötürüçü toxuma hesabına tozcuq borusu sütuncuq boyu uzanır və qida maddələrilə təmin edilir. Sütuncuqlar qapalı və nadir hallarda açıq olur. Açıq sütuncuqların mərkəzində kanal olur. Bəzi bitkilərdə isə sütuncuq yarıqapalıdır. Belə sütuncuqda ötürüçü toxuma bir tərəfdən sütuncuq kanalı ilə sərhədlənir.

Qapalı (bütvö) sütuncuqlarda ötürüçü toxuma atmalar (bəzən bir iri atma) əmələ gətirir. Bu atmalar əsas toxumaya daxil olur və ya ötürüçü topalarla birləşir. Ötürüçü toxuma hüceyrələri onları əhatə edən əsas toxuma hüceyrələrindən fərqlənir. Bu hüceyrələr uzunsovudur, divarlarında plazmodesmalar olur. Hüceyrələrdə plastidlər, çoxlu sayda mitokondri, ribosomlar (polisomlar) və böyük vakuol olur.

Ifrazedici hüceyrələrdə olduğu kimi, bu hüceyrələrdə də quruluş və funksiyalarında polyarlıq (qütblük) meydana çıxır. Sito-plazmanın çox hissəsi hüceyrənin ifrazat (sekretor) qütbündə, əks tərəfdə isə vakuol yerləşir. Ötürüçü toxuma hüceyrələrinin divarları qatlı, qalınlaşmış (bəzən nazik) və pektin maddələri ilə zəngin (şəkil 169) olur.

Tozcuq borusu ötürüçü toxumanın hüceyrəalarından keçir. Bu zaman ötürüçü toxumanın hüceyrələrinin quruluşunda əvvəlcədən müəyyən dəyişikliklər baş verir. Hüceyrə divarları şisir, yumşalır, hüceyrəarası əlaqələr zəifləyir. Hüceyrələrin protoplazmasında da dəyişiklik baş verir, sitoplazma azalır, hüceyrələr büzüşür və ölürlər (şəkil 169, D).

Kanalə malik açıq tipli sütuncuqlarda ötürüçü toxuma bütün kanalı örtür. Hüceyrələr əmzik formalıdır. Hüceyrələrin kanala tərəf divarları kutikula ilə örtülü olur, tərkiblərində nişasta toplanır. Tozcuq borusu səthboyu və yaxud toxumanın daha dərin qatları ilə uzanır. Tozcuq borusunun hüceyrələr arasında uzanması hüceyrəarası maddənin həll olmasına səbəb olur. Əksər bitkilərdə dişicik ağızı və sütuncuq mayalanmadan sonra ölürlər və quruyurlar. Nadir hallarda yetişmiş meyvənin yumurtalığında dişicik ağızı və sütuncuq saxlanılır.



Şekil 169. Sütuncuğun ötürücü toxuması. Peru pomidorunda (*Lycopersicum peruvianum*) tozlanmamış çiçeyin sütuncuğunun uzununa (A) $\times 5000$ və eninə (B) $\times 3000$ kəsikləri. Ötürücü toxuma hüceyrələri uzanmış, ilk qılaf (oxla göstərilmişdir) və hüceyrəarası maddə ilə (1) əhatə olunmuşdu; hüceyrələr vakuollaşmış (2) və plazmodesmlar (3) vasitəsilə əlaqəlidirilər. C-D tozcuq borusunun böyüməsi ilə əlaqədar olaraq ötürücü toxumanın dəyişməsi; C-tozcuq

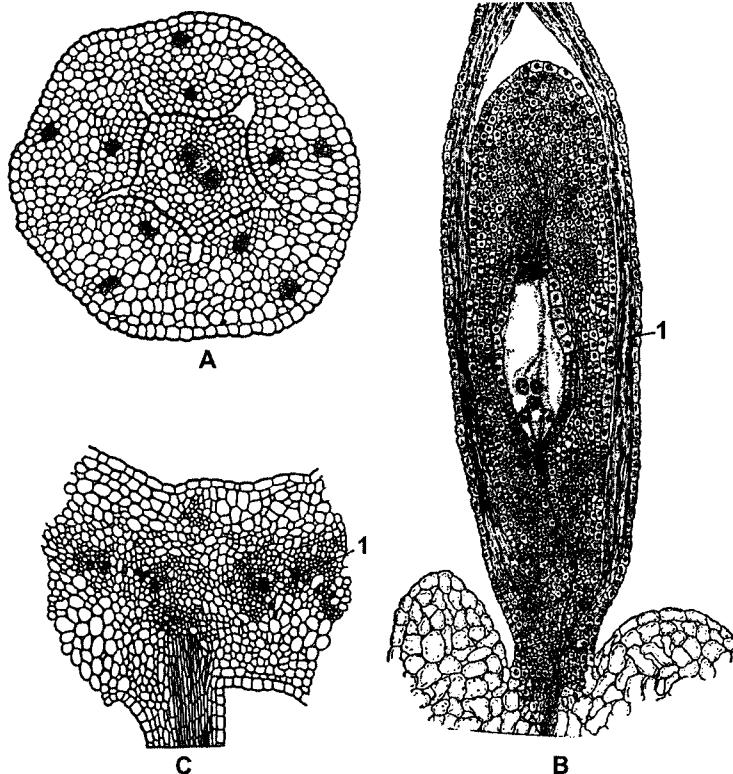
borusu olmadan; Ç-qatı sitoplazması olan cavan tozcuq boruları ilə birlikdə; D-sitoplazması az olan köhnə tozcuq boruları ilə birlikdə. Hücyerə divarları kollenximanı xatırladan şəkildə qalınlaşmışdır (C); Tozcuq boruları bu qalınlaşmaları yox edir (Ç), ötürü toxuma hüceyrələrinin həcmi azalır. Köhnə tozcuq borularını seçmək mümkün deyil

Yumurtalıq dişiciyin aşağı genişlənmiş hissəsidir. Yumurtalığın daxili boşluğu biryuvalı və ya bir neçə yuvalı olur. Burada yumurtacıqlar inkişaf edir. Yumurtalıq yumurtacıqları qurumaqdan, temperatur dəyişikliyindən, həşəratlar tərəfindən yeyilməkdən qoruyan rütubətli kamera rolunu oynayır. Yumurtacıqlarda meqasporogenez (megasporlardan dişi qametofitin əmələ gəlməsi) prosesi gedir. Yumurtacıqların yumurtalığa birləşən yeri **plasenta** adlanır.

Cavan yumurtalıq mayalanmaya qədər sadə quruluşda olur (şəkil 170, A). Xaricdən yumurtalıq ağızçıqlara malik, üzəri kutikula və tükcük'lərlə örtülmüş epidermislə əhatə olunmuşdur. Epidermis altında bəzən qalındıvarlı hipoderma olur. Yumurtalıq xloroplast və çox da böyük olmayan hüceyrəaralarına malik nəzikdivarlı parenxim toxumadan təşkil olunub. Yumurtalığın daxili səthində meyvəyarpaqların kənarları boyu ötürü toxuma yerləşir və sütuncuğa qədər uzanır. O, meyvəyarpağının daxili epidermisindən əmələ gelir. Epidermis hüceyrələri sitoplazma ilə zəngindir. Onların hüceyrə divarları selikləşir və hüceyrələr əriyir. Selik suyu saxlaya bildiyindən yumurtalığın daxili həmişə nəm olur. Bu da yumurtacıqların qurumasının qarşısını alır və onların inkişafi üçün əlverişli şəraitin yaranmasına səbəb olur.

Mayalanmadan sonra yumurtalıq bir neçə dəfə böyür və histoloji diferensiasiya gedir. Mexaniki toxuma elementləri inkişaf edir. Onlara ötürü topaların floemasında daşlaşmış hüceyrələr şəklində, meyvənin lətində və bərk qat kimi daxili hissəsində – endokarpda rast gəlinir. Meyvə yetişərkən epidermisin xarici divarının kutinləşməsi güclənir və mum qatı əmələ gelir.

Yumurtalığın ötürü topaları meyvəyarpaqlarının kənarı və ya onların birləşmə yeri, həmçinin, arxa tərefi boyu uzanır. Meyvəyarpaqlarında sonradan saxələnən üç topa əmələ gelir. İki yan topadan çıxan saxələnmə yumurtacıqlara qədər uzanır.



Şəkil 170. Dişiciyin yumurtalığının quruluşu. A-Andızda (*Inula*) cavan yumurtalığın eninə kəsiyi; B-Bataqlıq qurucasında (*Gnaphalium uliginosum*) yumurtalığın uzununa kəsiyi: 1-gələcək perikarpın qapanmış daxili qatlari; C-noxudda (*Pisum sativum*) yumurtalığın qarın tikişinin kəsiyi: 1-boruların diferensiasiyasının başlanması.

Əgər çiçək dişiciküstü olub, aşağı yumurtalığa malikdirse, ötürücü topalarда floema və ksilema çevrilmiş (və ya döndərilmiş) vəziyyətdə olur (şəkil 143 D). Ötürücü topalar arasıkəsil-mədən dişiciyin sütuncuğu boyu uzanır.

Meyvəyarpaqlarının kənarlarının birləşmə yeri **qarın tikişi** adlanır. Burada parenxim hüceyrə qatları çoxdur. Onlar dairəvi olub, sıx yerləşirlər. İlkin ötürücü elementlərə rast gəlmək olar. Onlar tək-tək və ya qruplarla (3-5 olmaqla) yerləşirlər. Mexaniki toxuma elementləri yoxdur (şəkil 170, C).

Yumurtacıq toxumun sələfidir. O, yumurtalığın plasentasında eynicinsli meristem hüceyrələrdən ibarət küt uca malik qabarcıqdan inkişaf edir. Onun əmələ gəlməsində subepidermal (epidermisin altında) qatın bir neçə hüceyrəsi iştirak edir. Epidermis hüceyrələri antiklinal bölündüyü halda, onlar periklinal bölünürler.

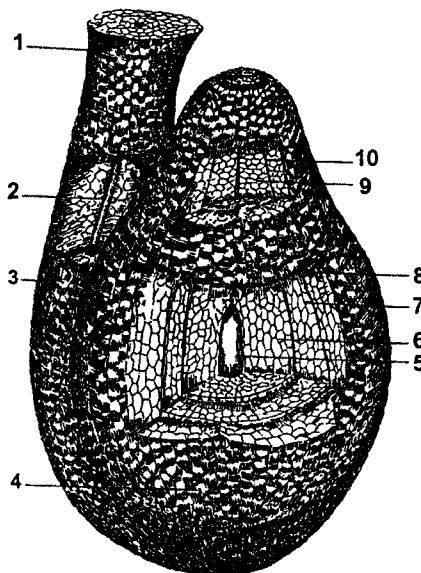
Yumurtacıqlar dişiciyin yumurtalığında yerləşən çox da böyük olmayan törəmələrdir. Müxtəlif bitkilərdə yumurtalıqda yumurtacıqların sayı çox geniş intervalda: birdən (buğda, arpa, gavalı, albalı, günəbaxan) bir neçə min (xaş-xaş) və milyonla qədər (səhləb) dəyişə bilir. Yumurtacıqların sayı çox olduqda, onların hamısı fertil olub toxum əmələ gətirir, yaxud da bir qismi degenerasiya və reduksiya edə bilir. O zaman bu yumurtacıqlardan yalnız biri fertil olur.

Yumurtacıqdə meqasporogenez – diş qametofitin əmələ gəlməsi və mayalanma prosesləri həyata keçir. Mayalanmadan sonra (nadır hallarda isə mayalanma getmədən) yumurtacıq inkişaf edərək toxuma çevrilir.

Yumurtacıq nusellus, intequment (bir və ya çox), xalazalar, funikulus (yumurtacıq ayağı) və mikropiledən ibarətdir. Bəzi embrioloqlara görə burada *rafa* (funikulusun nusellusa paralel yerləşən hissəsi) da olur (şəkil 171).

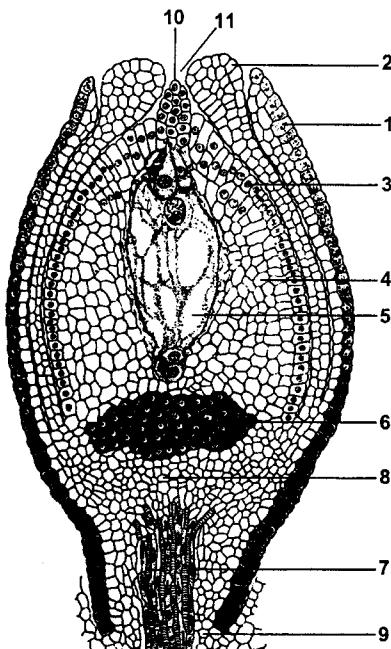
Nusellus – yumurtacığın mərkəzi hissəsidir. Burada həm vegetativ, həm də sporogen hüceyrələr olur. Nusellusda meqasporogenez prosesi həyata keçir. Nusellus bir (birörtülü yumurtacıq) (şəkil 173, A) və ya iki (ikiörtülü yumurtacıq) (şəkil 172; 173, B) **intequmentlə** mühafizə olunur. İntequmentlərin sayı dəyişkən olsa da, iki intequmentli yumurtacıqlar daha geniş yayılmışlar. Belə yumurtacıqlar biteqmal (latınca *bi* – iki dəfə, *teqmen* – örtük) adlanır. Xarici intequmentin əsası daxili örtükdən sonra qoyulsa da, o daha güclü inkişaf edir.

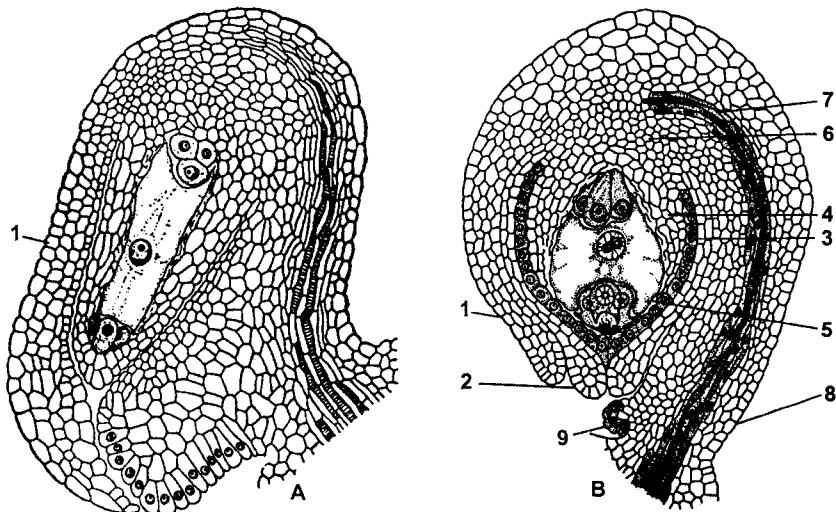
Bəzi bitkilərdə (ağcaqayın, çətirkimilər və s.) yumurtacıq uniteqmal, yəni birörtülü olur. Uniteqmallıq əvvəlcədən olan iki örtüyün birləşməsi və ya birinin reduksiyası nəticəsində yaranır. Nadir hallarda isə yumurtacıqlar əvvəlcədən birörtülü olur. Bir qisim bitkidə daxili örtüyün parçalanması hesabına örtüklərin sayı üç olur. Parazit bitkilərdə çiçəyin quruluşunun bəsitleşməsilə əla-qədar olaraq intequmentlər tamamilə reduksiya edir, çılpaq və ya



Şəkil 171. İkiörtülü anatrop yumurtacıq. 1-funikulus; 2-rafa topası; 3-rafa; 4-xalaza; 5-rüşeym kisəsi; 6-nusellus; 7-daxili intequment; 8-xarici intequment; 9-endostom (mikropilenin daxili intequment hesabına əmələ gələn hissəsi); 10-ekzostom (mikropilenin xarici intequment hesabına əmələ gələn hissəsi)

Şəkil 172. Qırxbuğum (*Polygonum coriarium*) - Ortotrop yumurtacıqın quruluşu. 1-xarici intequment; 2-daxili intequment; 3-nusellusun epidermisi; 4-nusellus; 5-rüşeym kisəsi; 6-hipostaza; 7-ötürücü topa; 8-xalaza; 9-funikulus; 10-obturator; 11-mikropile



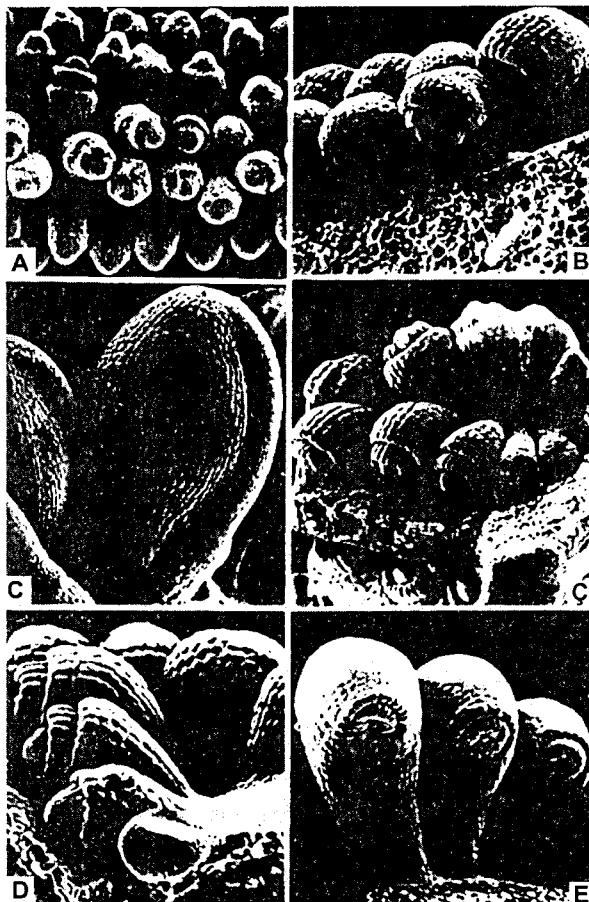


Şəkil 173. Birörtülü və ikiörtülü yumurtacıqlar. A-Yançıçekli buşıya (*Bussia lateriflora*) bir intequmentlə (1); B-Sibir zümrud çiçəyi (*Scilla sibirica*); 1-xarici intequment; 2-daxili intequment; 3-nusellusun epidermisi; 4-nusellus; 5-rüseym kisəsi; 6-xalaza; 7-ötürücü topa; 8-funikulus; 9-obturator

ateqmal yumurtacıqlar əmələ gelir. İntequmentlər yumurtacığın mühafizə edir və qida mənbəyi rolunu oynayırlar. Onlar nusellusu həlqəşəkilli yaxalıq kimi əhatə edir və onun yuxarı hissəsində çox böyük olmayan dəlik – *mikropile* qalır (şəkil 174).

Mikropile tozcuq borusunun rüseym kisəsinə daxil olduğu yerdir. Mikropile daxili (endostom) və ya xarici intequment (ekzostom), yaxud da hər ikisinin hesabına yarana biler (şəkil 171). Mikropilenin xarici intequment hesabına əmələ gələn hissəsi daxili intequmentin əmələ gətirdiyi hissəsilə uyğun gəlməyə bilər. O halda, mikropile düz yox, ziqqakşəkilli olur (şəkil 175, A).

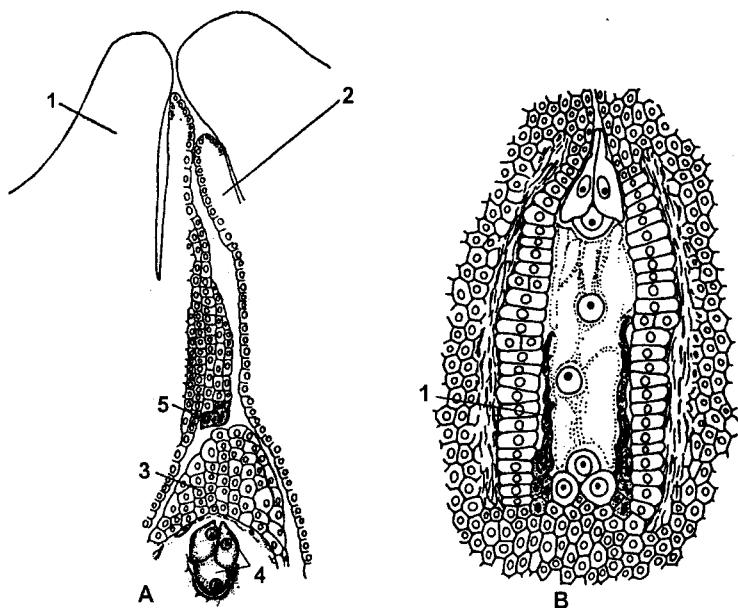
Xalaza yumurtacığın eks qütbü olub, onun bazal, qaidə hissəsini əmələ getirir. Burada nusellus, intequmentlər və funikulus birləşərək ümumi bir toxuma yaradırlar. Ona görə də onlar arasında sərhəd aydın görünmür. Toxumanın ölçüləri müxtəlif olur. Bəzi bitkilərin toxumasında hüceyrələrin sayı iki-üç (şəkil 176, A), digər bitkilərdə isə daha çox olur (şəkil 176, B).



Şəkil 174. İnkışaf etməkdə olan yumurtacıqların mikrofotoşəkilleri (skaner edən mikroskop). A-Qonaqotu (*Passiflora rasemosa*): anatrop əyrilik, xarici və daxili intequmentlərin əsasları görünür; B-*Passiflora verspitillo* bitkisində nusellusun böyüməsi və yetişmiş anatrop (C) yumurtacıq; C-E - Qaraçörəkotu (*Agrostemma gracile*) yumurtacığında əsası qoyulmuş intequmentlər (C, D) və yetişmiş yumurtacıqlar (E)

Funikulus-yumurtacıq ayağı yumurtacığı plasentaya birləşdirir və yumurtalıqdan qida maddələrinin daşınmasını təmin edir. Plasentadan yumurtacıq ayağına ötürücü topa keçir və xalazada, nadir hallarda isə, intequmentlərdə davam edir. Yumurtacıq ayağı çox qısa və ya uzun olur. Bəzən isə heç olmur və belə yumur-

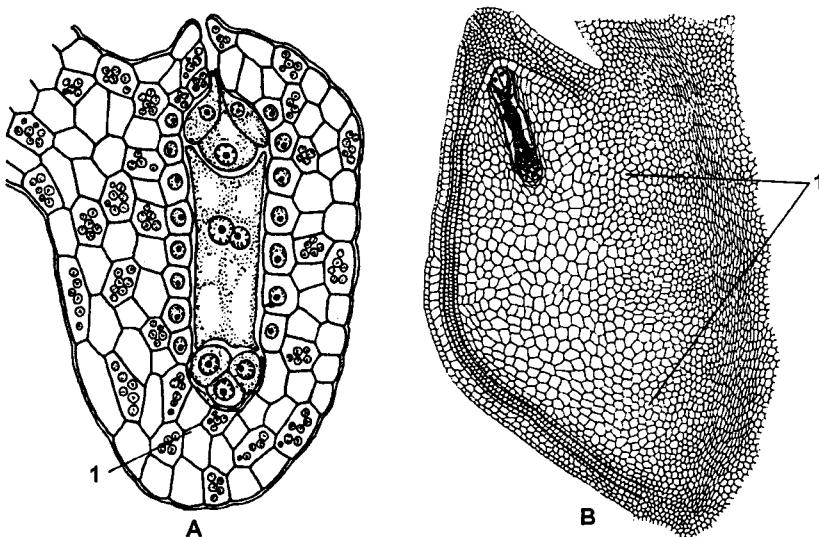
tacıq oturaq adlanır. Bəzi kaktuslarda o, yumurtacıq ətrafına dolanır, maqnoliyada isə spiral şəklində burulur.



Şəkil 175. Pionda (*Paeonia tenuifolia*) ziqzaqşəkilli mikropilyar kanal və rüseyim kisəsinin yuxarı hissəsi $\times 1750$; 1-xarici intequment; 2-daxili intequment; 3-nusellus; 4-yumurta aparatı; 5-tozcuq borusunun iki sperma və vegetativ nüvəsi olan hissəsi; B-Toppuztikanı (*Echinops commutatus*) yumurtacığının parçalanma mərhələsində olan nusellus hüceyrələri (1)

Nusellusun inkişaf dərəcəsi, intequmentlərin sayı, yumurtacığın forması ayrı-ayrı bitkilərdə müxtəlif olur. Bunlar bitkilərin fərqləndirici əlamətləridir. Nusellusu böyük olan yumurtacıq ***krassinusellyat*** (latınca *kraccus* – kök, qalın və *nusellus* – nüvə, nüvəcik), kiçik olan isə ***tenuinusellyat*** (latınca *tenuis* – nazik) yumurtacıq adlanır. Bu iki tip yumurtacıqlar arasında aralıq formalar da olur.

Nusellus nazik sellüloza divarlı parenxim hüceyrələrdən təşkil olunub. İnkişaf etməkdə olan rüseyim kisəsinin təsirindən nusellus hüceyrələri dağılırlar, parçalanma məhsulları qametlər, sonradan



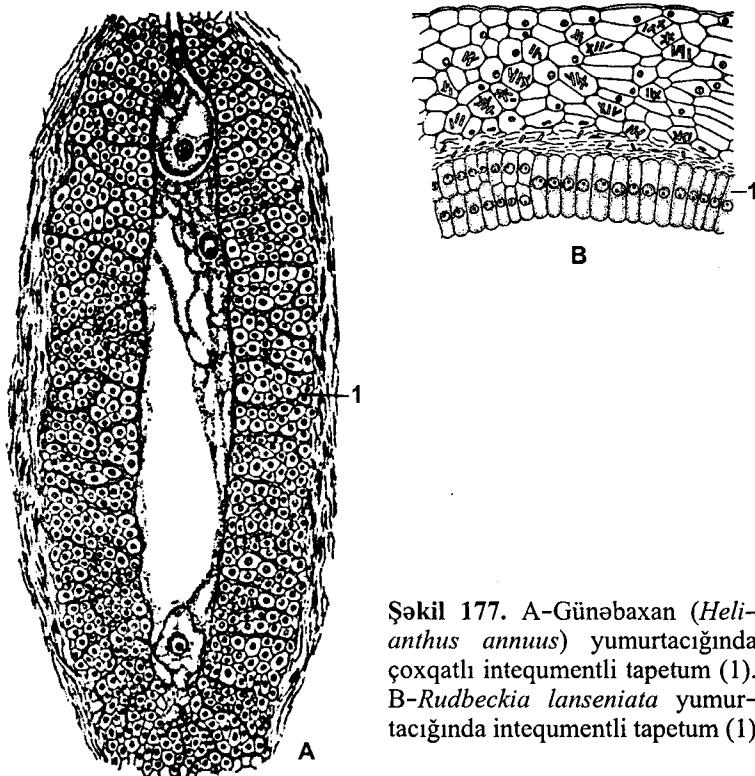
Şəkil 176. A-Yarımdairədişli orobanş (*Orobanche crenata*) yumurtacığının zəif inkişaf etmiş xalazası (1); B-*Pseudosasa yaponica* bitkisində plasenta ilə birləşmiş çox hüceyrəli xalaza

İsə rüşeym və endosperm tərəfindən mənimşənilir. Hüceyrələrin dağılma prosesi makrospora birləşən qatda başlayır. Makrospor inkişaf etdikcə, bu proses yaxınlıqda yerləşən digər hüceyrə qatlarını da əhatə edir. Rüşeym kisəsi tam yetişdikdə, tenuinuseellyat yumurtacığda nusellus hüceyrələri itir (Şəkil 176, B) və ya xalaza sahəsində onların kiçik bir hissəsi qalır. Qida maddələri isə nusellusdan inkişaf etməkdə olan rüşeym kisəsinə daxil olur. Nusellus dağıldıqdan sonra rüşeym kisəsi ona birləşən integumentin daxili epidermisi ilə təmasa girir. Bu epidermis integument tapetumuna çevirilir. Tapetum qatı tərkibli, güclü xromatinləşmiş nüvələri və çoxlu endoplazmatik şəbəkəsi olan radial uzunsov formali hüceyrələr qatıdır (Şəkil 177, A, B). Tapetum qida maddələrinin rüşeym kisəsinə daşınmasında vasitəçi olmaqla, rüşeymin qidalanmasında müəyyən rol oynayır.

Yumurtacıqlar plasentaya qarşı səmtləşmələrinə görə təsnif olunurlar. Yumurtacıqların bir neçə əsas tipi müəyyən edilir.

Ortotrop (yunanca *orthos* – düz, *tropos* – döngə, istiqamət) və ya düz yumurtacıq plasentaya perpendikulyar yerləşir. Bu zaman

nusellus və mikropile bir düz xətt üzərində olur. Mikropile və funikulus yumurtacıq oxunun əks tərəflərində yerləşirlər. Belə yumurtacıqlar bibərdə, qarabaşaqda, qozda və s. olur (şəkil 178).

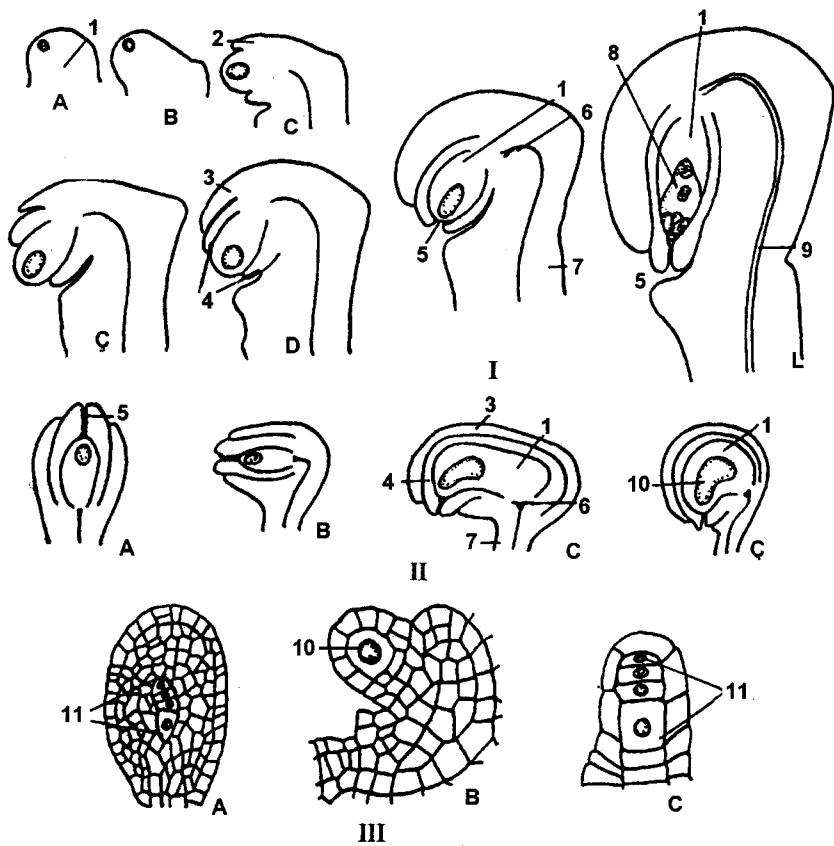


Şəkil 177. A-Günəbaxan (*Helianthus annuus*) yumurtacığında çoxqatlı inequmentli tapetum (1). B-*Rudbeckia lanseniata* yumurtacığında inequmentli tapetum (1)

Anatrop (yunanca *anatrophe* – çevrilmiş, döndərilmiş) yumurtacıq xalaza hissədə əyilir. Nusellus yumurtacıq oxuna görə 180° çevrilmişdir. Yumurtacıq ayağı və nusellus bir-biri ilə iti bucaq altında, mikropile funikulus ilə yanaşı olub, plasentaya doğru yerləşir (örtülütoxumluların əksəriyyəti) (şəkil 178, I, L). Anatrop yumurtacıqda yumurtacıq ayağı bir tərəfdən inequmentlə bitişə-rək yumurtacıq tikişi əmələ gətirir. Bu, daha geniş yayılmış yumurtacıq tipidir.

Hemitrop (yunanca *hemi* – yarı) və ya yarıyilmiş yumurtacıq tipi anatrop tipdən fərqli olaraq, xalazal hissədə düz bucaq altında

əyilmiş, nusellus plasentaya paralel yerləşmişdir (dodaqcıçəklilər, quşzümü fəsiləsi və s.) (şəkil 178, II, B).



Şəkil 178. Yumurtacıq tipləri: I-anatrop yumurtacıqının inkişafının ardıcıl mərhələləri; II-ortotrop yumurtacıq; B-hemitrop; C-kampilotrop; Ç-amfitrop; III – A-krassinnusselyat yumurtacıq, B, C-tenuinusselyat yumurtacıq. 1-nusellus; 2-integument; 3-xarici integument; 4-daxili integument; 5-mikropile; 6-xalaza; 7-yumurtacıq ayağı; 8-rüşeym kisəsi; 9-ötürücü topa; 10-arxespor hüceyrə; 11-xətti meqaspor tetradası.

Kampilotrop (yunanca *kampylos* – əyilmiş) yumurtacıq nusellus və integumentlərin əyilməsi ilə xarakterizə olunur. Nusellus mikropile ucu ilə birtərəfli əyilmiş, ona görə də mikropile və funikulus yanaşı yerləşmişlər (qərənfil, ətirşah fəsilələri, paxlalar və s.).

Nadir hallarda **amfitrop** (yunanca *amphi* – hər ikisi) yumurtacıq tipinə rast gəlinir. Bu tip yumurtacıq ortadan elə əyilir ki, meqasporangilərin uzununa kəsiyində nusellus nalabənzər görünüş alır (şəkil 178, II, C).

Yumurtalıqdə bir yumurtacıq olduqda, o düz və ya asılı vəziyyətdə ola bilər.

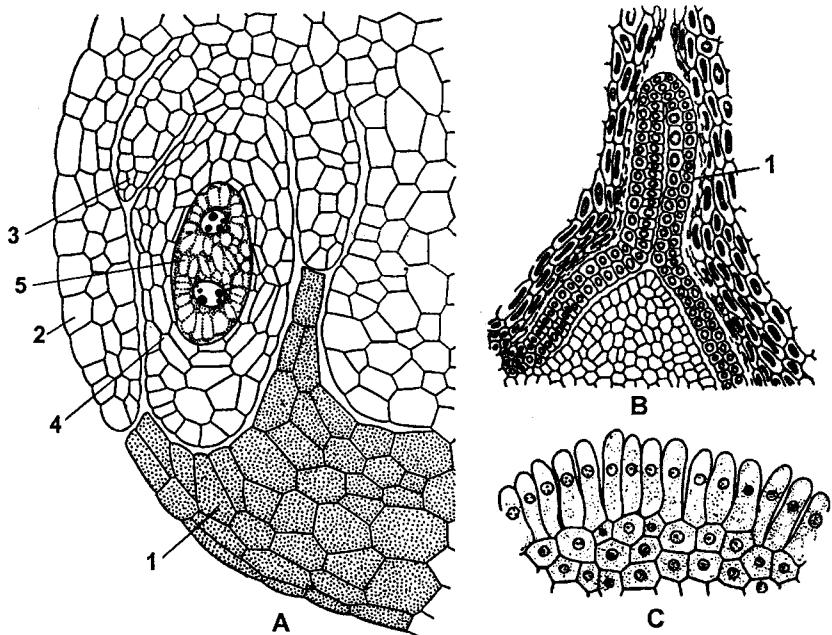
Əksər örtülütoxumlu bitkilərdə mayalanmadan əvvəl və ya sonra yumurtacıqda xüsusi törəmələr əmələ gəlir. Bu törəmələr obturator, arillus və hipostazadır.

Obturator mikropilenin yaxınlığında yerləşib, tozcuq borusu-nun böyüməsi, rüçeym kisəsinə daxil olması və qidalanmasını təmin edir (şəkil 172, 173, B). Obturator funikulus, plasenta, daxili intequmentin kənarları, meyvəyarpağının daxili divarının epidermisindən əmələ gələ bilər (şəkil 173, B).

Obturator uzunsov tükcük'lər qrupu, əmziklər və ya mikropile istiqamətində böyüyən toxuma hissəsindən ibarətdir (şəkil 179). O, mikropileni dolduraraq, sütuncuğun ötürürcü toxuması ilə bir tam əmələ gətirə bilər (şəkil 179). Obturator hüceyrələri öz qu-ruluşuna görə ötürürcü toxuma və nektarlıqların hüceyrələri ilə oxşardırlar. Tozlanmadan sonra obturator degenerasiya edir.

Arillus mayalanmadan sonra tozcuq ayağında, çapıq nahiyyə-sində yaranmış, toxum qabığı ilə birləşməyən və toxumu tam olaraq örtməyən törəmədir.

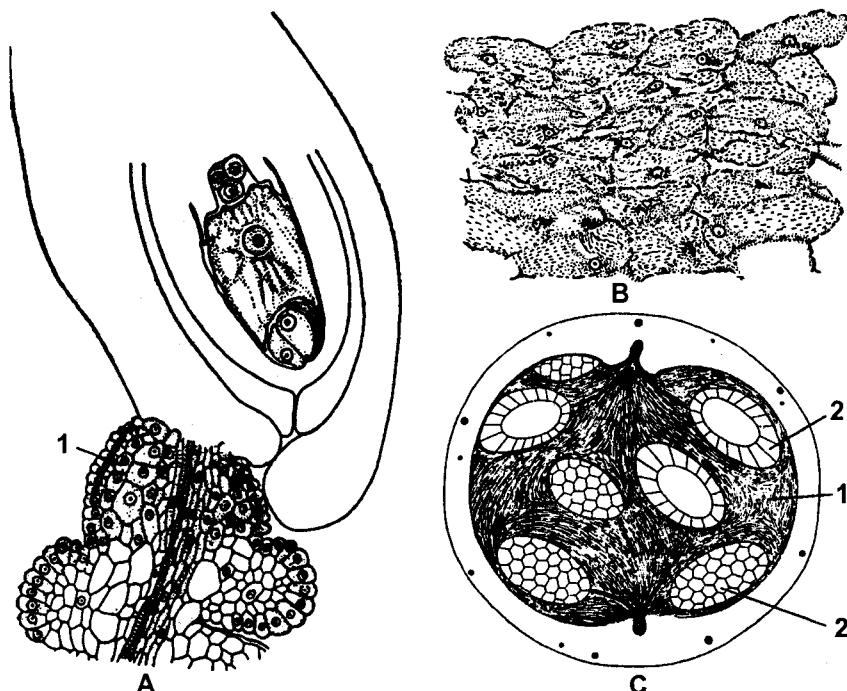
Yetişmiş arilluslar xromoplastların olması ilə əlaqədar olaraq, çox əlvən (çəhrayı, qırmızı, sarı), lətli, şirəli, qida maddələri ilə zəngin olur. Funksiyaları müxtəlifdir, lakin onlardan ən əsası toxumların yayılması üçün heyvanların cəlb edilməsidir. Qatı tərkibli, sıx yerləşmiş parenxim hüceyrələrindən ibarətdir. Hüceyrələr, adətən, nazikdivarlı, bəzən isə qalındıvarlı olub kutinləşə bilər. Bəzi hallarda epidermis və əsas toxumada bucaqlı qalınlaşmalar da olur. Arillus toxuması tərkibcə zülal, yağı, nişasta, aşı maddələrin-dən ibarət olur. Yetişmiş arillusda hüceyrələr gərilir, vakuollaşır (bu zaman sitoplazma divarətrafi yerləşir) və selikləşir (şəkil 180, A, B). Şirəli meyvə daxilində qonşu toxumların arillusları öz aralarında birləşir və meyvənin yetişmə zamanına qədər toxum hər tərəfdən arillus toxuması ilə əhatə olunur (şəkil 180, C).



Şəkil 179. A-Hind akalifasında (*Acalypha indica*) nusellusu qapaq kimi örtən yumurtacığın obturatoru (1); B-Arpa (*Hordeum vulgare*) yumurtacığında sütuncuğun kanalına doğru inkişaf edən integumental obturator (1); C-Etinazlı qurbağotu (*Sparganium nedlectum*) bitkisində iri nüvələri və qatı sitoplazması olan obturator hüceyrələri. 1-obturator, 2-xarici integument, 3-daxili integument, 4-nusellus, 5-rüşeym kisəsi.

Hipostaza rüşeym kisəsinin antipod aparatının altında yerləşən nusellus və xalaza toxumasıdır (Şəkil 172). Hipostazanın fərqləndirici xüsusiyyətləri qatı sitoplazmanın olması, tanninəbənzər maddələrin toplanması, kutin, suberin, liqnin və kallozanın həpməs hesabına hüceyərə divarlarının qalınlaşmasıdır. Müxtəlif bitkilərdə hipostazanın forma və ölçüləri müxtəlifdir. Bəzi bitkilərdə hipostaza bir-iki sıra hüceyrlər zənciri, digərlərində iki-üç çox iri, divarı qalınlaşmış hüceyrlər, bir başqalarında isə kasa, paşaqcıq və ya lövhəşəkilli hüceyrlər qrupundan ibarət ola bilir. Hipostaza bir sıra funksiyaları həyata keçirir. O, sədd şəklində rüşeym kisəsinin yumurtacığın əsasına doğru böyüməsinə mane olur, ötürü toparı rüşeym kisəsi ilə birləşdirərək qida maddələ-

rinin daşınmasını təmin edir, müeyyən ferment və hormonların hasilatı, yetişmiş toxumda müdafiə funksiyaları və s. yerinə yetirir.



Şəkil 180. Qara qarağatda (*Ribes nigrum*) yumurtacığ və toxumun inkişafının müxtəlif fazalarında arillusun anatomik quruluşu: A-arillus (1) yumurtacığın mayalanmasından sonra; B-yetişmiş meyvədə arillus toxumanın tam selikləşməsi; C-Qara qarağatın yetişmiş meyvəsinin eninə kəsiyinin sxemi; 1-birləşmiş arilluslar; 2-toxumun epidermisi.

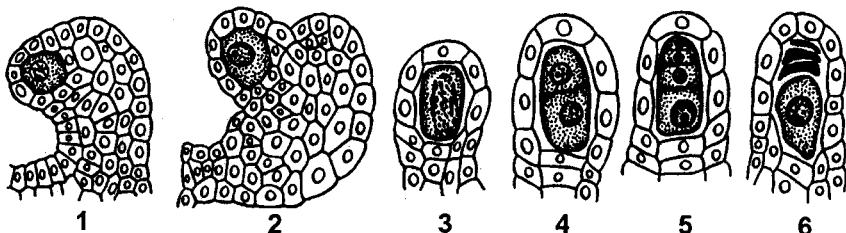
Meqasporogenez və meqaqametogenez

Meqasporlar yumurtacığın nusellusunda (meqasporangide) meqasporogenez prosesində əmələ gelir. Embrional toxumadan (meristem toxuması) təşkil olunmuş nusellusun xarici qatı-epidermisin antiklinal, subepidermal və ondan altda yerləşən hüceyrələrin perreklinal bölmələri nəticəsində yumurtacığın ölçüləri böyüyür. Bir müddət sonra yumurtacığın təpə hissəsinin yaxınlığında bir və ya bir neçə arxespor hüceyrəsi yaranır. Bu hüceyrələr subepider-

mal qatdan əmələ gəlirlər. Eyni zamanda, yumurtacığın əsasında bir-iki həlqəvi qın şəklində inequment yaranır.

Arxespor hüceyrələri sürətlə böyümələri, iri ölçüləri və qatı si-toplazmaya malik olmaları ilə seçilirlər. Plastidlər, mitoxondrilər və endoplazmatik şəbəkə hüceyrələrin apikal hissəsində yerləşir-lər. Bəzi bitkilərdə, məsələn, boyaqotukimilər, mürəkkəbçiçəkliliklər fəsilələrində arxespor çox hüceyrəli olur. Bu, təkamül baxımından primitiv əlamət hesab edilir. Bitkilərin çoxunda bir və ya iki hüceyrəli arxesporlara rast gəlinir. Arxespor hüceyrələrindən biri (arxespor bir hüceyrəli olarsa, yeganə arxespor hüceyrəsi) bila-vasitə ana meqaspor hüceyrəsi olur. Bəzi hallarda arxespor hüceyrəsi əvvəlcədən ilkin parietal (əhatə edici) və sporogen hüceyrələrə bölünür. Sporogen hüceyrələr isə ana meqaspor hüceyrəsinə çevirilir. Parietal hüceyrələr daha çox krassinusellyat yumurtacıqlarda olur. Tenuinusellyat yumurtacıqlarda onlara təsadüf edilmir.

Bütün arxespor hüceyrələrə xas olduğu kimi bir ana meqaspor hüceyrəsi meyoz yolla bölünərək dörd haploid meqaspor əmələ gətirir (Şəkil 181). Onlardan əksər vaxt aşağıda (xalaza), nadir hallarda isə yuxarıda yerləşəni (mikropilyar) dişi qametofitə başlangıç verir. Tetradanın əmələ gəlməsi ilə paralel olaraq ötürücü topa da formalaşmağa başlayır. Çox vaxt meqasporlar mikropile-dən xalazaya doğru xətti vəziyyətdə düzülürler. Bu, meqasporogenez prosesidir.

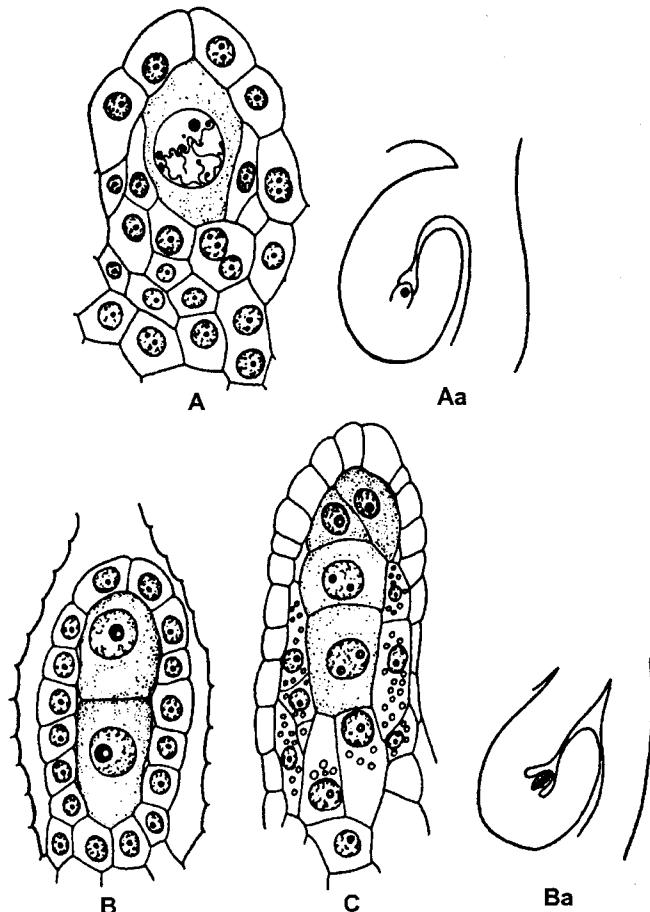


Şəkil 181. *Lobelia cardinalis* bitkisinin yumurtacığında meqasporun inkişafının ardıcıl mərhələləri

Bundan sonra meqaqametogenez prosesi, yəni dişi qametofitin formalaşması başlayır. Dişi qametofitin xarici görünüşü kisəni xatırlatdıguna görə, onun digər adı rüşeym kisəsidir. On altı tip rüşeym kisəsi müəyyən edilmişdir. Onlardan ən çox yayılanı

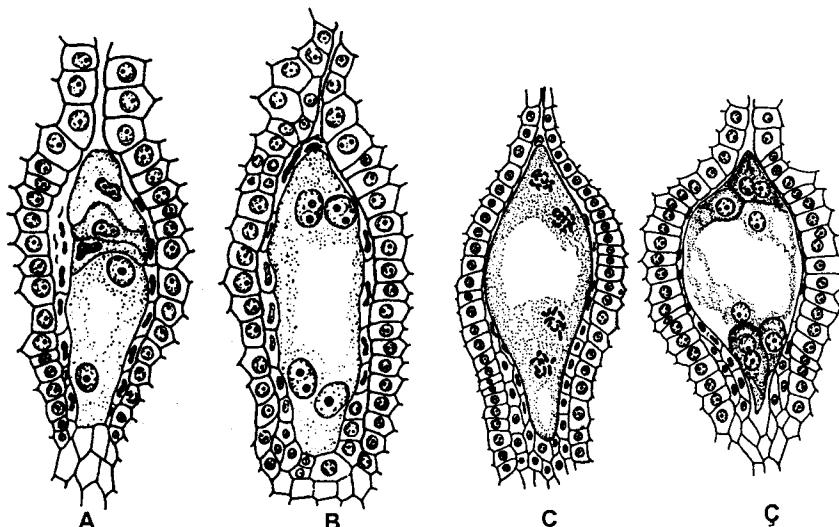
yeddihueyrelî, səkkiznüvəli *Polygonum* tipli rüşeym kisəsidir.

Rüşeym kisəsi. Dişi qametofit ana hüceyrənin meyoz bölünməsi nəticəsində yumurtacığın nusellusunda əmələ gəlmış dörd meqasporun birindən inkişaf edir (Şəkil 182). Rüşeym kisəsinə başlanğıçı xalaza meqasporu verir. Xalazaya yaxın yerləşən meqaspor daha tez bölünür. Digər üçü isə inkişafdan qalır, yastılaşır, degenerasiya edir və sorulur.



Şəkil 182. Fırçaotukimilər (*Dipsacaceae*) fəsiləsi bitkilərində meqasporogenəz. A-meqaspor ana hüceyrəsi; Aa-bu mərhələdə yumurtacıq; B-meqaspor diadası; C-meqaspor tetradası; Ba-bu mərhələdə yumurtacıq

Meqasporun cücərməsi və dişi qametofitin inkişafı hüceyrənin böyüməsi və meqaspor nüvəsinin (rüşeym kisəsinin ilk nüvəsi) üç mitoz bölünməsi ilə başlayır (şəkil 183). Nəticədə, hər qütbədə dörd nüvə olmaqla səkkiz nüvə yaranır. Nüvələrdən dördü mikropile qütbündə, digər dördü isə xalaza qütbündə yerləşir. Nüvələr arasında müəyyən diferensiasiya gedir. Cücərmmiş meqasporun hər bir qütbündən mərkəzə doğru bir nüvə çəkilir.

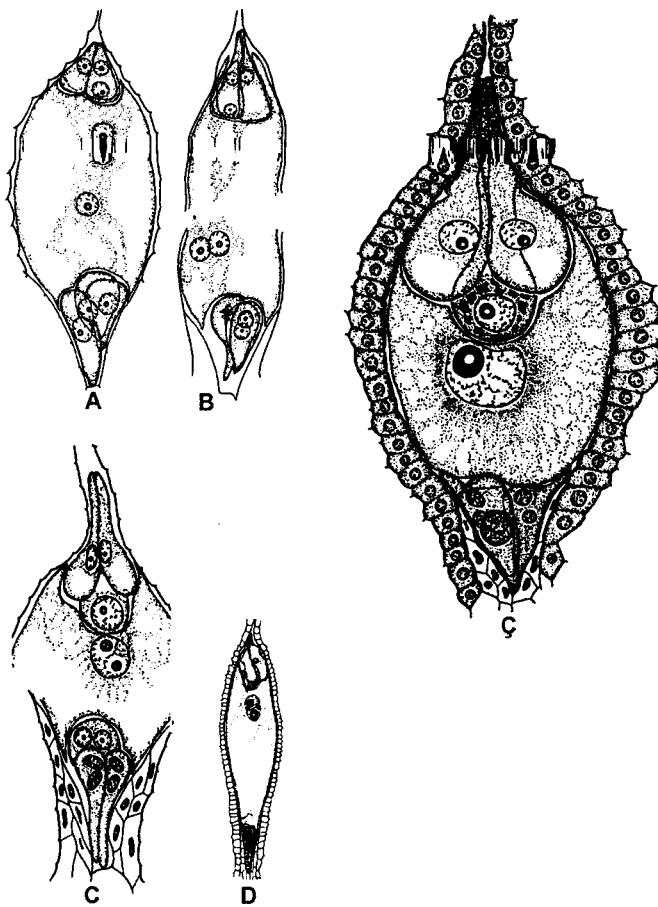


Şəkil 183. Skabioza (*Scabiosa*) cinsində rüşeym kisəsinin inkişafı $\times 1000$. A-ikinüvəli rüşeym kisəsi; B-dördnüvəli rüşeym kisəsi; C-rüşeym kisəsində nüvələrin üçüncü bölünməsi; Ç-səkkiznüvəli rüşeym kisəsi, hüceyrə əmələ gəlmənin başlangıcı

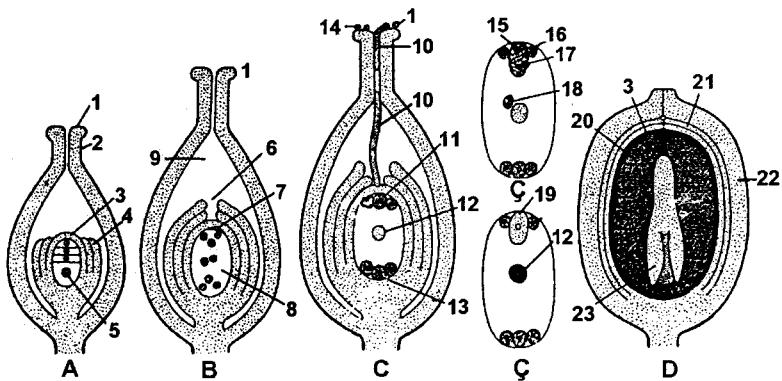
Onlar **polyar** (qütb) nüvələr adlanırlar. Mərkəzdə bu iki nüvə dərhal və yaxud mayalanmadan sonra bir-biri ilə qovuşaraq bir-ləşir, rüşeym kisəsinin ikinci və ya mərkəzi nüvəsini əmələ gətirirlər. Polyar nüvələrin və qütblərdə qalmış digər altı nüvə (hər qütbədə 3 nüvə) ətrafında sitoplazma toplanır və hüceyrənin yaranması prosesi başlayır. Proses səkkiznüvəli, yeddi Hüceyrəli rüşeym kisəsinin (şəkil 183, 184) əmələ gəlməsi ilə bitir.

Mikropile qütbündə olan hüceyrələrdən biri öz böyük ölçüsünə görə seçilir. Bu hüceyrə **yumurta hüceyrəsinə** çevrilir. Yanaşı yerləşmiş iki eyni hüceyrə köməkçi hüceyrələr sayılır və **siner-**

gidlər adlanırlar. Yumurta hüceyrəsinin yan tərəflərində olan sinergidlər xüsusi maddələr-attractantlar (latınca **attraho** - özünə cəlb etmək, çəkmək) ifraz edərək, spermalar daşıyan tozcuq borusunu rüseym kisəsinə cəlb edir. Mikropile qütbündə yumurta hüceyrəsi və sinergidlər yumurta aparatını, xalaza qütbündə qalmış üç hüceyrə isə **antipod** aparatını əmələ gətirir (şəkil 185).



Şəkil 184. Rüseym kisəsinin elementlərinin diferensiasiyası. A-Ç – *Skabiosa* (*Scabiosa*) cinsində; D-*Morina lehmanniana*; A-C – qütb nüvələrinin qovuşması, yumurta aparatının hüceyrələrinin böyüməsi; Ç-yumurta aparatının differensiasiyası $\times 1000$; D-çoxlu antipod hüceyrələrinin inkişafı $\times 500$

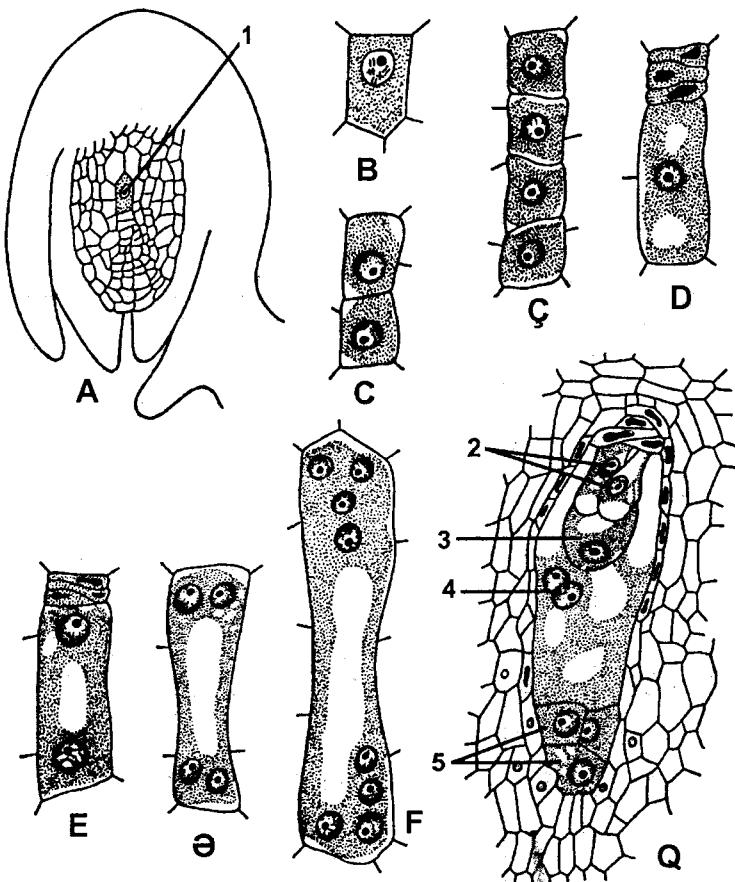


Şəkil 185. Rüseyim kisəsinin inkişafı, mayalanma, birtoxumlu meyvənin quruşusu, A-meqaspor tetradası; B-səkkiznövli rüseyim kisəsi; C-rüseyim kisəsinin daxilində hüceyrələrin differensiasiyası; Ç-ikiqat mayalanma; D-ziqotanın və rüseyim kisəsinin ikinci nüvəsinin əmələ gəlməsi; E-birtoxumlu meyvənin uzununa kəsiyi. 1-dişicik ağız; 2-sütuncuq; 3-nusellus; 4-intequmentlər; 5-xətti meqaspor tetradası; 6-mikropile; 7-üç ölmüş meqaspor; 8-rüseyim kisəsi; 9-yumurta boşluğu; 10-tozcuq borusu; 11-yumurta aparati; 12-triploid nüvə; 13-antipodlar; 14-tozcuqlar; 15-yumurta hüceyrəsi; 16-sinergidlər; 17,18-sperma; 19-ziqota; 20-endosperm; 21-toxum qabığı; 22-meyvəyanlığı; 23-rüseyim

Antipodlar və yumurta aparati (yumurta hüceyrəsi, sinergidlər) arasında qalan hissə **mərkəzi hüceyrə** adlanır. Mərkəzi hüceyrədə sioplazma, haploid polyar nüvələr və yaxud onların birləşərək əmələ gətirdikləri diploid mərkəzi nüvə görünür. Tamamilə formalashmış dişi qametofit altı haploid (bir yumurta hüceyrəsi, iki sinergid və üç antipod) və bir diploid hüceyrədən (mərkəzi) təşkil olunub. Belə vəziyyətdə qametofit mayalanmaya hazırlıdır (Şəkil 186).

Yumurta hüceyrəsi müəyyən hissələrdə hüceyrə divarı ilə əhatə olunur. Onun mikropile hissəsində hüceyrə divarı qalmışdır. Xalaza hissəsinin 1/3-i isə yalnız plazmalemma ilə sərhədlənir. Yumurta hüceyrəsində güclü vakuollaşma gedir. Onun mikropile tərəfinin çox hissəsini vakuol tutur, sitoplazma isə plazmalemmaboyu nazik qat əmələ gətirir.

Yumurta hüceyrəsi və sinergidlər iri, uzunsov və ya armudşəkilli hüceyrələr olub çox hissəsi mərkəzi hüceyrə ilə əhatə olunur (Şəkil 187). Mikropile ilə bilavasitə temasda, adətən, yalnız



Şəkil 186. Rüseyim kisəsində dişi qametofitin inkişafı və meqasporogenezi.
 A-yumurtacığın inkişafı, yeganə arxespor hüceyrənin (ana meqaspor hüceyrəsi) əmələ gəlməsi; 1-yumurtacığda ana arxespor hüceyrəsi; B-axespor hüceyrə; C-axespor hüceyrənin meyoz bölünmə yolu ilə ikiyə bölünməsi; D-dörd hüceyrəyə bölünmə (dörd meqaspor); E-üç meqasporun degenerasiyası və bir meqasporun sürətlə böyüməsi; F-meqasporun cürcərməsinin başlanması – nüvə ikiyə bölünür; G, H-iki nüvənin ikiyə bölünməsi nəticəsində səkkiz nüvə alınır (hər qütbə dörd nüvə); I-inkışaf etmiş rüseyim kisəsi, yuxarı qütbə üç formalaşmış hüceyrə, mərkəzdə iri yumurta hüceyrəsi (3) və iki sinergid (2). Aşağı qütbə üç antipod (5) hüceyrəsi, rüseyim kisəsinin mərkəzində hələlik qovuşmamış iki polyar nüvə (4).

sinergidlər yerləşir. Yumurta hüceyrənin apikal hissəsi, sinergidlərin yuxarı hissəsindən bir neçə mikrometr aşağıda yerləşir. Yumurta aparatının bütün hüceyrələri təxminən eyni uzunluqda olduğundan, belə bir vəziyyətdə yumurta hüceyrəsi sinergidlərə nisbətən bir qədər arxaya çəkilmiş olur.



Şəkil 187. İspanaqda (*Spinacia oleracea*) rüseyim kisəsinin mikropilyar hissəsinin uzununa kəsiyi. 1-nusellus; 2-yumurta hüceyrəsi; 3-sinergid; 4-mərkəzi hüceyrə

Mikropile qütbündə sinergidlərin hüceyrə divarı güclü qalınlaşır və sap aparatı adlanan quruluşu əmələ gətirir. Sap aparatı sinergid sitoplazmasının dərinliklərinə işləmiş divar çıxıntılarından ibarətdir. Sitoplazma atmalar şəklində divar çıxıntılarının arasını doldurur, yəni sap aparatının daxilinə keçir və nəticədə, plazma-

tik membranın səthinin çox artmasına səbəb olur. Sap aparatının sitoplazmasında kifayət qədər orqanellalar olur. Onun əsas komponenti pektin maddələri və hemisellülozadır. Sap aparatından sinergidlərin əsasına doğru hüceyrə divarı tədricən nazilir, sinergidlərin xalaza hissəsi isə yalnız membran ilə əhatə olunur. Tozcuq borusunun sinergidlərdən birinə daxil olmasından sonra, bu sinergidin plazmalemması dağılır və itir. Sinergidin xalaza hissəsində xarici membranın və hüceyrə divarının olmaması buradan keçən erkək qametlərin dişİ qametin plazmalemması ilə qovuşmasına imkan verir.

Sinergiddə sitoplazmanın çox hissəsi mikropile tərəfdə toplanır, xalaza tərəfdə isə bir iri və ya bir neçə kiçik vakuol olur. Sitoplazmada çoxlu orqanellaların olması sinergidlərin çox aktiv hüceyrələr olduğunu göstərir. Sinergidlər rüseym kisəsinin qidalanmasında mühüm rol oynayır və sap aparati vasitəsilə metabolitlə dolmuş nusellusdan qidalı maddələri qəbul edir. Sinergidlərin inkişaf etmiş endoplazmatik şəbəkəsi hüceyrənin uzununa平行 yerləşərk daxili daşınma sistemini yaratır. Bu sistem qida maddələrinin yumurta və mərkəzi hüceyrəyə daşınmasını təmin edir. Xalaza hissədə hüceyrə divarının olmaması bu daşınmayı asanlaşdırır.

Mərkəzi hüceyrə rüseym kisəsinin çox hissəsini əhatə edir. Hüceyrədə güclü vakuollaşma gedir. Sitoplazma rüseym kisəsinin divariboyu nazik qat əmələ gətirir və yumurta aparati, anti-podlar yaxınlığında toplanır (şəkil 187). Mikropile tərəfdə iki poliyar nüvə və ya onların qovuşmasından yaranmış diploid nüvə yerləşir. Polyar nüvələrin qovuşması mayalanmadan əvvəl gedə bilər. Bəzən isə bu proses yetişmiş rüseym kisəsində başlayır və sperma nüvələrinin onlara yaxınlaşması ilə başa çatır. Yumurta aparati hüceyrələrində olduğu kimi, mərkəzi hüceyrə də yalnız müəyyən hissələrdə hüceyrə divarı ilə əhatə olunmuşdur. Mərkəzi hüceyrənin qonşu hüceyrələrin divardan məhrum sahələri ilə temasda olduğu hissələrində hüceyrə divarı olmur. Çox guman ki, mərkəzi hüceyrə ətraf toxumalardan metabolitlərin udulmasında vacib rol oynayır. Orqanellallardan diktiosomlar üstünlük təşkil edirlər. Burada tərkibində nişasta olan plastidlər və lipid damlalarını da müşahidə etmək olur.

Antipodlar rüseyim kisəsinin ən kiçik hüceyrələridir. İkiləpə-lilərin əksəriyyətində onlar uzunömürlü deyil. Birləpə-lilərdə, xüsusən də, taxillarda, yetişmiş rüseyim kisəsində antipodlar də-fələrlə bölünür. Nəticədə çoxlu miqdarda (100 və daha çox) antipod hüceyrəsi əmələ gəlir. Hüceyrələrdə hüceyrə divarının nusellus ilə sərhədləndiyi yerlərdə daxilə doğru çıxıntılar müşahidə edilir. Bundan başqa hüceyrə divarlarında plazmodesmalar olur. Ona görə də antipodlar öz aralarında, nusellus və mərkəzi hüceyrə ilə əlaqədə ola bilirlər. Bu da metabolitlərin nusellusdan antipodlar vasitəsilə mərkəzi hüceyrəyə və əks istiqamətdə daşınmasına səbəb olur. Antipodların tərkibində çoxlu zülal, polisaxarid, lipid, RNT olur. Onlarda fermentlər çox aktivdir. Antipodların rolü haqqında vahid bir fikir yoxdur. Belə hesab edirlər ki, onlar üçün üç əsas funksiya səciyyəvidir. Antipodlar vasitəsilə metabolitlər nusellusdan mərkəzi hüceyrəyə daşınır. Onlar inkişaf etməkdə olan endosperm və rüseyim üçün ehtiyat qida maddələri mənbəyi sayılır. Tərkiblərdə çoxlu miqdarda nişasta, lipid və zülalların olması onlara bu funksiyani həyata keçirməyə imkan verir. Digər funksiya isə endospermin inkişafını tənzimləyən maddələrin hasilatı ilə bağlıdır (sekretor funksiya).

Çiçəklənmə və tozlanma

Çiçək elementlərinin formallaşması, toxum və meyvənin əmələ gəlməsi arasında davametmə müddəti müxtəlif olan zaman kəsimi mövcuddur. Bu müddət ərzində bir-biri ilə sıx əlaqədə olan üç mühüm proses - çiçəklənmə, tozlanma və mayalanma baş verir. Bu proseslərin sonunda isə ciçək bir reproduktiv orqan kimi öz mövcudluğunu itirir.

Çiçəklənmə ciçəyin dışıcık ağızına düşən tozcuğu qəbul etməyə hazır olmasınadır. Çiçəklənmə, adətən, tozlanma gedənə qədər, bəzi hallarda isə yumurta hüceyrəsinin mayalanmasınacan davam edə bilər. Çiçəklənmənin sonunda ciçəkyanlığı yarpaqlarında tullantı maddələri toplanır və ciçəklərin (və ya onların hissələrinin) tökülməsi ilə bitkidən xaric olur.

Çiçəklərin tökülməsi prosesi o qədər yaxşı öyrənilməyib. Məlumdur ki, ciçəklərin və vegetativ yarpaqların tökülməsi oxşar şəkildə gedir. Tökülmədən əvvəl hüceyrələrin bölünməsi getmir

və ayırıcı qat zəif diferensiasiya edir. Bu qatın hüceyrələri xırda, az vakuollaşmış olur. Hüceyrələrdə xloro-, xromoplastlar, rafid-lər görünür. Formalarına görə hüceyrələr girdə və çoxbucaqlı olur. Ayırıcı qatda ləçəklər çox zaman daralır. Çox daralmış ləçəklərdə epidermisin altında kollenxima yerləşir. Ayırıcı qatda hüceyrə bölmələri də baş verə bilər. Bitkidən çıçəyin aralanması hüceyrəarası maddənin selikləşməsi nəticəsində olur. Tökülmədən sonra yaranmış çapıq yerində hüceyrə divarlarında yağlı maddələr toplanır, suberinin hopması və mantarın əmələ gəlməsi müşahidə edilmir.

Tozlanma çıçəkli bitkilərdə tozcuq dənəsinin dişicik ağızına düşməsidir. Tozcuğun hansı çıçəyə aid olmasından asılı olaraq, öz-özünə və çarpat tozlanma müəyyən edilir.

Öz-özünə tozlanma çıçəkli bitkilərin az bir qismində təsadüf edilir. Öz-özünə tozlanma zamanı dişicik ağızına düşmüş tozcuq eyni çıçəyin (**avtoqamiya**) və ya həmin bitki üzərində yerləşmiş digər çıçəyin erkəkciklərindən birinə (**heteroqamiya**) aid olur.

Çarpat tozlanma və ya **kseñoqamiya** bir bitkiyə aid tozcuğun digər bitkinin dişicik ağızına düşməsidir. Bu, çıçəkli bitkilərdə ən çox yayılmış tozlanma yoludur. Çarpat tozlanmadan fərqli olaraq, eyni bitki daxilində getdiyinə görə, öz-özünə tozlanma zamanı genetik məlumatın dəyişməsi (mübadiləsi) baş vermir və növə məxsus əlamətlərin stabilliyi saxlanılır. Çarpat tozlanma-kseñoqamiya və heteroqamiya heyvanlar (zoofiliya), quşlar (ornitofiliya), həşəratlar (entomofiliya), külək (anemofiliya), su (hidrofiliya) vasitəsilə həyata keçir.

Mayalanma

Tozlanma və mayalanma arasında müəyyən vaxt keçir. Mayalanma ən tez mürəkkəbçiçəklilərdə başlayır. Bu müddət bir neçə dəqiqədən saatyarma qədər davam edə bilir.

Məsələn, kök-saqqız bitkisində tozlanmadan 15 dəqiqə sonra mayalanma başlayır. Armud və almada-5 sutkadan, palidin ayrı-ayrı növlərində 12-14 aydan sonra, tozağacının bəzi növlərində isə 1 saatdan - 4 aya qədər müddətdə mayalanma başlayır. Tozcuq borusunun böyüməsinə və mayalanmanın başlanmasına xərici mühit faktorları da təsir edir. Məsələn, yüksək rütubətdə və aşağı temperaturda (aşağı rütubət və yüksək temperaturla müq-

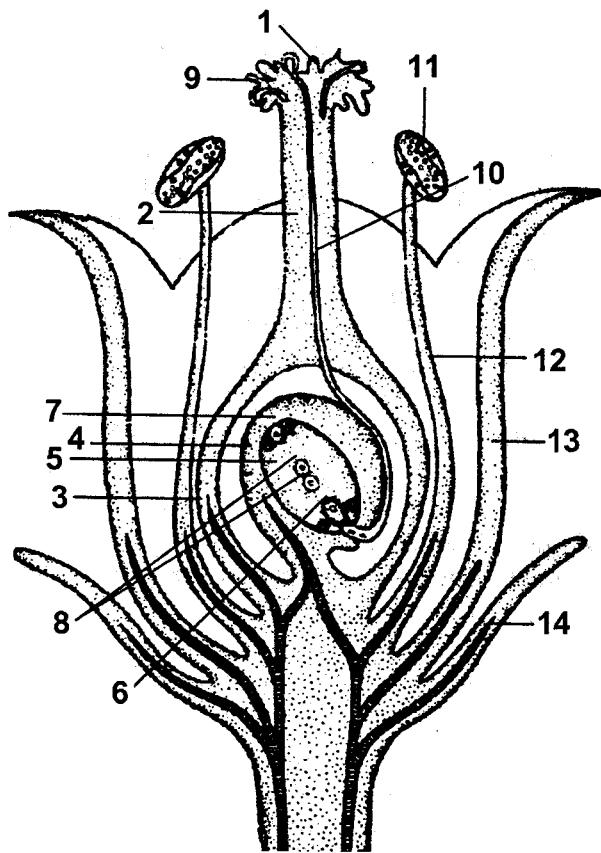
yisədə) bu proseslər zəifləyir və mayalanma gec baş verir.

Tozlanmadan, yəni tozcuq dənəsinin dişicik ağızına düşməsin-dən sonra tozcuq dənəsi cücərir. Tozcuq dənəsinin cücərməsi, yumurtacıqlar tamamilə formalaşdıqda və mayalanmaya hazır olduqda baş verir. Lakin bəzi bitkilərdə (məsələn, sitruslarda) yumurtacıqların inkişafı mayalanmaya qədər davam edir. Səh-ləbkimilərin bəzi nümayəndələrində isə tozlanmaya qədər yumurtalıqda yumurtacıqlar olmur və yalnız tozcuq borusunun cü-cərməsindən sonra əmələ gelir (şəkil 161).

Tozcuq dənəsi cücərməyə başladıqda, əvvəlcə tozcuq dənəsinin divarı şışır. Bu zaman hüceyrə divarından zülallar xaricə çıxır və dişicik ağızı ilə qarşılıqlı təsirdə olur. Bu qarşılıqlı təsirdən sonra xüsusi fermentlərin aktivləşməsi ilə əlaqədar olaraq, ekzin yarınlı və intinin qabarması nəticəsində tozcuq borusu formalaşmağa başlayır. Tozcuq borusu normal böyüməsi üçün dişicik ağızı və sütuncuq (stilodi) toxumalarından saxaroza, müxtəlif ionlar və s. birləşmələr qəbul edir. Böyüməkdə olan tozcuq borusu dişici-yin sütuncuğu ilə yumurtalığa doğru hərəkət edir. Borunun böyü-yən ucu böyümə prosesində onu zədələnmələrdən qoruyan xüsusi örtüklə mühafizə olunur. Sütuncuq toxumaları ilə böyümə hüceyrəaraları və ya hüceyrə divarlarının pektin qatları ilə həyata keçir. Tozcuq dənəsinin sitoplazması və bütün tərkibi - boru hüceyrəsinin nüvəsi (və ya vegetativ yaxud da sifonogen nüvə) və generativ hüceyrə böyüməkdə olan tozcuq borusuna axır və onu doldurur. Bəzi bitkilərdə vegetativ hüceyrə əvvəlcədən itir və tozcuq borusunda olmur.

Boruda generativ hüceyrə tezliklə bölünür və iki sperma əmə-lə gətirir. Generativ hüceyrənin bölünməsi bəzən cücərmədən əvvəl tozcuq dənəsində də gedə bilir. Qamçların olmaması spermalara sərbəst hərəkət etməyə imkan vermir. Tədricən nüvə və hərəkətsiz erkək qametlər (spermalar) tozcuq borusu hesabına borunun böyüyən ucuna çatırlar. Bu halda, öndə boru hüceyrəsinin nüvəsi, ardınca isə spermalar hərəkət edir.

S.Q.Navaşınə görə isə spermaların formaca qurdabənzərliyi qamçların yoxluğuna baxmayaraq, onların sərbəst hərəkət etmə-sinə imkan verir (şəkil 188).

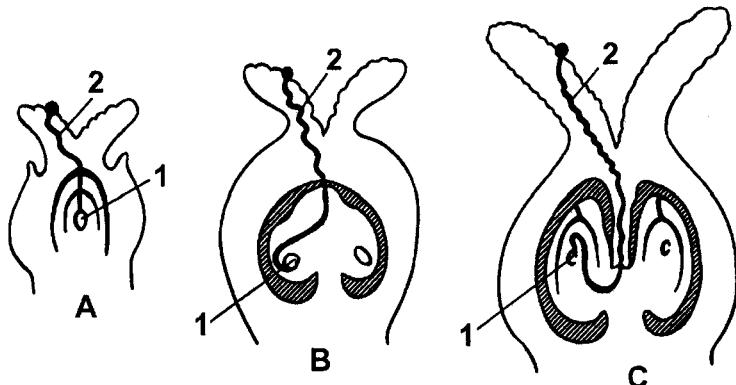


Şəkil 188. İkiqat mayalanmanın sxemi: 1-dışicik ağız; 2-sütuncuq; 3-yumurtalıq; 4-yumurtacıq; 5-rüseyem kisəsi; 6-yumurta aparatı; 7-antipodlar; 8-iki poliar nüvə; 9-dışicik ağızında cüccərən tozcuq dənəsi; 10-tozcuq boğusu (ucunda iki sperma görünür); 11-tozluq; 12-erkəkcik sapi; 13-tac,14-kasa.

Yumurtalığa çatmış tozcuq borusu orada yerleşmiş yumurtacıqlardan birinə daxil olur. Tozcuq borusunun yumurtacığa daxil olması əksər hallarda mikropile vasitəsilə həyata keçir və *poroqamiya* və ya *akroqamiya* adlanır (şəkil 189).

Sadə çiçəkləri olan bitkilərin bəzilərində mikropile öz fəaliyyətini dayandırır və ya tutulur. Bu zaman tozcuq borusunun yumurtacığa daxil olması başqa yollarla mümkün olur. Belə keçid *aporoqamiya* adlanır və iki tipdə olur: mezoqamiya və xalazoqa-

miya. Keçid mikropile və xalaza arasında yan divar vasitəsilə hə-yata keçərsə, *mezoqamiya*, xalazadan baş verərsə, *xalazoqamiya* və ya *baziqamiya* adlanır. Mezoqamiya qarağac, qabaq, şehduran, xalazoqamiya tozağacı, findiq və s. bitkilərdə təsadüf edilir.



Şəkil 189. Poroqamiya (A) və xalazoqamiya (B, C). 1-rüşeym kisəsi; 2-tozcuq borusu

Poroqamiya zamanı yumurta aparatına doğru hərəkət edən tozcuq borusu əvvəlcə sinergidlərdən birinə daxil olur və spermaları azad edir. Bu sinergid çox vaxt tozcuq borusu ona çatana qədər nisbətən degenerasiya edir. Bu proses çox güman ki, tozcuq borusunu dəyişilmiş sinergidə doğru istiqamətləndirən xemotrop maddələrin sintezi ilə əlaqəlidir. Digər sinergid əksər bitkilərdə tozcuq borusunun birinci sinergidə daxil olmasından əvvəl degenerasiya edir. Sinergidə daxil olduqdan sonra və ya ona yaxın məsafədə tozcuq borusunun böyüməsi dayanır. Belə güman edilir ki, degenerasiya, tozcuq borusunun sinergidə daxil olması və böyümənin dayanması qarşılıqlı əlaqəli proseslərdir. Yəni, sinergid sitoplazmasının degenerasiyası tozcuq borusunun böyüməsinin dayanması üçün vacib şərtidir.

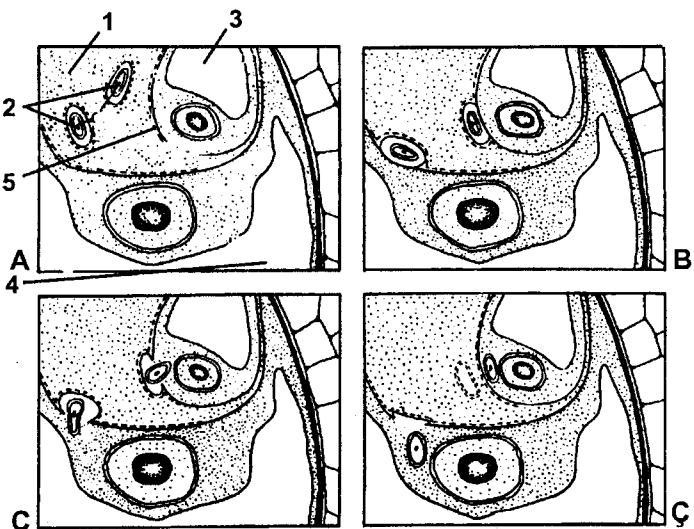
Bəzən sinergidlərin hər ikisi bu işə cəlb olunur, nadir hallarda isə (bəzi səhləblərdə) boru sinergiddən yan keçir. Rüşeym kisəsinə daxil olmuş tozcuq borusunun divarı partlayır və onun tərkibi – boru hüceyrəsinin nüvəsi və spermalar kisəyə axır. Bu zaman vegetativ nüvə rüşeym kisəsinin plazmasına qarışaraq itir. Spermalar isə yumurta hüceyrəsi və mərkəzi hüceyrə arasındakı

sahəyə keçir. Sperma hüceyrələri yalnız membranla əhatə olunur. Onlarda hüceyrə divarı olmur. Sitoplazmada mitokondrilər, endoplazmatik şəbəkə, ribosomlar, diktiosomlar, mikroborucuqlar olur. Spermalardan biri yumurta hüceyrəsi ilə qovuşur və ziqota əmələ gəlir. İkinci sperma mərkəzi hüceyrənin polyar nüvələri ilə birləşərək triploid nüvə əmələ getirir. Polyar nüvələr bir-biri ilə sperma nüvəsi ilə görüşənə qədər və ya onunla eyni zamanda qovuşa bilər (yəni, hər üç nüvə eyni vaxtda qovuşur). Sonradan ziqota rüşeymə, triploid mərkəzi hüceyrə isə endosperm toxumasına başlanğıc verir. Rüşeym kisəsinin digər hüceyrələri - anti-podlar degenerasiya edirlər.

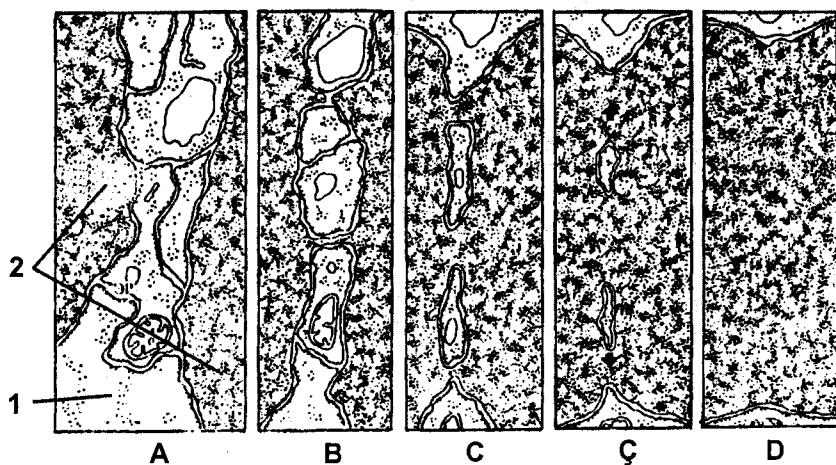
Mayalanma hüceyrələrin qovuşma prosesidir (şəkil 190). Belə güman edilir ki, əvvəlcə spermalardan birinin plazmatik membranı yumurta hüceyrəsinin plazmalemması ilə (şəkil 190, B), ikinci spermanın membranı isə mərkəzi hüceyrənin plazmalemması ilə təmasda olub qovuşur. Qovuşma nəticəsində iki qamet arasında sitoplazma körpüləri əmələ gəlir (şəkil 190, C). Bu körpülərdən sperma nüvəsi və ola bilsin ki, sitoplazma keçə bilir.

Növbəti mərhələ ikiqat mayalanmadır. Bu, erkək və dişi nüvələrin qovuşması prosesidir. Bu zaman nüvə membranı dağılınır (şəkil 191). Mayalanma nüvə divarlarının xarici membranlarının təmasda olaraq qovuşması ilə başlayır. Bunun nəticəsində arası-kəsilməz xarici membran yaranır. Bu prosesə yaxınlıqda yerləşən endoplazmatik şəbəkənin elementləri də cəlb oluna bilər. Sonrakı mərhələ nüvə divarlarının daxili membranlarının qovuşmasıdır. Bu yolla iki nüvə arasında körpülər yaranır. Bu körpülər vasitəsilə nukleoplazmalar qovuşur (şəkil 191, B). Nüvə körpüləri iki nüvə arasında membran itənə qədər genişlənir və birləşirlər (şəkil 191,C,D). Beləliklə, ziqota nüvəsinin divarının əmələ gəlməsində hər iki nüvənin membranı iştirak edir.

Qeyd etmək lazımdır ki, mayalanmada erkək qametin nüvəsi ilə yanaşı sitoplazmasının da iştirak etməsinə dair fərqli fikirlər mövcuddur. Belə ki, bəzi müəlliflərə görə sinergid hüceyrəsinin sitoplazmasında spermalar hidrolitik fermentlərin təsirinə məruz qalır. Fermentlərin təsirindən spermaların membranları və sitoplazmaları dağılır, nüvələr isə zədələnmir. Bu zaman sinergid məhv olur və mayalanmada yalnız spermaların nüvələri iştirak edir.



Şəkil 190. Qametlərin qovuşaraq birləşməsinin güman olunan sxematik təsviri. A-C: 1-parçalanmış sinergid; 2-spermalar; 3-yumurta hüceyrəsi; 4-mərkəzi hüceyrə; 5-degenerasiya etmiş plazmalemma



Şəkil 191. Bitkilərdə qametlərin nüvələrinin birləşməsi ilə əlaqədar sitoplazmada gedən dəyişiklikləri eks etdirən sxematik təsvir. A-endoplazmatik şəbəkələrin birləşməsi; 1-sitoplazma; 2-nüvə; B-xarici nüvə membranlarının qovuşması; C-nüvə körpüllerinin əmələ gelməsi; Ç-körpüllerin artması və birləşməsi; D-birləşmənin başa çatması.

Çiçəkli bitkilərdə (lalevər otu və zanbaq) mayalanmanın məxanizmi bitki sitoloqu və embrioloqu S.Q.Navaşın (1898) tərəfindən öyrənilmiş və *ikiqat mayalanma* adlandırılmışdır. Yumurtacığın mayalanması zamanı yalnız yumurta hüceyrəsi mayalanır, bir ziqota və müvafiq olaraq, bir rüseym əmələ gəlir. İkinci spermanın polyar nüvələrlə birləşməsi və triploid mərkəzi hüceyrənin əmələ gəlməsi mayalanma sayılır, çünki prosesdə yumurta hüceyrəsi iştirak etmir və ziqota əmələ gəlmir. Ona görə də «ikiqat mayalanma» termini daha çox ənənəvi xarakter daşıyır. Dişicik ağızına düşmüş tozcuq dənələri və cürcəmiş tozcuq boruları çox olsa da, yumurtacığın mayalanmasında bir tozcuq dənəsinin spermaları iştirak edir. Digər tozcuq boruları tezliklə öz böyümələrini dayandırır və yumurtacığa çatırlar.

Erkək və dişi nüvələrin birləşməsi sürətinə görə mayalanmanın 3 tipi müəyyən edilir (E.H.Qerasimov-S.Q.Navaşın, 1947-1990):

1. *Premitoz* – sperma və yumurta hüceyrəsinin nüvələri onlarda mitoz bölünmə başlanana qədər birləşir.

2. *Posmitoz* – nüvələr bir - biri ilə təmasda olarkən, artıq hər iki hüceyrədə mitoz başa çatır.

3. *Karioqamiya* (yunanca *karyon* – nüvə, *qamos* – nikah) – aralıq tip nüvələrin birləşməsinin mitoz vaxtı baş verməsi ilə xarakterizə olunur.

Ziqota (yunanca zygotes-birləşmiş) – erkək və dişi qametlərin qovuşması nəticəsində əmələ gəlmiş hüceyrədir. Ziqota yeni orqanizmin ontogenezinin (fərdi inkişafının) başlanğıc mərhələsidir. Əksər bitki hüceyrələri kimi, ziqota totipotentdir (hüceyrə və toxumaların yetkin orqanizmin istənilən strukturuna diferensiasiya etmək xüsusiyyəti. Coxhüceyrəli orqanizmin istənilən somatik hüceyrəsi orqanizmə xas tam genetik informasiyaya malikdir. Lakin müxtəlif hüceyrələrdə bu genlərin bir qismi aktiv, bir qismi isə repressiv vəziyyətdədir). Bununla belə, digər hüceyrələrdən fərqli olaraq, ziqota (iki qametin qovuşmasından əmələ gəldiyi üçün) bir sıra özünəməxsus xüsusiyyətlərə malikdir. Bu xüsusiyyətlər avtonomluq, morfoloji və fizioloji polyarlıq, hüceyrə qılıafının xüsusi

quruluşu, xarakter hüceyrə tsiklinin (əsasən, interfaza) olmasıdır.

Polyarlıq və hüceyrə divarı ziqotaya yumurta hüceyrəsindən keçmişdir. İnkışafının əvvəlki mərhəllərində yetişməmiş yumurta hüceyrəsi hər tərəfdən hüceyrə divarı ilə əhatə olunur. Yetişmiş yumurta hüceyrəsində isə yalnız bazal qütb hüceyrə divarı ilə örtülür. Apikal qütb rüseym kisəsinin mərkəzi hüceyrəsindən plazmalemma ilə təcrid olunur. Ziqota interfaza dövründə hüceyrə divarını tamamilə bərpa edir. Bununla da, digər qonşu hüceyrələr-dən nisbətən təcrid olunmuş ziqota avtonomluq əldə edir. Lakin öz avtonomluğununa baxmayaraq, ziqota inkışafın bütün mərhələlərin-də rüseym kisəsinin və yumurtacığın digər hüceyrələri ilə sıx fizioloji əlaqədə olur. Ziqota öz inkışafında bir neçə mərhələ keçir:

1. İnisial ziqota (sperma daxil olmuş yetişmiş yumurta hüceyrəsi) **mərhələsi**. Bu mərhələdə ziqota hələ ki totipotent deyil. Lakin polyarlıq yaranmışdır. Çoxlu orqanellalar var.

2. Yetişməmiş ziqota mərhələsi – karioqamianın başlanğıcından erkək və dişi qametlərin qovuşmasına qədər davam edir. Bu mərhələdə totipotentlik yaranır. Nüvə diploiddir, erkək və dişi nüvəciklər qovuşmağa hazırlıdır.

3. Yetişmiş ziqota mərhələsi – erkək və dişi nüvəciklərin qo-vuşmasından kariokinezin (mitoz) başlanmasına qədərki mərhələ. Hüceyrə totipotentdir, bölünməyə hazırlıdır, çoxlu nüvəciyi olan diploid nüvəyə malikdir.

Toxum (*Semen*)

Botanikanın toxum və meyvələri öyrənən hissəsi **karnologiya** adlanır.

Toxum (latınca *Semen*) ali bitkilərin cinsiyətli çoxalma və yayılma orqanıdır.

Toxumlar örtlülü toxumlarda çiçəklərin dişiciyinin yumurtaglığında yerləşmiş yumurtacıqdan formalasılır. Toxum mayalanma nəticəsində ziqotadan əmələ gələn rüseymin inkışafi ilə əlaqədar şəklidəyişilmiş yumurtacıqdır.

Toxum meyvənin içərisində yerləşməklə, cücərməyə qədər

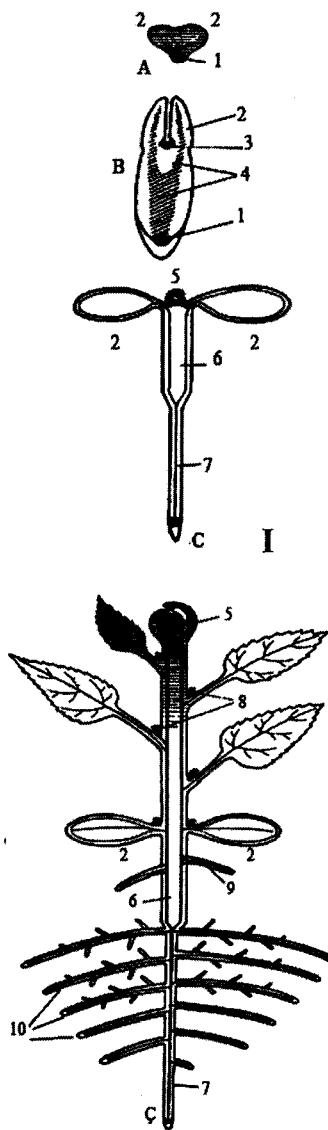
onun tərəfindən mühafizə olunur. Yetişmiş toxum rüşeym, toxum qabığı və ixtisaslaşmış ehtiyat toxumadan (endosperm və ya perisperm) ibarətdir. Mayalanmadan sonra ziqota rüşeymə, triploid mərkəzi hüceyrə endospermə başlanğıç verir, sinergidlər və anti-podlar degenerasiya edərək həll olur, integrumentlərdən toxum qabığı, yumurtalığın divarından meyvə divarları əmələ gəlir. Nusel-lus əksər bitkilərdə rüşeymin inkişafi zamanı qida maddələri şəklində sərf olunur, nadir hallarda isə ehtiyat toxumaya-perispermə çevrilir.

Rüşeym ziqtotadan əmələ gəlib diploid xromosom yığımına malik hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Funksiyasına görə rüşeym tamamilə və ya müəyyən dərəcədə meristem hüceyrələrinəndən təşkil olunmuş yeni bitkini yaradan başlanğıçıdır.

Formalaşmış rüşeym embrional bitki sayılır: onda artıq gələcək bitkinin əsas vegetativ orqanları (kök, gövdə, yarpaq) differensiasiya etmişdir. Morfoloji differensiasiyasına görə rüşeym 3 tipdə olur: yaxşı differensiasiya etmiş, differensiasiya etməmiş və rudiment rüşeymlər. Əksər bitkilərdə (həm bir, həm də ikiləpəli bitkilərdə) yetişmiş toxumda zəif inkişaf etmiş rüşeym olur. Bəzən toxumun tam yetişməsinə qədər rüşeym differensiasiya etməmiş hüceyrələr qrupunu xatırladır və ya yalnız bir neçə hüceyrədən ibarət olur.

Ruşeym, ruşeym oxu (rüşeym gövdəciyi) və ləpələrdən ibarətdir. Ruşeyimin yuxarı ucunda (apeksdə) meristem sahədən əmələ gəlmış gövdənin böyümə nöqtəsi adlanan və qabarıl formada olan böyümə konusu yerləşir. Burada ləpələrdən sonra əmələ gələn ilk yarpaqların əsası qoyula bilər. Belə olduqda, oxun bu hissəsi rüşeym tumurcuğu adlanır.

Oxun ləpələrin yerləşdiyi hissəsi ləpə bugumu, ləpələrdən aşağı hissəsi isə hipokotil və ya ləpəaltı dizcik adlanır. Oxun aşağı ucu «kök boğazı» adlanan hissə vasitəsilə rüşeym kökcü-yünə keçir. «Kök boğazı» - şərti mənada işlənir. Belə ki, kökün əsası və hipokotil arasında kəskin sərhəd yoxdur. Rüşeymdə protoderma və prokambi aydın görünür (şəkil 192, I B).



Şekil 192. I. İkiləpəli bitkinin quruluşunun sxemi; II-*Juglans regia* bitkisində rüseymin inkişafı: A-cavan rüseyim; B-yetişmiş rüseyim; C-cücerti; Ç-cavan bitki vegetativ fazadada. 1-rüseyim kökcübü; 2-ləpələr; 3-gövdənin böyümə konusu; 4-prokambi; 5-təpə tumurcuğu; 6-hipokotil; 7-əsas kök; 8-yan tumurcuq; 9-əlavə köklər; 10-yan köklər; qara rənglə meristem sahələr, ştrixlərlə böyüyen hissələr göstərilmişdir.

Rüşeymin formalaşması. Rüşeym mayalanmış yumurta hüceyrəsindən - ziqotadan inkişaf edir. Ziqotanın bölünməsi embiogenezin başlanması deməkdir. Mayalanmadan sonra ziqota müəyyən vaxt sükunət halında qalır. Bu zaman ziqotada kəskin dəyişikliklər baş verir: Endoplazmatik şəbəkə, ribosomlar, plastidler və mitokondriler qruplaşır və məsələn, pambıqda olduğu kimi (mayalanmadan 24 saat sonra) nüvə ətrafında yiğintı əmələ gətirirlər (şəkil 193).

Sonra ziqotanın həcmi mayalanmamış yumurta hüceyrəsinin həcminin 1/2-nə qədər azalır (şəkil 194). Lakin həcmin azalması heç də universal əlamət sayılır. Ziqotanın birinci bölünməsi mərkəzi hüceyrənin bölünməsindən və bir neçə endosperm hüceyrəsinin əmələ gəlməsindən sonra baş verir. Daha sonra ziqota eninə iki hüceyrəyə bölünür. Bölünmə qeyri-bərabər gedir. Nəticədə, iri bazal (mikropilyar) və sitoplazma ilə dolu, az vakuollaşmış kiçik apikal və ya terminal (xalazal) hüceyrə əmələ gəlir. Birinci hüceyrə bölünmələrinin istiqaməti və apikal hüceyrənin rüşeymin formalaşmasında iştirakının dərəcəsindən asılı olaraq rüşeymin inkişafının bir neçə tipi müəyyən edilir: *Onagrad*, *Asterad*, *Caryophyllad*, *Solanad*, *Chenopodiad*, *Piperad*, *Paeoniad* və *Graminad* (şəkil 195).

Məsələn, xaççıçəklilərdə bazal hüceyrə eninə, apikal hüceyrə isə uzununa bölünərək Onagrad tipli rüşeym sələfini-proembriyonu əmələ gətirirlər. Proembrio morfoloji cəhətdən diferensiasiya etmiş, kiçik hüceyrələrdən ibarət kürəyəbənzər cisimcikdir. Çiçəkli bitkilərdə proembrio hüceyrələri hüceyrə divarı ilə əhatə olunmuşdur. İri bazal hüceyrə eyni səthdə (ziqotanın birinci bölünməsinin baş verdiyi səthdə) bir neçə dəfə eninə istiqamətdə bölünərək suspenzor-rüşeym asqısını əmələ gətirir. Onun ən üst tərəfdə yerləşən hüceyrəsi böyüküb qovuğabənzər törəməyə çevrilir və çox güman ki, qaustoriya rolunu oynayır. Suspenzor rüşeyimi endosperm ilə dolu rüşeym kisəsinin dərinliyinə itələyir, nusellus və integument toxumalarından əldə etdiyi qida maddələri ilə onu təmin edir. Suspenzor hüceyrələri bioloji aktiv maddələr sintez edir.

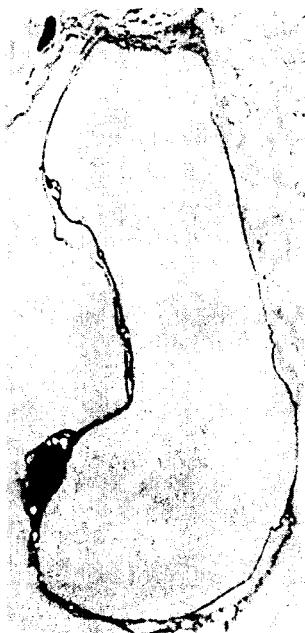


Şəkil 193. Adi pambıqda (*Gossypium hirsutum*) mayalanmadan 4 saat sonra qütbleşmə getmiş ziqota. Xalaza tərəfdə nüvənin ətrafında plastid və mitochondrillər toplaşmışdır.



A

Şəkil 194. Adi Pambıqda (*Gossypium hirsutum*) mayalanmadan 72 saat sonra yumurta hüceyrəsi (B) və ziqota (A); mayalanmadan sonra yumurta hüceyrəsinin ölçüləri 50% azalır



B

| Rüseyim kışesinin tipi | Ana makrospor hüceyreleri | Bölünme | | | | | Yetişmiş rüseyim kışesi |
|---|---------------------------|---------|--------|--------|--------|--------|-------------------------|
| | | I | II | III | IV | V | |
| 1 Normal tip (<i>Polygonum</i>) | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ |
| 2 <i>Oenothera</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 3 <i>Allium</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 4 <i>Weddellina</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | | ○ ○ |
| 5 <i>Fritillaria</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 6 <i>Drusa</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 7 <i>Pyrethrum</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 8 <i>Peperomia</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 9 <i>Penoea</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 10 <i>Gunnera</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 11 <i>Anthemis</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | ○ ○ |
| 12 <i>Plumbagela</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | | ○ ○ |
| 13 <i>Plumbago</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | | ○ ○ |
| 14 <i>Adoxa</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | | ○ ○ |
| 15 <i>Tulipa-tetraphylla</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | | ○ ○ |
| 16 <i>Tulipa-erostemon</i> -tip | ○ | ○ ○ | ○ ○ | ○ ○ | | | ○ ○ |

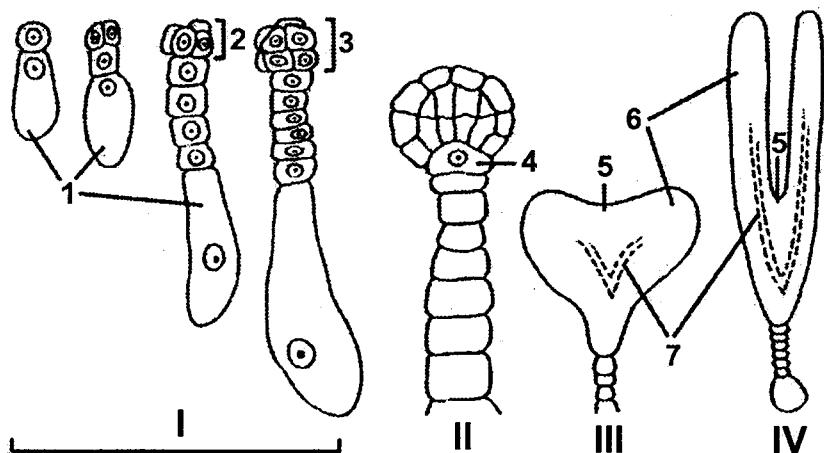
Şekil 195. Müxtəlif tipli rüseyim kışelerinin formallaşma sxemləri

Kiçik apikal (və ya terminal) hüceyrədən rüseym inkişaf edir. Apikal hüceyrə rüseymin sələfi sayılır. Əvvəlcə hüceyrə iki dəfə birinci bölünmə divarına perpendikulyar (ziqotanın birinci bölünməsinə eks səth) bölünür və dörd hüceyrə əmələ gəlir. Bu, kvadrantlar mərhələsidir. Hər bir kvadrant hüceyrəsi də sinxron olaraq eninə arakəsmələrlə bölünür və səkkiz hüceyrəli oktant mərhələsini əmələ gətirir (şəkil 196). Oktant hüceyrələri morfoloji oxşardır, lakin genetik olaraq, rüseymin müxtəlif quruluşlarına determinasiya (determinasiya-inkişaf edən hüceyrənin, orqanın və yaxud bütöv orqanizmin hissələri arasında morfoloji fərqlərin üzə çıxmamasına qədər yaranmış keyfiyyət fərqləridir) edirlər.

Suspenzordan daha çox uzaqlaşmış dörd distal (uzaqlaşmış) hüceyrədən gövdə apeksi və ləpelər, suspenzora yaxın dörd proksimal (yaxın yerləşmiş) hüceyrədən ləpəaltı dizcik - gövdəcik və ya hipokotil və köküñ bazal hissəsi yaranır. Kök əsasının qoyulmasımı rüseymə söykənmiş suspenzorun ən aşağıda yerləşən hüceyrəsi inisasiya edir. Bu hüceyrə **hipofiz** adlanır. Bəzi bitkilərdə oktanta yaxın suspenzor hüceyrələri də rüseymin tərkibinə daxil olur. Onlardan rüseym kökcüyünün distal hissəsi əmələ gəlir.

Oktant hüceyrələrinin bölünməsindən sonra proembrio fazası qlobulyar faza ilə əvəzlənir. Bu fazada protoderma əsasının (qlobulanın xarici hüceyrələrindən əmələ gəlir) və ilkin qabığın mərkəzi silindrədən (qlobulanın daxilində yerləşmiş hüceyrələr) aralanması baş verir. Bu mərhələdə inkişaf edən rüseymə endospermidən sitokinin fitohormonu daxil olur.

Sonrakı fazada ləpelərin əsasları qoyulur. Rüseymin yuxarı hissəsində yan tərəflərdə yerləşmiş hüceyrələr mərkəzdəki hüceyrələrə nisbətən daha intensiv bölünür (mərkəzi hüceyrələr dən sonradan rüseym gövdəciyinin apeksi əmələ gəlir). Nəticədə, rüseym ürək formasını alır. Ona görə də bu faza ürəyəbənzər faza adlanır. Bu fazanın normal davam etməsi üçün, rüseymə sitokinin, indolil-3-sirkə turşusu və adenin lazımdır.



Şekil 196. Quşəppəyində (*Bursa pastoris*) rüseymin inkişafının əsas fazaları. I-proembrio; II-qlobula fazası, III-ürəyəbənzər faza; IV-torpedoyabənzər faza; 1-suspenzor-asqı; 2-kvadrant; 3-oktant; 4-hipofiz; 5-rüseyim gövdəsinin apeksi; 6-ləpələr; 7-prokambi.

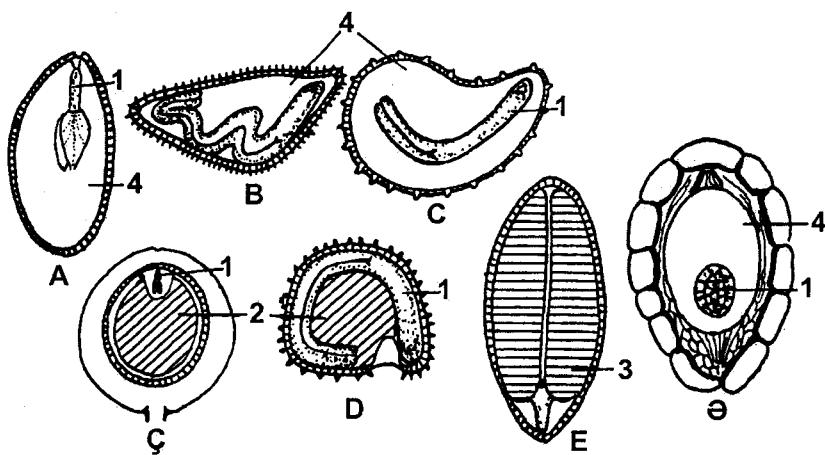
Torpedoyabənzər fazada ləpələrin hüceyrə kütləsinin güclü artımı baş verir. İkiləpəli örtülütoxumlarda ləpələrdə qida maddələrinin ehtiyatı toplanır. Tədricən ləpələr toxumun çox hissəsinə əhatə edərək, onun ən iri quruluşuna çevrilir. Ləpələr rüseyim oxunun yan tərəflərində, gövdənin böyümə nöqtəsi və ya tumurcuq isə ləpələr arasında yerləşir. Ləpələrlə müqayisədə hipokotil (rüseyim gövdəciyi, rüseymin ləpələr və rüseyim kökçüyü arasında qalan hissəsi) zəif böyükür. Kökün promeristemi yaranır, suspenzor isə dağılır. Bu fazada sitokininlə bərabər, digər fitohormon-hibberellin vacibdir. Hibberellin hipokotilin böyüməsini stimullaşdırır. Bundan sonra toxumun yetişmə fazası başlayır.

Beləliklə, embriogenez prosesi morfogenezdə baş vermiş dəyişikliklərə görə bir neçə mərhələyə bölünür: proembrional (ziqtadan proembrioda protodermanın diferensiasiyasına qədər), qlobulyar (protodermanın diferensiasiyasından ləpələrin əmələ gəlməsinə qədər), ürəyəbənzər (ləpələrin formallaşmasının ilkin mərhələləri), torpedoyabənzər (rüseyim oxunun aktiv böyüməsi, hipokotil və rüseyim kökündə ilk ixtisaslaşmış meristemlərin-

histogenlərin yaranması), formalaşmış və yetişmiş rüşeym mərhələləri (şəkil 196). Rüşeymin inkişafının ən uzun mərhələsi qlobulyar mərhələdir. Bu mərhələdə histogenez və orqanogenezə hazırlıq gedir.

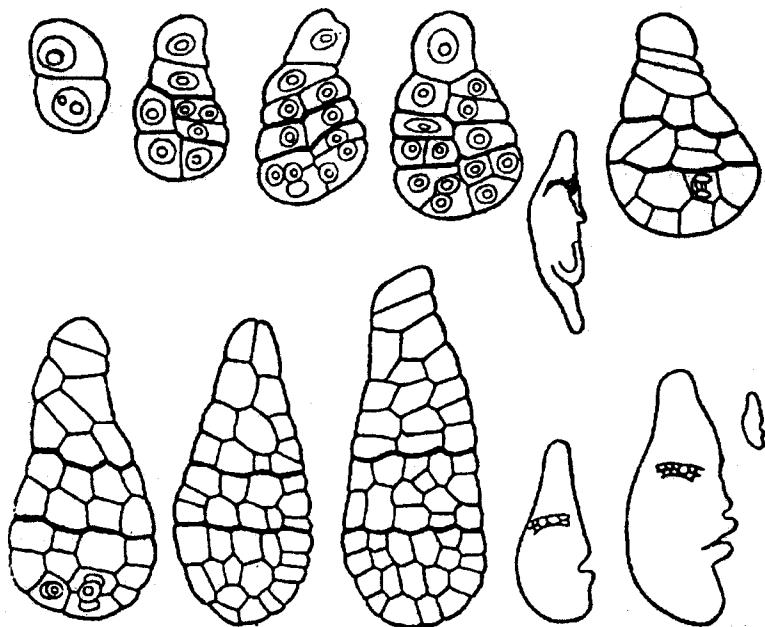
İkiləpəli bitkilərdə ləpələrin sayı adətən iki olur. Bəzən ləpələr daha çox və ya bir ədəd ola bilər. Alma, ağcaqayın, acıpaxla da üç-dörd ləpe (polikotiliya) olur. Bu, yumurtacığın vaxtından əvvəl parçalanması ilə əlaqədardır. Çətirlilər, qaymaqcıçəklilər kimi ikiləpəlilərdə iki ləpənin birləşməsi (sinkotiliya), qaymaqotunda isə ləpələrdən birinin inkişaf etməməsi hesabına ləpənin sayı bir olur. Bəzi parazit bitkilərdə isə rüşeym zəif inkişaf edir və ləpələr heç olmur.

Formasına görə ikiləpəlilərin rüşeymi, düz (tütün, gənəgərçək, xurma) (şəkil 197, A), əyilmiş (qaramuqotu) (şəkil 197, D), spiral şəklində burulmuş (küskütötü), nalşəkilli (quşəppəyi), yasti yayşəkilli (maya otu) və s. olur (şəkil 197).



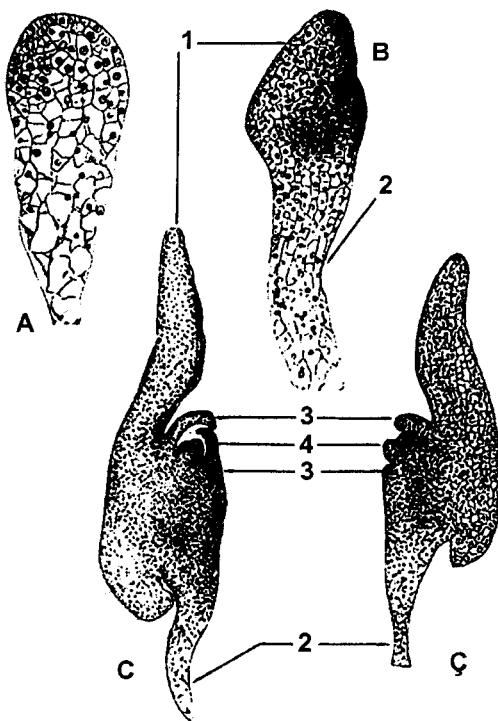
Şəkil 197. Toxumlarda rüşeymin formaları və yerləşməsi: A-xurma (*Diospyros*); B-çöl sarmaşığı (*Convolvulus arvensis*); C-xاش-xاش (*Papaver somniferum*); Ç-qara istiot (*Piper nigrum*); D-qaraçöərəkotu (*Agrostemma gracile*) (M); E-paxla (*Faba*); Θ-yarımdairədişli (*Orobanshe*). 1-rüşeym; 2-perisperm; 3-ləpələr; 4-endosperm.

Birləpəlilərdə rüşeymin inkişafı bir sıra xüsusiyyətlərə malikdir (Şəkil 198). Onlarda qlobulyar faza getmər və ləpənin biri reduksiya edir. Rüşeym bilateral simmetriya əldə etdiyidə, dorzal (arxa tərəf, yarpaqda alt tərəf) səthdə yerləşmiş hüceyrələr ventral (qarın, aşağı hissə, gövdəyə doğru yönəlmış hissə, yarpaqda üst tərəf) və apikal hissələrdəki hüceyrələrdən daha intensiv bölünürələr. Bununla əlaqədar rüşeym əyilir və böyümə nöqtəsi yan vəziyyəti alır (Şəkil 199). Yeganə ləpə terminal vəziyyətdə (təpə hissə) yerləşir. Rüşeymin inkişafı fərqli olduğuna görə, iki və birləpəlilərin quruluşunda da kifayət qədər fərqlər olur.



Şəkil 198. Birləpəli bitkilərdə rüşeymin inkişafı

Birləpəlilər içərisində daha çox diferensiasiya etmiş rüşeym **taxillara** (*poaceae*) məxsusdur. Taxilların toxumları çox özünə-məxsus quruluşa malikdir. Ehtiyat maddələr nişasta tərkibli toxuma şəklində endospermdə yerləşir. Bu toxuma aleyron dənələrin-dən ibarət bir qatla əhatə olunmuşdur. Aleyron dənələrinin tərkibi ehtiyat bitki züləli olan özdən (taxilların tərkibində olan, xəmirə



Şəkil 199. Qarğıdalı (*Zea mays*) rüseyminin inkişafının bir neçə mərhələsi;
A \times 240 - tozlanmadan 5 gün; B \times 140 – 10 gün; C \times 100; Ç \times 60 – 15 gün sonra;
1-qalxancıq; 2-asqi; 3-koleoptil; 4-ilk yarpaq.

yapışqanlıq verən zülal) ibarətdir. Rüseym endospermə bir tərəfdən söykənmiş vəziyyətdədir. Belə yerləşmə nəticəsində taxillarda yeganə ləpə endospermə söykənmiş yasti qalxan formasında olur və **qalxancıq** adlanır. Qalxancıq bir neçə funksiya yerinə yetirir. Rüseym hissələrini endospermdən ayırır və toxum cürcərkən quastoriya rolunu oynayaraq, endospermdən qida maddələrini (fermentativ parçalanmadan sonra) rüseymə ötürür. Qalxancığın sorucu funksiyası onun sorucu qatının səthində yerləşən güclü ixtisaslaşmış hüceyrələr tərəfindən həyata keçirilir. Əksər birləşənlərdən fərqli olaraq, taxilların rüseym tumurcuğu çox inkişaf etmiş və 2-3, bəzən isə daha çox yarpaq əsasına malik olur (Şəkil 200). Onlardan ən xaricdə yerləşəni- qapaqşəkilli yarpaq koleoptildir.

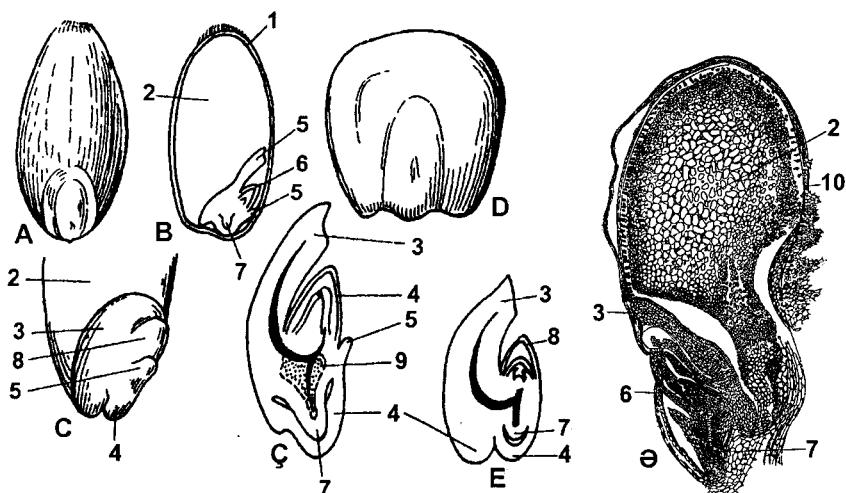
Koleoptil ilk yaşıl yarpaqdır (şəkil 200). Bəzi alımlar koleoptili əsl yarpaq kimi qəbul etmir, ləpənin - qalxancığın qını hesab edirlər. Taxillarda hipokotil tam inkişaf etməyib. Rüseyim kökcüyü (bəzən, 2-3 və daha çox) xüsusi çoxqatlı örtüklə – **koleoriza** (yunanca, *koleos* və *rhiza* – kök) ilə əhatə olunub. Cücərmə zamanı koleoriza şışır və öz səthində sorucu tükcükler əmələ gətirir. Kök, koleoriza toxumasından keçib xaricə – torpağa çıxır. Bəzi müəlliflərə görə, koleoriza taxillarda rüseyimin inkişaf etməmiş əsas kökü, onu dəlib keçən endogen kökcükler isə əlavə köklərdir. Koleoptil və koleoriza müdafiə funksiyası daşıyır. Onlar bir tərəfdən tumurcuğu, digər tərəfdən meyvəyanlığının möhkəm örtüklərindən keçərkən kökcükleri qoruyurlar.

Bəzən qalxancığın əks tərəfində pulcuğabənzər çıxıntı – *epiblast* əmələ gelir. Bəzi müəlliflərə görə, epiblast ikinci ləpənin qalığıdır (əgər qalxancıq birinci ləpə hesab edilərsə). Digər müəlliflər epiblastı birinci və yeganə ləpə, qalxancığı isə rüseyim oxunun törəmələrindən olduğunu iddia edirlər (şəkil 200). Bir başqaları isə bu çıxıntını rüseyim oxunun əyilməsi nəticəsində yaranmış adı toxuma qatı kimi qəbul edirlər. Bəzi taxillarda, məsələn, darida rüseyim düz formadadır, epiblast isə tamamilə yoxdur (şəkil 200). Beləliklə, taxillarda rüseyim daha mürəkkəb və ixtisaslaşmış quruluşa malikdir. Əgər rüseyim hissələrinin funksional əhəmiyyəti, ümumiyyətlə, aydınğırsa (meristem böyümə konuslarının koleoptil və koleoriza tərəfindən qorunması), əksər rüseyim orqanlarının əmələ gəlməsi və onların morfoloji təbiəti haqqında isə yalnız 200 il ərzində müzakirə olunan bir-birinə zidd müxtəlif hipotezlər mövcuddur.

Ehiyat toxuma. Toxumlar qida maddələrini endosperm (triploid toxuma), perisperm (diploid toxuma) və diploid rüseyimdə, əsasən də rüseyim ləpələrində toplaya bilir. Ləpələr bu zaman çox böyüb və toxumu tamamilə doldurur.

Endosperm. Rüseyim və endosperm toxumun morfoloji, sitoloji və fizioloji cəhətdən fərqlənən iki çox hüceyrəli cismidir. Ciçəkli bitkilərin endospermi rüseyim kisəsinin mərkəzi hüceyrəsindən yaranmış triploid törəmədir. Endospermin funksiyası rüseyimin qidalanmasını təmin etməkdir. Bu, heterotrof qidalanmadır (bəzən inkişafın əvvəlki mərhələlərində rüseyim yaşıl

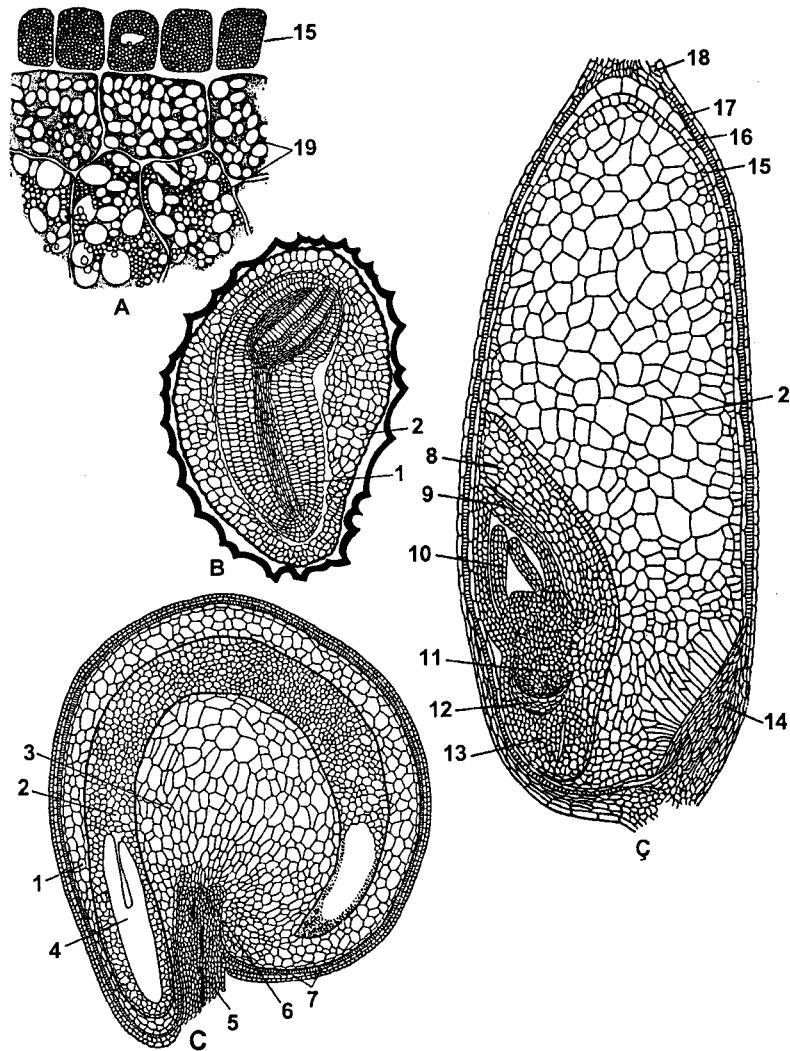
rəngdə olub fotosintezə qadir olsa da, ana orqanizm hesabına qidalanma üstünlük təşkil edir).



Şəkil 200. Taxilların rüseymləri və dənləri: A-buğda dəni; B-uzununa kəsik; C-dənin örtüyü çıxarıldıqda; D-buğda rüseyminin uzununa kəsiyi (epiblast yoxdur); E-qarğıdalı rüseyminin uzununa kəsiyi; Θ – buğda toxumunun quruluşu. 1-rüseyim örtükləri, 2-endosperm; 3-qalxancıq; 4-koleoriza; 5-epiblast; 6-tumurcuq; 7-rüseyim kökcüyü; 8-koleoptil; 9-əlavə köklər; 10-qabıq

Yetişmiş endosperm iri parenxim hüceyrələrindən ibarət olub nişasta, zülal, yağ və hemisellüloza şəkilində ehtiyat maddələr toplayır. Endospermin periferiyası boyu tərkibində yalnız zülal olan hüceyrələr qatı yerləşir. Bu, aleyron qatıdır. Onun ardınca endospermin nişastalı hissəsi gəlir (şəkil 201, A). Endosperm əksər birləpəli toxumlarda inkişaf etmişdir. Məsələn, taxillarda endosperm toxumun çox hissəsini tutur. Bu toxuma bir sıra ikiləpəli toxumlarda da olur (şəkil 201, C).

Toxumlar yetişərkən hüceyrələrin güclü susuzlaşması hesabına endosperm bəzən çox bərk, şüşəyəbənzər (xurmada olduğu kimi) və yaxud daşvari olur. Belə toxumlarda ehtiyat maddə kimi hüceyrə divarlarında hemisellüloza toplanır. Çiçəkli bitkilərdə yağılı toxumlar üstünlük təşkil edir. Yağlar zülal və karbohidratlarla müqayisədə daha kalorili ehtiyat qida maddələridir. Toxumlar şişdikdə,



Şəkil 201. Ehtiyat toxuma: A. Buğdada (*Triticum vulgare*) endosperm; B. Tütün (*Nicotiana*) toxumunun uzununa kəsiyi; C-çuğundur (*Beta vulgaris*) və Ç - birləpəli sorqo (*Sorghum*) bitkisinin meyvəsinin eninə kəsikləri; 1-rüşeym; 2-endosperm; 3-perisperm; 4-nuselyar perisperm; 5-toxum ayağı; 6-xalaza; 7-toxum qabığı; 8-qalxancıq; 9-koleoptil; 10-tumurcuq; 11-rüşeym kökcüyü; 12-kök üsküyü; 13-koleoriza; 14-çapıq; 15-aleyron qatı; 16-daxili inequment, 17-perikarp, 18-sütuncuğun əsası, 19-nişastalı qat

endosperm maddələri fermentlərin təsiri ilə hidroliz olunur və cücərmə zamanı rüseyim tərefindən udulur. Bundan sonra endosperm hüceyrələri dağılır. Bəzi bitkilərdə endospermdən əksər vaxt çox hüceyrəli olan xüsusi çıxıntılar əmələ gəlir. Bu çıxıntılar rüseyim kisəsindən kənara çıxan qaustoriyalardır. Qaustoriyalar inequment, nusellus toxumalarında böyür və rüseyimin qidalanmasını yaxşılaşdırırlar. Qaustoriyalar təkamül baxımından inkişaf etmiş bitki qruplarına xasdır (*Veronika, Impatiens, Acanthaceae*).

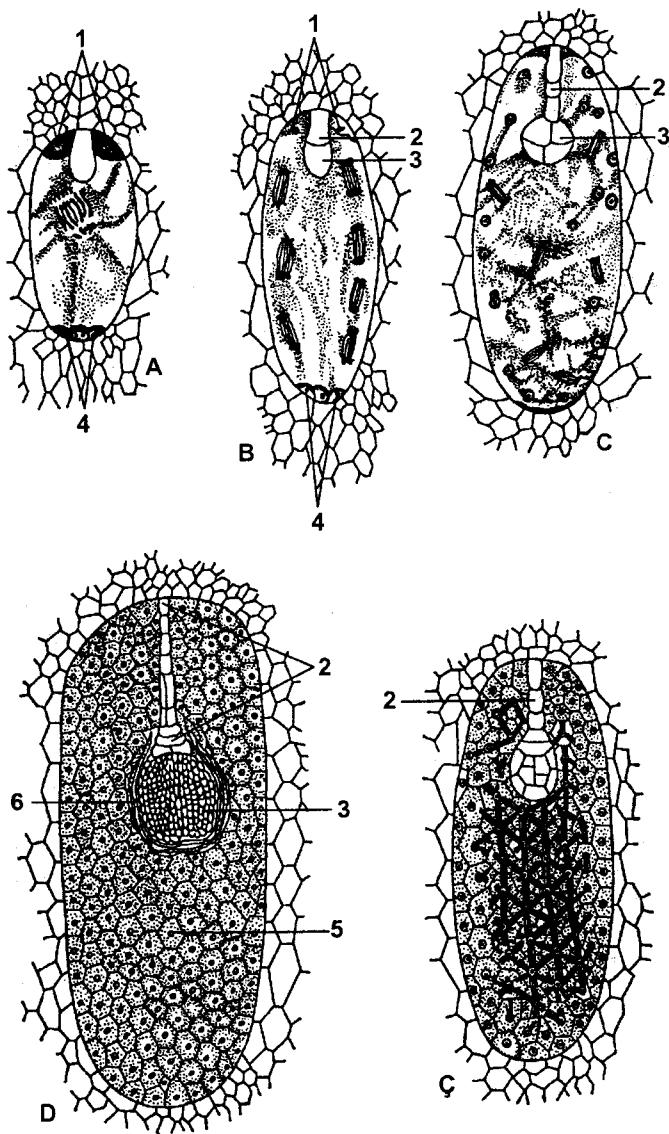
Endospermin formalaşması. Bütün örtülü toxumlarda endosperm triploid mərkəzi hüceyrədən əmələ gəlir. Ziqtotadan fərqli olaraq, mərkəzi hüceyrə sükunət dövrünü keçmir və tezliklə (ziqtotadan əvvəl), sperma nüvəsi ilə qovuşduqdan sonra mitoz yolla bölünməyə başlayır (şəkil 202).

Ciçəkli bitkilərin müxtəlif nümayəndələrində endospermin inkişafı eyni getmir. Bununla əlaqədar olaraq, endospermin inkişafının üç tipi müəyyən edilir: nuklear (nüvə), sellüyar (hüceyrə) və gelobial (aralıq və ya bazal).

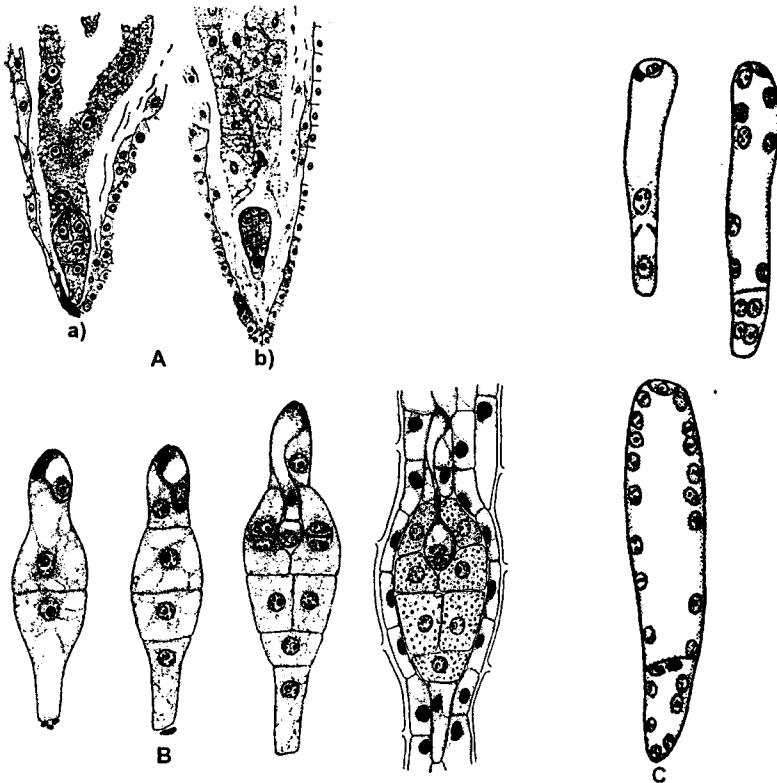
Endospermin **nuklear** yolla inkişafı zamanı, əvvəlcə mərkəzi hüceyrənin triploid nüvəsi dəfələrlə bölünür. Bu bölünmələr zamanı sitoplazma bölünmür. Nəticədə ümumi sitoplazmada divarboyu (periferik vəziyyətdə) yerləşən çoxlu nüvə əmələ gəlir, yəni çoxnüvəli quruluş yaranır. Bu proses hüceyrənin böyüməsi və onda qida maddələrinin toplanması ilə müşayiət olunur. Nadir hallarda, endosperm yetişmiş toxumda da qeyri-hüceyrəvi quruluşu saxlayır, lakin çox zaman hüceyrə divarları gec də olsa, əmələ gəlir. İnkişafın bu tipi xaşxaşkimilər, qaymaqcıçayı, qərənfil, kaktuslar və başqa ikiləpəlilər, həmçinin bəzi birləpəlilər üçün xarakterdir (şəkil 203, A, C).

Endospermin **sellüyar** tipli inkişafı zamanı nüvənin hər bölünməsi hüceyrə divarının əmələ gəlməsi ilə başa çatır və nuklear tipli inkişafdan fərqli olaraq ümumi sitoplazmada sərbəst nüvələr olmur (şəkil 203 B). İkilepəlilər arasında sellüyar tip maqnoliyakimilər, zəngciçayı, mürəkkəbçiçəklilər və s. fəsilələr üçün xarakterdir. Sellüyar tipli endosperm birləpəlilər arasında su gülü fəsiləsində təsadüf edilir.

Gelobial tip mayalanmış mərkəzi hüceyrənin nüvəsinin (endospermin ilkin-triploid nüvəsi) birinci bölünməsindən sonra iki



Şəkil 202. İkiləpəli bitkilərdə rüseyim və endospermin inkişafı: A, B, C-formalaşmaqdə olan endospermin nüvəsinin bölünməsi; Ç, D-formalaşmış rüseyim və endosperm; 1-sinergidlər; 2-asqi; 3-rüseyim; 4-antipodlar; 5-endosperm; 6-rüseyimi əhatə edən qalınlaşmış endosperm hüceyrələri

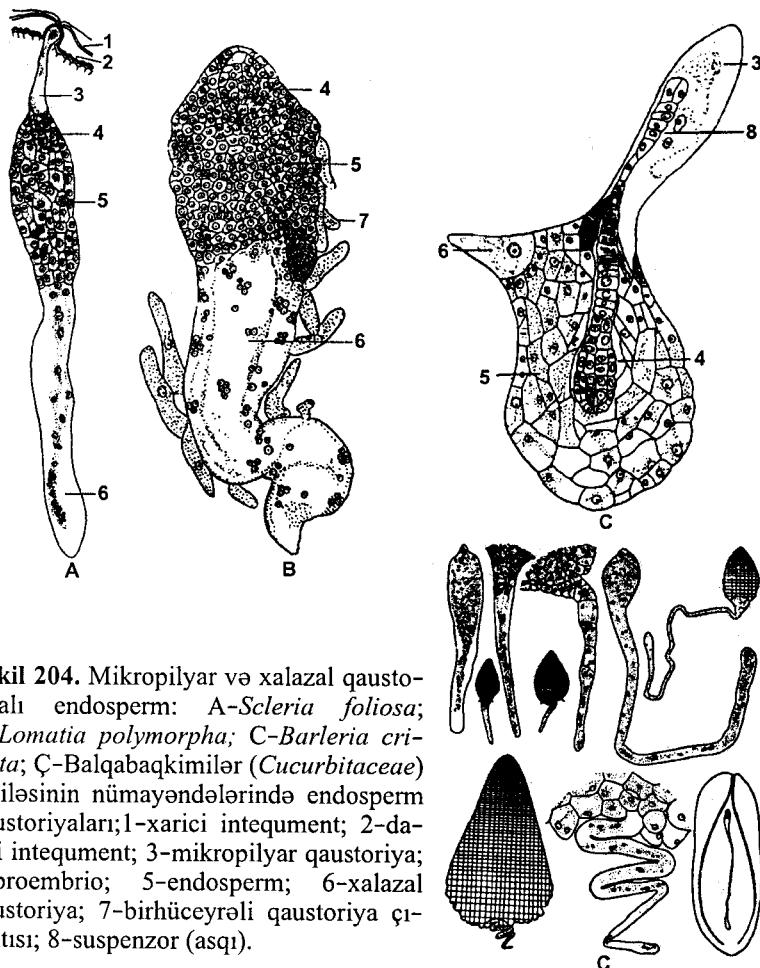


Şəkil 203. Endospermin əmələ gəlməsi: A-buğdada (*Triticum*) endospermin nüvə (nuklear) tipi: sərbəst nüvəli endosperm iki rüscüm kisəsinin mikropilyar hissəsi; B-hüceyrəvi endosperm - Adı hipopitidə (*Hypopitus monotropa*) hüceyrəvi tipli (selülyar) endosperm formalaşması; C-Çırışdə (*Eremurus himalaicus*) gelobial tipli endosperm formalaşması

qeyri-bərabər hüceyrənin əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunur (şəkil 203, C). Bu hüceyrələrdən böyüyü mikropilyar, kiçiyi xalaza hüceyrəsidir. Mikropilyar hüceyrədə nüvənin bölünməsi sitokinez (sitoplazmanın bölünməsi) ilə müşayiət olunmur. Mikropile hüceyrəsinin nüvəsi bir neçə dəfə bölünür və ümumi sitoplazma daxilində çoxlu sərbəst nüvələr əmələ gəlir. Sonra, nüvələrin sayı kifayət qədər çoxaldıqda, sitoplazma sahəsi ilə birlikdə ayrı-ayrı nüvələri ayıran hüceyrə divarları yaranır və endosperm hüceyrəvi quruluş əldə edir. Xalaza hüceyrəsində isə

nüvə bölünmür və ya bir az gec bölünür. Endospermin bu xalaza hissəsi çox vaxt qaustoriyalar kimi fəaliyyət göstərir.

Müxtəlif yumurtacıqlarda qaustoriyalar forma və quruluşuna görə fərqlənir (Şəkil 204). Onlar xalaza və mikropilyar olmaqla, qidalandırıcı və ifrazedici (sekretor) funksiyalar daşıya bilər. Yumurtacıq, plasenta və hətta yumurtalıq toxumalarının dərinliklərinə daxil olmaqla, qaustoriyalar qida maddələrini qəbul edir və inkişaf etməkdə olan rüşeymə daşıyır.



Şəkil 204. Mikropilyar və xalazal qaustoriyalı endosperm: A-Scleria foliosa; B-Lomatia polymorpha; C-Barleria cristata; Ç-Balqabaqkimilər (Cucurbitaceae) fəsiləsinin nümayəndələrində endosperm qaustoriyaları; 1-xarici intequament; 2-daxili intequament; 3-mikropilyar qaustoriya; 4-proembrio; 5-endosperm; 6-xalazal qaustoriya; 7-birhüceyrəli qaustoriya çıxıntısı; 8-suspenzor (asqi).

Endospermin gelobial yolla yaranması daha çox birləpəlilər üçün səciyyəvidir. Endospermin inkişafının bu tipi çox zaman aralıq tip adlandırılسا da, termin özünü o qədər də doğrultmur və ona görə də gelobial adlanır.

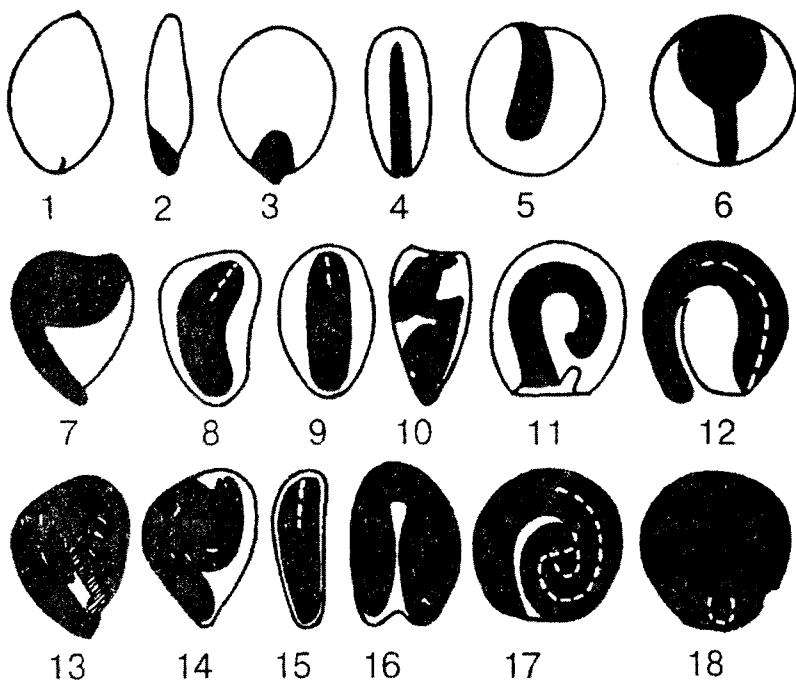
Mərkəzi nüvənin sükünət dövrünü keçmədən bölünməsi və endospermin rüşeymdən əvvəl formallaşması inkişaf etməkdə olan rüşeymin qidalanmasını həyata keçirməyə imkan verir. Əvvəlcə endosperm aktiv metabolik fəaliyyətdə olub, yetişməkdə olan toxuma ana orqanizmdən daxil olmuş maddələrin çevrilməsini təmin edir və rüşeymə ötürür. Tezliklə, bu aktivlik zəifləyir və onun özündə ehtiyat maddələrin toplanması baş verir.

Yetişmiş toxumun endospermi kiçik hüceyrəli ehtiyat toxumadır. Müxtəlif bitkilərin yetişmiş toxumlarında rüşeym və endospermin ölçülərinin nisbəti, rüşeymin görünüşü, və toxumda yerləşməsi çox dəyişkəndir (şəkil 205).

Bəzi bitkilərdə (maqnoliya, zanbaq) rüşeym kiçik olur. Endosperm isə təxminən toxumun bütün həcmini əhatə edir. Digərlərində (alma, badam) rüşeym iri olub, hissə-hissə endospermi sıxışdırır və o, toxum qabığı altında yerləşən nazik xarici qat əmələ gətirir. Elə hallar da olur ki, inkişaf etməkdə olan rüşeym tamamilə endospermi udur. Bu zaman yetişmiş toxum rüşeym və toxum qabığından (pax-lalilar, qabaqkimilər və astrakimilər) ibarət olur. Belə toxumlarda ehtiyat qida maddələri rüşeymin ləpələrində toplanır. Ona görə də ləpələr iri, lətli olub toxumun böyük hissəsini təşkil edir.

Rüşeym kisəsinin, sonradan isə rüşeymin və endospermin inkişafı prosesində yumurtacığın nusellusu tamamilə itir. Onun ehtiyat maddələri inkişaf etməkdə olan rüşeymin və toxumun hissələrinin qidalanmasına sərf olunur. Lakin bəzi bitkilərdə yetişmiş toxumda nusellus qalır və toxum qabığı altında yerləşən ehtiyat toxumaya-perispermə çevrilir. Belə halda toxum rüşeym, endosperm, perisperm və toxum qabığından ibarət olur (su zanbağı, qara istiot).

Perisperm rüşeymin ikinci ixtisaslaşmış toxumasıdır. Perisperm yumurtacığın nusellusundan inkişaf etmiş, endospermində fərqli olaraq diploid toxumadır. Bu toxuma qərenfilkimilər, tərəçıçəklilər fəsilələrinə səciyyəvidir. Bu fəsilələrdə yetişmiş toxumda endosperm tamamilə udulur, perisperm qalır və inkişaf edir. Beləliklə,



Şekil 205. Müxtəlif çiçəkli bitkilərin toxumlarında rüseyim və ehtiyat toxumanının ölçülərinin nisbəti. Qara rənglə rüseyimin, ağ rənglə ehtiyat toxumanının silueti göstərilmişdir: 1. *Medeola Virginiana*, 2. Qırtıc (*Poa juncifolia*), 3. Yalançı işiqotu (*Luzula campestris*), 4. Bataqlıq kalası (*Calla palustris*), 5. İlən soğanı (*Muscari rasemosum*), 6. Boyaqotu (*Rubia tinctorum*), 7. Qırxbuğum (*Polygonum sagittatum*), 8. Tütün (*Nicotiana glauca*), 9. İtev (*Itea virginiana*), 10. Səna (*Cassia tora*), 11. Thalia dealbata, 12. *Mesembryanthemum durum*, 13. Batat (*Ipomea lacunosa*), 14. *Jacquemontia ramnifolia*, 15. Sünbüllü saçaqotu (*Myriophyllum spicatum*), 16. *Sida rhombifolia*, 17. Çöl mamirotu (*Spergula arvensis*), 18. Gənəgərçək (*Adenanthera pavonina*)

toxumlarda ehtiyat qida maddələri ya rüseyimdən xaric, xüsusi ehtiyat toxumalarda (endosperm və perisperm) və ya rüseyimin özündə (ləpələrdə) toplana bilər. Çiçəkli bitkilərin əksəriyyətində yetişmiş toxumda endosperm olur.

Ehtiyat qida maddələrinin kimyəvi tərkibi. Toxumda ehtiyat qida maddələrinin tərkibinə nişasta, yağı, zülal və ehtiyat hemisellüloza daxildir. Ehtiyat toxumanın tərkibində miqdarı baxımdan hansı maddənin çox olmasından asılı olaraq nişastalı (buğdada 66%, çovdarda 67%), yağılı (gənəgərçəkdə 70%, kətannda 48%), zülallı (noxudda 22-34%, lobyada 23%, soyada 34-35%), ehtiyat hemisellülozalı (palma, qəhvə ağacı) toxumlar müəyyən edilir.

Yabani bitkilərin toxumlarında ehtiyat maddə kimi duru yağ üstünlük təşkil edir. Bəzən toxumlar zəhərli də ola bilər. Quru toxumlarda suyun miqdarı 7-12% olur.

Toxumların tipləri. Yetişmiş toxumlar forma, ölçü, səthin quruluşu, qabığın rəngi və daxili quruluşlarına görə müxtəlifdir. Toxumlarda mütləq rüşeym (ziqota törəməsi olub hüceyrələri diploid xromosom yığımına malikdir) və toxum qabığı (intequmentin törəməsi, diploid xromosom yığımı) olur. Toxumda ehtiyat toxuma: endosperm (ikiqat mayalanma nəticəsində əmələ gəlir və triploid hüceyrələrdən ibarətdir) və perispermmdir (nusellsun törəməsi olub hüceyrələri diploiddir).

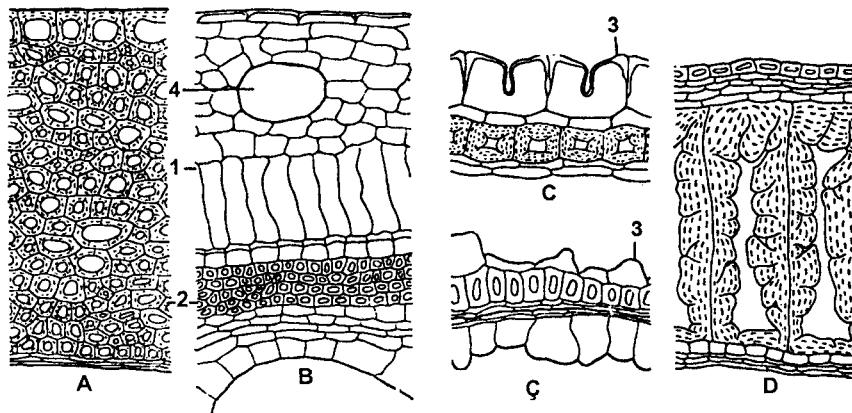
Toxumlar ehtiyat qida maddələrinin toplandığı yerə görə təsnif olunur və onların dörd tipi müəyyən edilir:

1. endospermli,
2. endosperm və perispermli,
3. perispermli,
4. ehtiyat maddələri rüşeymdə toplanan toxumlar.

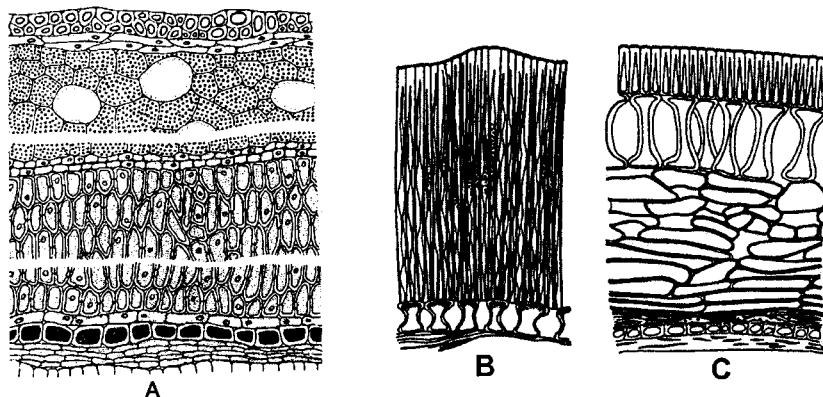
Toxum qabığı-spermoderma (yunanca *sperma* – toxum, *derma* – dəri). Toxum qabığının əsas funksiyası rüşeymi mexaniki zədələnmələr, mikroorqanizmlər, həddindən artıq qurumaq və vaxtsız cücərmədən mühafizə etməkdir. Bəzən toxum qabığı toxumun yayılması üçün bir sıra uyğunlaşmalara malik olur və onların cücərməsinə təsir edir.

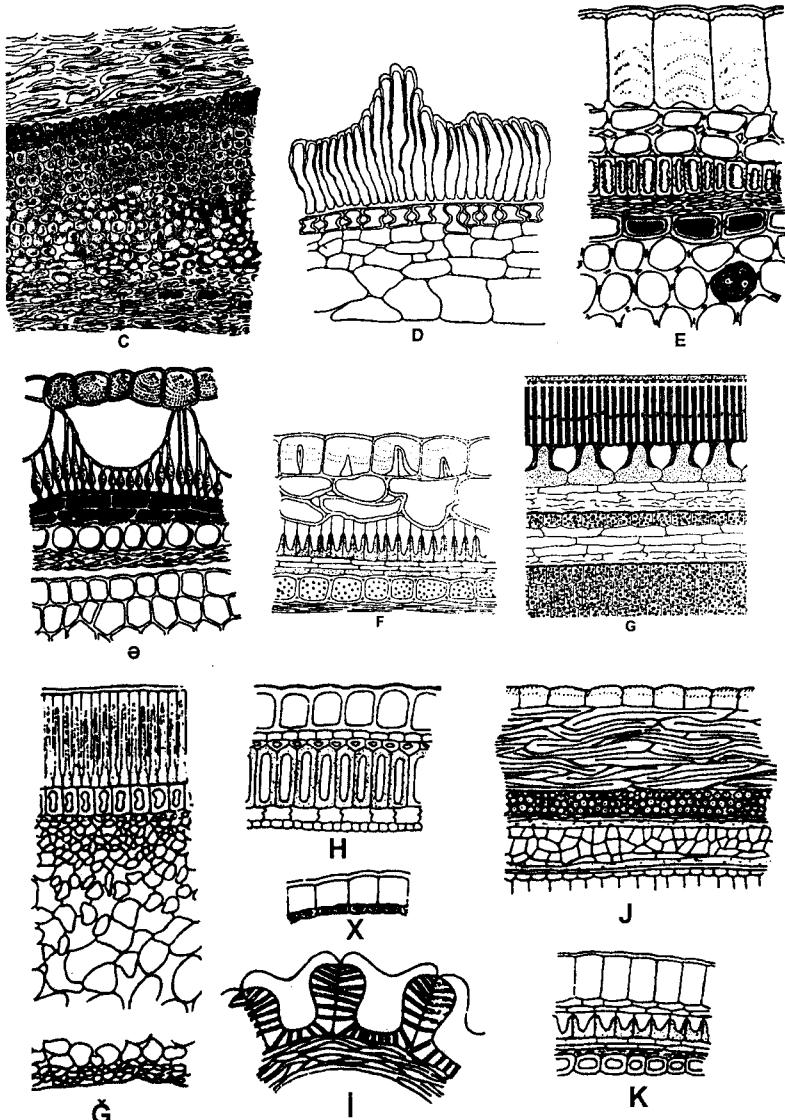
Toxum qabığında tükcükler (söyüd, qovaq), qanadçıqlar (qarğasoğanı), əlvən rəngli lətli çıxıntılar toxumların heyvanlarla və ya küləklə yayılmasını təmin edir. Toxum qabığı rəng və anatomiq quruluşuna görə müxtəlif bitkilərdə fərqli olur. Toxumun

rəngi qabığın epidermis hüceyrələrindəki pigmentlərdən asılıdır. Toxum qabığında nadir hallarda ağızçıqlara rast gəlmək olar (şəkil 206, 207).



Şəkil 206. Toxum qabığının bəzi tipləri: A-Virginiya hamamelisi (*Hamamelis virginiana*) $\times 200$; B - Dəfnə evpomatiyası (*Eupomati laurina*) $\times 200$; C - Aktinidiya (*Actinidia callosa*) $\times 400$; Ç-Şərqiçinarı (*Platanus orientalis*) $\times 400$; D-Əkin kənafı (*Cannabis sativa*) 300; 1-sarkotest; 2-sklerotest; 3-selikləşmiş hüceyrələr; 4-efir-yağ kanalı.





Şəkil 207. Toxum qabığının eninə kəsiyi: A-maqnoliya (*Magnolia grandiflora*); B-noxud (*Pisum sativum*); C-soya (*Glycine*); Ç-əkin gülevəri (*Centaurea cyanus*); D-qoyun noxudu (*Sicer arietinum*); E-Adi kətan (*Linum*); Ə-qara xardal (*Brassica nigra*); F-ağ xardal (*Sinapis alba*); G-*Crotalaria intermedia*; Ç-bə-növsə (*Viola tricolor*); H-lobya (*Phaseolus multiflorus*); X-Neştervari bağayarpağı (*Plantago lanceolata*); I-mærcangilə (*Vaccinium corymbosum*); C-alma (*Pyrus malus*); K-vəzəri (*Lepidium sativum*).

Çoxtoxumlu meyvələrin toxum qabığında çapıq olur. Çapıq toxumun toxum ayağına birləşdiyi yerdir. Buradan ötürüçü topa keçir. Qazlar mübadiləsinin tənzimlənməsi və toxumda rütubətin saxlanması toxum çapığı tərəfindən həyata keçirilir. Toxum çapığı klapan rolu oynayaraq, rütubətlə mühitdə qapalı, quru şəraitdə isə bir qədər açılmış vəziyyətdə olur.

Toxum qabığı intequmentlərdən əmələ gəlir. Cox vaxt onun formalaşmasında xarici intequment (*testa*) iştirak edir, daxili intequment isə (*teqmen*) ya tamamilə sorulur, ya da bir hüceyrə qatına qədər reduksiya edərək nusellus qalıqlarına yaxud da endospermə çox kip halda söykənir. Bəzən isə, məsələn, üçrəngli bənövşədə olduğu kimi, toxum qabığının böyük hissəsini daxili intequment təşkil edir. Toxumun inkişafının erkən mərhələlərində çoxqatlı intequment hüceyrələri qida maddələri ilə zəngin olur. Bu maddələr inkişafda olan rüseym və endosperm tərəfindən istifadə olunur. Toxum yetişdikcə, intequmentin quruluşu (xüsusən xarici intequment) çox dəyişir və üç topoqrafik sahə əmələ gəlir: xarici-ekzotest, daxili - endotes, aralıq - mezotest. Hər bir sahə, öz növbəsində, funksiyaları müxtəlif olan toxumalardan təşkil olunmuşdur. Bu toxumalar müxtəlif qatları əmələ gətirir.

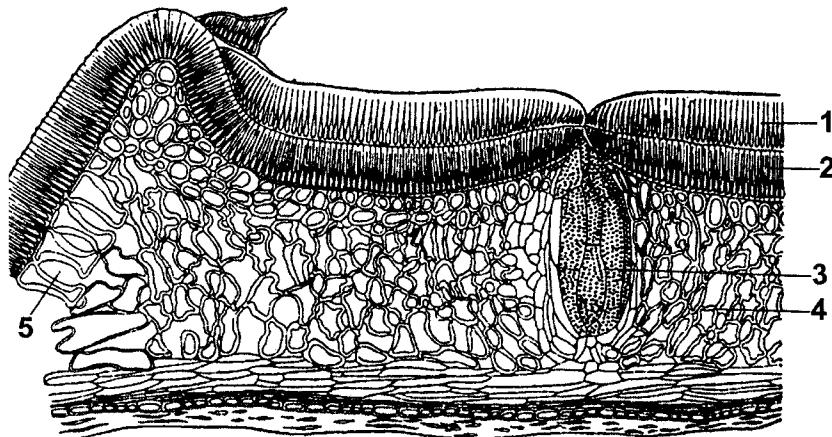
Toxum qabığına şirəli, lətli (sarkotest), mexaniki (sklerotest), parenxim (parenxotest), selikli (miksotest) toxumalar daxildir. Qabığda bu toxumaların hamısı və ya bəziləri ola bilər.

Maqnoliya toxumunda iki-üç qat sarkotest, möhkəm parenxo və sklerotestə malik çox qalın toxum qabığı olur. Almada toxum qabığının çox hissəsi lifli quruluşdadır. Onda daxili və xarici liflərin istiqamətlənməsi müxtəlifdir. Qaragilə qabığının epidermis hüceyrələrinin yan və daxili divarları məsaməli və çox qalınlaşmış, xarici divarları isə nazikdir. Spermodermanın

qalan hissəsi lifli quruluşdadır. Bağayarpağı üçün ikiqatlı spermoderma səciyyəvidir. Səhləblər və parazit bitkilərdə spermoderma birqatlıdır.

Paxlalılarda toxum qabığının özünəməxsus xüsusiyyətləri var. Qabığın xarici qatı hüceyrə divarları qeyri-bərabər qalınlaşmış makrosklereidlərdən ibarət palisad (sütunvari parenxim) qatıdır. Çapıq tərəfdə iki palisad qatı yerləşmişdir (şəkil 208). Palisad qatın hüceyrələrinin yuxarı hissəsindən işıqlı sahə keçir. İşıqlı sahə hüceyrə divarının bir hissəsi olub çox sıx şəkildə bir-birinə dolaşmış sellüloza mikrofibillərindən təşkil olunmuşdur. Suyun daxil ola biləcəyi fibrilarası zona işıqlı sahədə yoxdur. Ona görə də işıqlı sahənin əmələ gəlməsi ilə suyun toxum qabığından xaric olması dayanır. Paxla toxumlarının aşağı keçiriciliyini bu işıqlı sahə ilə əlaqələndirirlər. Paxlalıların müxtəlif nümayəndələrində palisad-sütunvari parenxim qatı fərqlidir. Hüceyrə divarları bərabər qalınlaşdırılmış və hüceyrələrin kənarları dalğalı olur. Bu qatın altında qum saatına bənzər sütunlu hüceyrələr – **osteosklereidlər** yerləşir. Toxumlar şişdikdə bu hüceyrələr uzanır. Onların rolu tam aydın olmasa da, böyük hüceyrəalarının olması bu hüceyrələrin toxumlarının aerasiyasında iştirak etdiyini güman etməyə əsas verir.

Daha dərində seyrək parenxim yerləşir. Bu qidalandırıcı qatın həlməşik hüceyrələri sonradan dağılır. Yetişməmiş toxumlarda bu hüceyrələrdə qidalı maddələr toplanır. Onlar sonradan rüşeymə keçir, hüceyrələr isə yastılaşır və tamamilə itirlər. Çapıq hissədə toxum qabığı digər hissələrə görə fərqli olur (şəkil 208).



Şəkil 208. Soya (*Glycine*) toxumunda çapığın eninə kəsiyi: 1-yuxarı palisad qatı; 2-aşağı palisad qatı; 3-traxeidlər; 4-asteroid toxuma; 5-sütunvari hüceyrələr

Sütunvari parenxim qatı burada ikiqatlıdır, xarici qatın kənarları özünəməxsus şəkildə bükülmüşdür (qatlanmışdır). Hər iki qatdan yarıq keçir. Yarıq, spiral və torlu qalınlaşmalara malik oval formalı qısa traxeidlərdən təşkil olunmuş xüsusi quruluş söykənir. Bu quruluş funikulus toxumasının qabığa doğru qabarmasının nəticəsi olaraq yaranmışdır. Quruluşun funksiyası aydın deyil. Çapiqda olan yarıq toxum quru havada olarkən açılır, rütbətli havada isə qapanır. Bunun nəticəsində, daxildən rütbət çıxır, içəri isə daxil ola bilmir. Ona görə də paxlalıların toxumlarında rütbət çox aşağı olur. Traxeidlərdən hər iki tərəfdə müxtəlif formalı hüceyrələrdən ibarət asteroid toxuması inkişaf edir. Ötürücü sistem yaxşı inkişaf etmişdir. Ötürücü topa funikulusdan xalazaya doğru uzanır və burada şaxələnir. Toxum qabığının ötürücü sistemi inequmentlərin ötürücü topalarından, onlar olmadıqda isə toxumayağı topalarından formalaşır.

Rüseymin mühafizəsi toxum qabığı, eyni zamanda, toxumu əhatə edən meyvəyanlığı hesabına təmin olunur. Bununla əlaqə-

dar olaraq, bu quruluşlar arasında müəyyən korrelyasiya (əlaqə) mövcuddur.

Qabığın qalınlığı, sərtliyi və möhkəmliyi meyvəyanlığının xarakterindən asılıdır. Meyvəyanlığı möhkəm və meyvə açılma-yandırısa, qabıq nazik olur (gavalı, günəbaxan, palid, albalı). Quru açılan meyvələrdə isə toxum qabığı qalın və mürəkkəb anatomik quruluşlu olur (paxla, pambıq, üzüm). Bu qalınlaşma yumurtacıq ayağının intequmenlərlə birləşməsindən əmələ gelir.

Ekzotestanın xüsusiyyətlərindən asılı olaraq, toxum qabığının səthi müxtəlif ola bilir. Xarici qat yasti, qabarlıq, çıxıntılı, kutiku-lanın qeyri-bərabər inkişafı ilə əlaqədar, düz, girintili-çıxıntılı və s. olur.

Toxum qabığı üzərində kiçik dəlik-mikropile və ya tozcuq yolu olur. Bu dəlik şışmə zamanı suyun toxuma daxil olmasını təmin edir. Adətən, rüseym kökcüyünün ucu mikropileyə doğru yönəlmüş olur və cücərmə zamanı oradan xaricə çıxır.

Spermodermanın quruluşu, əsas etibarilə, toxumun yayılma xüsusiyyətləri ilə bağlıdır. Bu prosesdə heyvanlar iştirak edirə, toxum qabığı yumşaqdır, parenxim və şirəli toxuma üstünlük təşkil edir. Su zanbağı toxumlarında şirəli arillusun olması, onların suda gəzən quşların ayaqlarına yapışmasına və bununla da yayılmasına səbəb olur. Səthdə yerləşmiş hüceyrələrin selikləşməsi isə, toxumların torpağa yapışmasına imkan verir. Digər tərəfdən, selik suyu özünə çəkməklə, toxumun cücərməsi üçün daha əlvərişli şərait yaradır. Beləliklə, toxum qabığı rüseymi müdafiə etmək funksiyası ilə yanaşı, toxumun cücərməsinə də səbəb olur.

Toxumların yetişməsi onların susuzlaşması ilə müşayiət olunur. Su toxumda 5-10% qalana qədər toxum qabığından xaric olur. Bu müddət ərzində kutikula qalınlaşır və hər bir bitki üçün xarakter relyef əldə edir. Kutikulanın müdafiə əhəmiyyəti onun səthində epikutikulyar mum qatının əmələ gəlməsi ilə daha da artır.

Meyvə (*Fruktus*)

Meyvə örtülütoxumlu bitkilərin toxumla çoxalmasını təmin edən reproduktiv orqandır. N.N.Kodens (1964) meyvəni mayalanmadan sonra çiçəkdən əmələ gələn, tərkibində toxumlar və ya bir toxum olan və onların mühafizəsini, yayılmasını təmin edən törəmə kimi xarakterizə edir.

Çiçəklənmədən sonra kasayarpaqları, ləçəklər, erkəkciklər tökülür. Sütuncuq quruyur və yaxud heyvanlar vasitəsilə meyvələrin yayılmasını təmin edən qarmaqlara çevirilir. Yumurtalıq inkişaf edib meyvə əmələ getirir. Bəzi hallarda kasayarpaqları (alma, noxud, şalfey), ləçəklər (xiyar), sütuncuq (ətirşah) və s. tökülmür və meyvənin əmələ gəlməsində çiçək saplaşğı, çiçək yatağı və çiçəkyanlığı da iştirak edir. Ona görə də bəzən meyvəni yetişmiş çiçək adlandırırlar (A.İms, 1964).

Meyvə əmələ gəldiyi çiçək hissələrinin əlamətlərini özündə saxlayır. Bununla belə, meyvənin inkişafi prosesində bu hissələr xeyli dəyişikliklərə uğrayır və çiçəkdə olmayan yeni anatomik əlamətlər üzə çıxır. Bəzi növlərdə eyni bitki üzərində morfoloji, çox zaman isə həm də anatomik quruluşuna görə fərqlənən meyvələr inkişaf edir. Bu hadisə **heterokarpiya** adlanır. Meyvələr mayalanma, bəzi bitkilərdə (bibər, balqabaq) isə hətta tozlanma getmədən də əmələ gələ bilər. Belə meyvələrdə toxum olmur. Bu hadisə **partenokarpiya** adlanır. Partenokarpiya adətən yumurtalığında çoxlu yumurtacıq olan bitkilərdə müşahidə edilir.

Meyvənin əmələ gəlməsi. Toxum yetişdikcə meyvə də yetişir. Meyvə yetişərkən ən dərin dəyişikliklər yumurtalıqda baş verir. Yumurtalıq çiçəkdə tozlanmaya qədər formalasır. Tozcuq dənəsinin dişicik ağızına düşməsindən və tozcuq borusunun cürcərməsindən sonra isə yumurtalıq hüceyrələri sürətlə bölünməyə başlayır. Mayalanmadan sonra bu proses bir qədər də sürətlənir. Yumurtalığın böyüməsi dişicik ağızına yad və ya ölü tozcuq də-

nəsi düşdükdə yaxud da tozcuğu sıxaraq möhtəviyyatını əlavə etdikdə belə, baş verir. Göründüyü kimi, yumurtalığın böyüməsinə təsir edən faktorlar heç bir spesifikliyə malik deyil və çox güman ki, bu vəzifəni fitohormonlar həyata keçirir.

Yumurtalıq hüceyrələrinin intensiv bölünməsi müxtəlif bitkilərdə fərqli müddət ərzində davam edir. Məsələn, pomidorda bu müddət bir neçə gün, gec yetişən armud sortlarında 45 gündür. Bu mərhələdən sonra sayca artdış hüceyrələrin böyümə mərhələsi başlayır və yumurtalığın ölçüləri artır. Çeyirdəkmeyvələrdə yumurtalıq hüceyrələrinin çoxalmasından sonra müəyyən fasılə yaranır. Bu müddət ərzində rüseym və endosperm inkişaf edir, yumurtalıq hüceyrələrinin bölünməsi isə (yəni çoxalması) nadir hallarda baş verir. Rüseym tamamilə formalasdıqdan sonra, yumurtalığın böyüməsinin ikinci mərhələsi başlayır və meyvənin tam yetişməsinə qədər davam edir.

Meyvə inkişaf edərkən yumurtalıq divarından meyvə divarı – meyvəyanlığı, **perikarp** (yunanca *peri* – yanında, *karpos* – meyvə) formalasılır. Yumurtalıq divarı zəif diferensiasiya etmiş parenxim hüceyrələrdən, ötürü toxuma, xarici və daxili epidermisdən təşkil olunmuşdur. Yetişmə prosesində perikarp hüceyrələrinin sayı artır. Əsas toxuma nisbətən homogen qalır yaxud mexaniki (sklerenxima) və parenxim toxumalara diferensiasiya edir. Parenxim hüceyrələrində nişasta, şəkər, zülal, yağ, vitaminlar və s. toplanır. Hüceyrələrin bölünməsi və böyüməsi hesabına meyvənin ölçüləri artır. Meyvələrin çoxunun ölçüləri parenxim hüceyrələrində hüceyrəaralarının əmələ gəlməsi ilə artır. Məsələn, almada hava boşluqları həcmi 25%-ni təşkil edir. Ona görə də meyvənin həcmi daha çox artır. Üzümdə isə əksinə, həcmi ilə müqayisədə kütləsi çox olur.

Meyvənin böyümə və inkişafi bioloji aktiv maddələrlə tənzimlənir: hormonlar (mayalanmadan sonra – hibberellinlər, endosperm hüceyrəvi quruluş əldə etdikdə – auksinlər), hüceyrə

bölünmələrinin tənzimləyiciləri (xüsusən, cavan meyvələrdə-sitokininlər), böyümə ingibitorları (salisil, ferul turşuları və s.), cücərmə ingibitorları və s.

Meyvənin inkişafına yumurtacıq və burada inkişaf edən rüşeymin təsiri böyükdür. Əgər hər hansı bir faktorun təsirindən toxum tam inkişaf etmirsə, o halda, meyvələr tokülür. Çoxtoxumlu meyvələrdə toxumların bir hissəsi inkişafdan qalarsa və ya inkişaf bərabər getməzsə, meyvə normal toxumlar olan tərəfdə formalaşacaq və qeyri-düzgün forma əldə edəcək.

Toxumlar meyvəyanlığına yumurtalıqda plasentanın yerləşdiyi yerdə yumurtacıq ayağı vasitəsilə birləşir. Toxumların maksimum miqdarı yumurtacıqların sayından asılıdır. Lakin çox vaxt toxumların sayı bu göstəricidən az olur, çünki bütün yumurtacıqlar yetkinləşmir.

Cavan meyvə qaranlıqda CO₂-ni təsbit edə bilsə də, özünə lazımlı olan bütün birləşmələri sintez edə bilmir. Bu maddələrin əmələ gəlməsi üçün lazımlı olan metabolitlər meyvə ayağı (funikulus) ilə əlaqədə olduğu ana bitkidən alınır. Meyvənin formalaşmasının normal getməsi üçün ana bitki kifayət dərəcədə fotosintetik kütləyə malik və lazımı qədər üzvi maddələr sintez etməyə qadir olmalıdır. Məsələn, otvari bitkilərdə (xüsusən, birilik) sintez olunan üzvi maddələrin, demək olar ki, hamısı inkişaf etməkdə olan toxum və meyvə tərəfindən istifadə edilir. Ona görə də heyvandarlıqda, yem hazırlığında ot çıçəklənmə və meyvə əmələ gəlmədən əvvəl biçilir, əks təqdirdə, otun yem əhəmiyyəti kəskin aşağı düşür.

Meyvə yetişdikdə, etilenin miqdarı artır. Yetişmə meyvənin böyüməsinin dayanması ilə başlayır. Xlorofil, aşı maddələri parçalanır, vakuollarda meyvəyə xas rəngi müəyyənləşdirən piqmentlər (əsasən, antosianlar) toplanır. Hüceyrə divarlarında pektin maddələrinin dağılması meyvə divarlarının yumşalmasına səbəb olur. Şirəli meyvələrdə üzvi turşuların miqdarı azalır, şəkər

artır. Yetişmiş meyvelerin kal meyvə ilə müqayisədə daha dadlı olması bununla izah edilir.

Yetişdikdən sonra, meyvənin inkişafının sonuncu mərhələsi ölüşkəməkdir (qurumaq). Bu zaman meyvəyə yeni maddələr daxil olmur, hüceyrələrdə bölünmə, böyümə getmir, tədricən meyvə toxumaları dağılır və quruyur. Əksər çiçəkli bitkilərdə yetişmiş meyvelər tökülür və yerdə çürüyür. Bəzi bitkilərdə isə onlar uzun müddət ana orqanizm üzərində qala bilir.

Meyvələrin tökülməsi hüceyrələrin bölünməsi və ya bölünmə getmədən differensiasiyası nəticəsində formalaşan ayırcı qatın hesabına baş verir. Meyvə salxımlarında çox vaxt 2-3 ayırcı qat olur. Bəzi meyvələr saplaq ilə birgə tökülür (*Carpinus*, *Ulmus*, *Salix*, *Populus*, *Pyrus*, *Tilia*, *Robinia*). Bir sıra *Prunus* növlərində əvvəlcə meyvə, sonra saplaq və nəhayət meyvə budağı tökülür. Budağın tökülməsindən sonra əmələ gəlmış çapıq periderma hesabına itir. *Umbelliferae* meyvələrində meyvə yetişərkən onu iki yarıya ayıran xüsusi ayırcı qatlar əmələ gəlir. Bu qatlar çoxlu hüceyrəaraları olan parenxim toxumadan ibarətdir. Yetişmə zamanı bu toxuma yiğilir (büzüşür).

Almada tökülmə meyvənin inkişaf mərhələsindən asılı olaraq, müxtəlif yollarla baş verə bilir. Çiçeyin və ya yetişməmiş meyvənin (kal) bitkidən ayrılmasından əvvəl hüceyrələrin böyüməsi və çoxalması baş verir. Yetişmiş meyvələrin ayrılması zamanı isə hüceyrələrin bölünməsi getmir.

Meyvələr tərkiblərindəki toxumlar ilə birlikdə tökülə bilər. Toxumun meyvə divarından (plasentadan) aralanması, passiv (ayırcı qat əmələ gəlmədən) və ya funikulus və plasenta arasında zəif differensiasiya etmiş ayırcı qatın əmələ gəlməsi ilə baş verə bilər. Bu qat nazik divarlı hüceyrələrdən təşkil olunub. *Leguminosae* bitkisində toxum və plasenta arasındaki ayırcı qat qa-

lindivarlı sklerifikasiya^{*} olunmuş və nazikdivarlı sklerifikasiya olunmamış hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur.

Giləmeyvələrdə toxumların plasentadan aralanması onun dağılmasından sonra baş verir.

Meyvənin quruluşu. Meyvənin əsas kütləsini meyvəyanlığı - perikarp təşkil edir. Perikarpda xarici, orta və daxili sahələr aydın gözə çarpır. Xarici sahə ekzokarp, orta-mezokarp və daxili - endokarp adlanır. Məsələn, gavalı və albalıda xarici nazik qat-ekzokarp, sulu lətli hissə - mezokarp, toxumu əhatə edən bərk çeyirdək (daşlaşmış toxuma) - endokarpdır. Histoloji olaraq bu qatlar meyvəyarpağı qatlarına uyğundur.

Ezkokarp epidermanın törəməsi olub, xarici divarları qalın və sıx yerleşmiş hüceyrələrdən ibarətdir. Yetişməmiş meyvələrdə ekzokarpda ağızçıqlar olur. Yetişmiş meyvələrdə isə onları görmək çətindir. Bəzən ekzokarpda kiçik mərciməklər də inkişaf edir (məsələn almada).

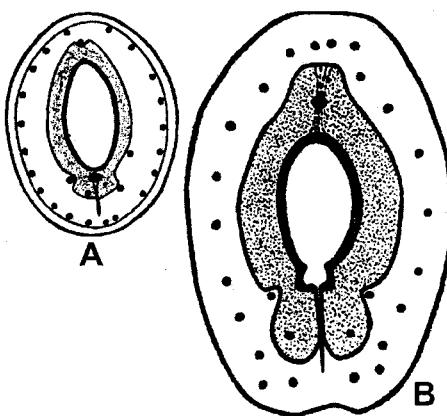
Mezokarp meyvəyanlığının mezofilinə müvafiqdir. O, ötürüçü topalara malik parenxim toxumadan təşkil olunub (şəkil 209).

Hüceyrələrdə suda həll olan şəkərlər, nişasta dənələri, kristallar, aşı maddələri, flobafenlər (bəzi bitkilərin kök, oduncaq və meyvəsinə qırmızı, qonur, tünd qəhvəyi rəng verən üzvi maddə) və s. olur. Əksər bitkilərdə mezokarpda sklereidlərə də rast gəlinir.

Endokarp meyvəyanlığının daxili epidermisindən əmələ gəlir. O, birqatlı yaxud da inkişaf prosesində, hüceyrələrin periklinal bölməni nəticəsində çoxqatlı ola bilər. Bəzən bu hüceyrələr uzanaraq liflərə çevrilir. Liflər meyvənin uzunu boyunca müxtəlif bucaq altında yerləşirlər. Perikarpın quruluşundan asılı olaraq, meyvələr *quru* və ya *şirəli* olur.

Şirəli meyvənin divarı yumurtalıq divarı (perikarp) və ya çiçək borusu yaxud da qabarılq çiçək yatağı ilə birləşmiş yumurtalıq divarından əmələ gəlir.

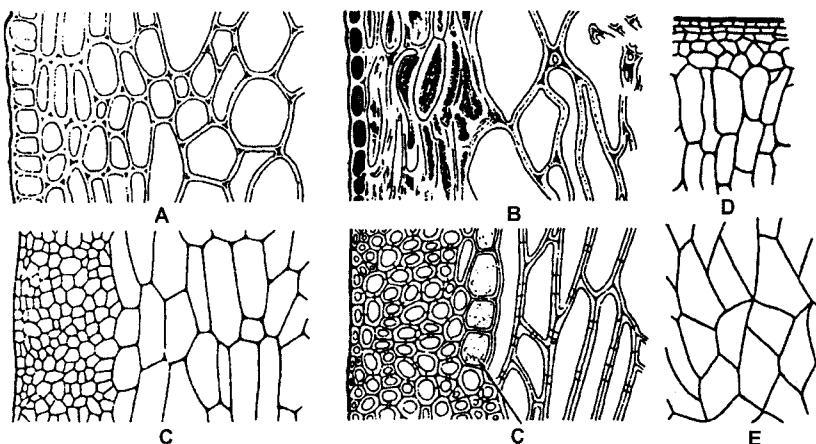
* Sklerifikasiya-müxtəlif toxuma hüceyrələrinin qalınlaşması və odunlaşmasıdır. Bu zaman hüceyrələr ölürlər və mexaniki toxuma elementlərinə-lif və skle-reidlərə çevrilirlər.



Şekil 209. Meyvənin eninə kəsiyinin sxemi: A-göyəm; B-gavalı. Perikarpda ötürüçü topalar

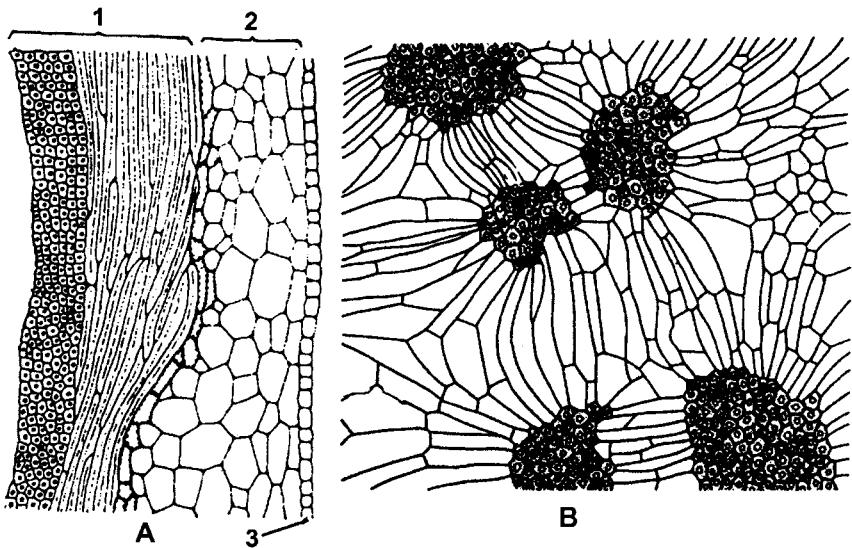
Şirəli meyvədə yumurtalıq divarı bütünlükle və ya onun xarici hissəsi parenxim toxumaya diferensiasiya edir. Parenxim hüceyrələrin canlılığı, yəni protoplazması yetişmiş meyvədə də saxlanılır. Meyvə yetişdikcə, onun möhkəm quruluşu yumşalır. Bu yumşalma hüceyrə divarlarının quruluşunda və hüceyrələrin tərkibində baş vermiş kimyəvi dəyişikliklərlə bağlıdır. Bəzi hüceyrələr hüceyrəarası maddənin selikləşməsi nəticəsində bir-birindən aralanır, yəni təbii **maserasiya** baş verir. Şirəli meyvələrin yetişməsi rəngin dəyişməsi ilə müşayiət olunur. Cavan yaşıl meyvələrin hüceyrələrində, xüsusən kənar (periferik) qatlarda çoxlu xloroplastlar olur. Meyvələrin sarı, narıncı və qırmızı rəngləri bəzi bitkilərdə xlorofilin dağılması və karotinoidlərin toplanması ilə bağlıdır. Digərlərində isə qırmızı (müxtəlif çalarları), bənövşəyi və göy rəngli antosianlar toplanır. Piqmentlər meyvə toxumalarında bərabər paylanır, bəzən isə onlar yalnız periferik qatlardan hüceyrələrində toplanır. Meyvələrin yetişməsi karbohidrat tərkibinin də dəyişməsi ilə müşayiət olunur. Bəzi bitkilərin parenximində (alma, armud) yetişmə zamanı əvvəlcə nişasta toplanır. Sonradan nişasta şəkərə çevrilir. Nişastası olmayan (gavalı, şəftalı, sitrus meyvələri) meyvələrdə turşuların miqdarı azalır, şəkər isə artır, avokadoda şəkərin miqdarı aşağı düşür, yağ artır.

Çeyirdəkmeyvədə (alça, gavalı, şaftalı, ərik) (şəkil 210) ekzokarp mum, kutikula, bəzən tükcüklər və kollenximaya (ərik, şaftalı) malik epidermisdən, mezokarp şirəli olub parenxim hüceyrələrdən, endokarp isə çeyirdəyin divarını əmələ gətirən bərk, daşlı, bir neçə qat çox güclü odunlaşmış hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Endokarpın qalınlaşması və çoxqatlı olması çeyirdəkmeyvəyə xas olan əsas əlamətdir.



Şəkil 210. Çeyirdəkmeyvələrdə perikarpın eninə kəsiklərinin fragməntləri: A-C gavalı (*Prunus domestica*); x220; D-E albalı (*Cerasus vulgaris*); A-tam çiçəklənmədən 6 həftə sonra - perikarpın xarici hissəsi; B-meyvə düşdükdən 2 həftə sonra; C-tam çiçəklənmədən 6 həftə sonra endokarpın daxili hissəsi; Ç-8 həftədən sonra, odunlaşmanın başlanğıcı; D-yetişmiş albalının xarici perkarpi; E-yetişmiş albalının şirəli perkarpi

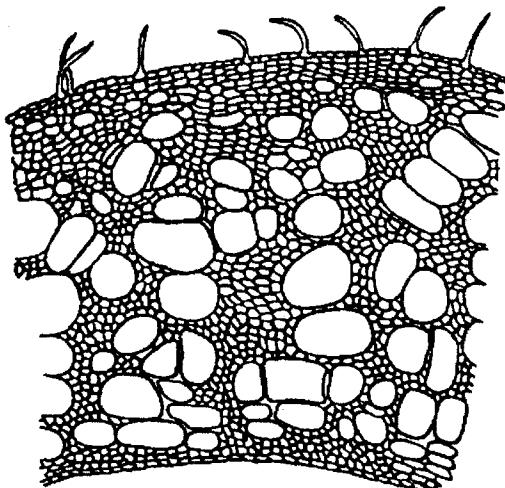
Çeyirdəyin daxili qatları vertikal uzanmış sklereidlərdən ibarətdir. Onlardan üst tərəfdə tangential uzanmış sklereidlər yerləşir, iki-dörd xarici qat isə izodiametrik sklereidlərdən təşkil olunmuşdur. Mezokarp və endokarpda ötürüci topalar inkişaf etmişdir. Mürəkkəb çeyirdəkmeyvənin (böyürtkən, moruq) perikarpi da analoji quruluşadır. Nazik ekzokarp birqatlıdır. Onun üzərində çeyirdəkləri bir yerdə saxlayan, onların ayrılması qarşısını alan tükcüklər olur. Mezofill parenxim hüceyrələrdən, endokarp sklereidlərdən təşkil olunub. Endokarpın ayrı-ayrı qatlarında sklereidlər müxtəlif cür istiqamətlənmişdir (şəkil 211).



Şəkil 211. Şiröli meyvelerin perikarpının fragmentları. A-moruğun (*Rubus strigosus*) çeyirdəyində sklereidlər $\times 140$; 1-endokarp, 2-mezokarp, 3-ekzokarp, B-Armud (*Pyrus nivalis*) perikarpının eninə kəsiyində sklereidlər $\times 50$.

Giləmeyvəldə (üzüm, pomidor, badımcan, kartof, xurnik, quşşümü) bütün meyvəyanlığı (epidermisdən başqa) şiröli olub, ekzo, mezo və endokarp arasında sərhədlər çox gözəçarpan deyil (şəkil 212).

Almameyvəyə alma, armud, heyva, dovşanalması və s. meyvələr aid edilir. Almada (şəkil 213) perikarp xaricdən kutikula, mum, cavan meyvələrdə isə birhüceyrelə tükcük'lərlə örtülmüş və ağızçıqları olan epidermislə əhatə olunmuşdur. Tükcük'lər sonradan töküür, ağızçıqlar isə mərciməklərə çevirilir. Bəzən qabıqda qəhvəyi rəngli, ayrı-ayrı ləkələr şəklində mantar əmələ gəlir. Epidermisin altında kollenxima yerləşir. Kollenxima hüceyrlərində hüceyrə divarları qalınlaşmış və tangential istiqamətdə uzanmışdır (şəkil 213, B). Əsas parenximdə hüceyrəaları çoxdur (şəkil 213,C). Parenximin daha dərin qatlarında hüceyrlər oval formalı olub radial yerləşmişdir (şəkil 213 Ç). Endokarp qalın divarlı sklereiddən təşkil olunmuşdur.

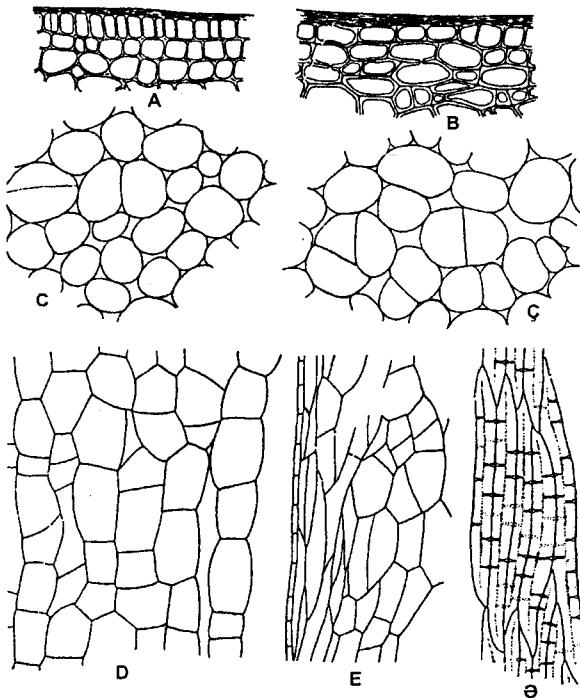


Şekil 212. Firəng üzümündə (*Grossularia reclinata*) – perikarpın anatomiq quruluşu

Armudun lətində qruplar şəklində toplanmış braxisklereidlər (izodiametrik formaya malik sklereidlər) olur. Hüceyrələrin divarları çox odunlaşmışdır. Sklereidlərin ətrafindakı parenxim hüceyrələr bölünür, böyükür və radial uzanmış forma əldə edirlər (şəkil 211, B).

Şirəli meyvələrdə ötürücü topalar yaxşı inkişaf edib, sıx şəbəkə əmələ gətirirlər (ərik, şeftali, gavalı). Almanın ötürücü sistemi kasa yarpaqlarında 5, ləçəklərdə 5 və meyvəyarpaqlarında olan 5 orta və 10 lateral ötürücü topadan təşkil olunmuşdur. Topaları əmələ gəti-rən borular bir-birilə birləşir. Ötürücü toxuma birinci mənşəlidir, topalarda qalınlaşma getməmişdir, ksilema boruları çox primitivdir. Meyvə yetişdikdən sonra ötürücü sistem güclü reduksiyası edir.

Əksər şirəli meyvələrdə hüceyrələr yetişdikcə, mezokarp dəyşilə bilir. Belə ki, bəzi çeyirdəklilərdə mezokarp hüceyrələ-rində hüceyrə divarlarının qalılığı azalır və hüceyrələr dağılır. Yetişməmiş meyvələrdə hüceyrələr sıx yerləşir. Meyvə yetiş-dikcə, hüceyrə aralarında pektin maddəsinin dağılması hesabına (maserasiya hadisəsi) onlar bir-birindən aralanır.



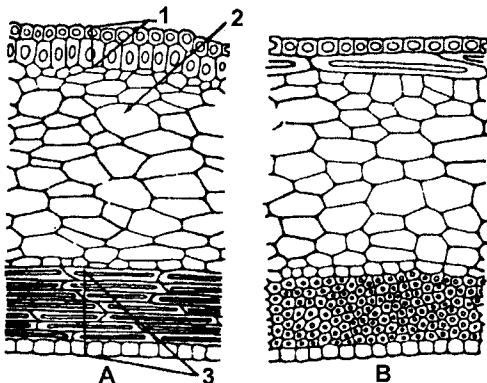
Şəkil 213. Alma (*Pyrus malus*) meyvəsinin toxumaları: A-eninə kəsikdə cavan meyvənin (1 sm diametrlı) epidermis və kollenximası; $\times 178$; B-yetişmiş meyvədə; $\times 178$; C-çiçək borusunda səthə yaxın sahədə lətli parenxim; $\times 178$; D-1 sm diametri olan meyvədə ekzokarp parenximi $\times 178$; E-eninə-radial kəsikdə cavan meyvənin (diametri 1 sm) endokarpi; $\times 310$; Ə-eninə – tangential kəsikdə yetişmiş meyvənin endokarpi; $\times 310$.

Quru meyvənin divarı. Quru meyvəyə diferensiasiya etmiş yumurtalıq bir neçə yumurtacığa malikdir, meyvə açıldı. Belə meyvə bir meyvəyarpağından (paxlameyvə) və ya bir neçə birləşmiş meyvəyarpağından (qutumeyvə) ibarət ola bilər.

Quru meyvələrdə mezokarp şirəli meyvələrdə olduğu kimi, parenxim hüceyrələrdən ibarətdir. Meyvə yetişdikdə hüceyrələr öz daxili tərkibini itirir və divarlar qalınlaşır.

Çoxtoxumlu quru meyvələr (əsəbçiçəyi, paxla, kələm, turp, quşəppəyi, xaş-xaş, pambıq) açıldı. Məsələn, paxlada (Şəkil 214) ekzokarp yalnız epidermis və ya epidermis və hipodermadan ibarət olur. Mezokarp parenxim hüceyrələrdən, endokarp isə bir

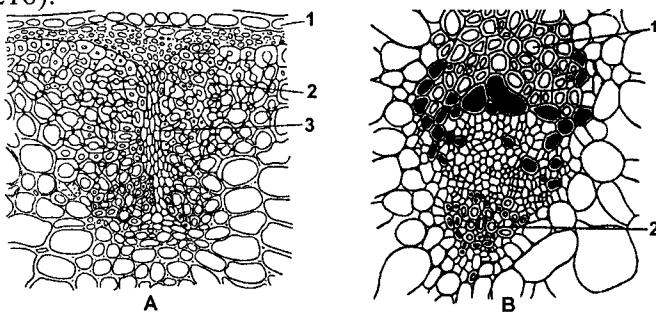
neçə qat sklerenxim və daxili epidermisdən ibarətdir. Hipoderma və sklerenxim hüceyrələri özünəməxsus tərzdə istiqamətlənmişlər: onlar eks səthlər boyu uzanır (şəkil 214, A, B). Ona görə də paxla quruduqda perikarpın xarici və daxili qatları müxtəlif istiqamətlərdə qısalır və bu meyvənin açılmasına səbəb olur.



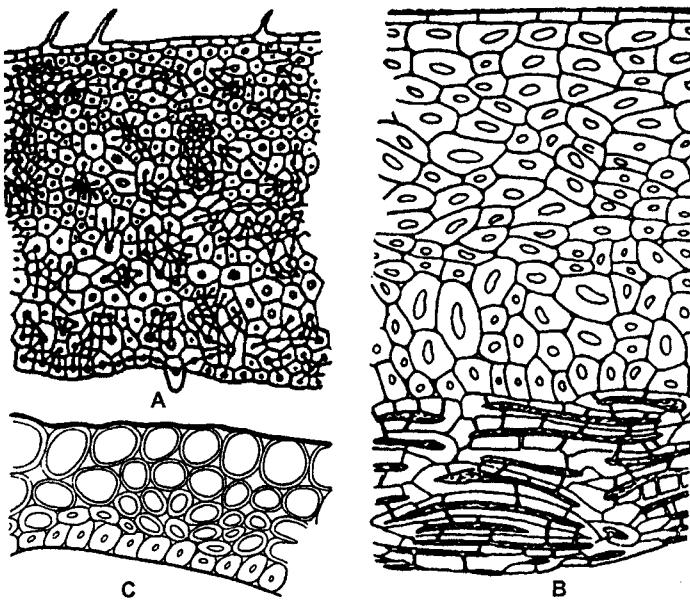
Şəkil 214. Soya (*Glycine*) meyvəsində perikarp, $\times 100$; A-eninə kəsik; 1-ekzokarp; 2-mezokarp; 3-endokarp; B-çəpinə-uzununa kəsik

Sklerenxima yaxınlığında (endokarp) xırda ötürüçü topalar şəbəkəsi yerləşir. Bu şəbəkə iri orta və iki yan topalarla birləşir (şəkil 215, B).

Quru açılmayan meyvələr (qoz, findiq, çətənə, şabalıd, palıd) müxtəlif tipli və yaxud eynicinsli hüceyrələrdən təşkil olunur (şəkil 216).



Şəkil 215. A-kətan (*Linum usitatissimum*) bitkisinin qutucuğunda perikarp hissəsinin kəsiyi; qutucuğun açılmasının mexanizmi; 1-epidermis; 2-qalın divarlı hüceyrələr toxuması; 3-nazik divarlı hüceyrələr toxuması. B-xas-xaş (*Papaver*) qutucuğunda ötürüçü topanın eninə kəsiyi: 1-sklerenxima; 2 – ksilema

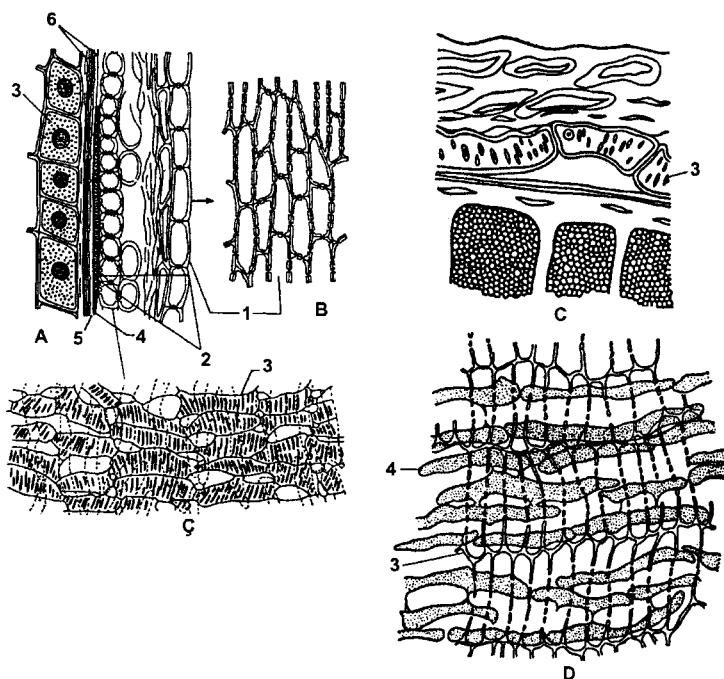


Şəkil 216. Perikarpın eninə kəsikləri; A-Adi findiq (*Corylus avellana*); B-İtburnu (*Rosa*); C-Çay çinqilotu (*Geum rivale*)

Perikarpda hüceyrə divarlarının odunlaşması ekzokarpın ən kənar qatına qədər davam edə bilər. Bu halda, bərk meyvədivarı əmələ gəlir. Quru meyvələrdə ötürüçü topalar şəbəkəsi kifayət qədər inkişaf etmişdir. Onlarda kambi əmələ gəlmir, ksilema primitive borulardan ibarət olur. Meyvə yetişdikcə borular qapanır. Bəzən topalarda ötürüçü elementlərə nisbətən mexaniki elementlər daha çox olur (şəkil 215, B).

Taxılların meyvəsi dəndir. Meyvə divarı toxum qabığı ilə çox möhkəm birləşmişdir və onları ayırmak mümkün deyil (şəkil 217). Bu dənmeyvəyə xas əsas cəhətdir. Perikarp xaricdən kutikulası olan epidermislə əhatə olunub. Epidermisdən altda dənin uzunu boyu gərilmiş (uzanmış) və qismən basılmış parenxim hüceyrə qatları yerləşir. Bu qatların altında yerləşən hüceyrələrin

divarları qalınlaşaraq odunlaşmışdır (şəkil 217 C,D). Onlar eninə hüceyrələr adlanır. Eninə hüceyrələr qatına boruvari hüceyrələr qatı söykənir. Bu, perikarpın daxili epidermisinin hüceyrələridir. Onlar dənin uzununa paralel yerləşərək çox seyrek olurlar (şəkil 217 D). Hüceyrələr arasında böyük hüceyrə araları var. Boruvari hüceyrələrdən altda toxum qabığı, ondan aşağıda isə endosperm və rüşeym yerləşir. Meyvə yetişərkən, perikarp toxumaları müxtəlif dərəcədə saxlanıla bilər.



Şəkil 217. Buğda dənində (*Triticum*) toxum qabığı ilə birləşmiş perikarp. A-perikarpın uzununa kəsiyiminin fragmənti, $\times 320$; B,C-perikarpın səthdən görünüşü, $\times 200$; C-perikarpın periferik sahəsinin eninə kəsiyi; D-perikarpın boruvari hüceyrələri, onların altında eninə hüceyrələr yerləşir: 1-epidermis; 2-perikarp; 3-eninə hüceyrələr; 4-boruvari hüceyrələr; 5-kutikula qatı; 6-toxum qabığı

İSTİFADƏ EDİLMİŞ ƏDƏBİYYAT

1. Qasimov N.A. Bitki fiziologiyası. Bakı, BDU nəşriy., 2008, 484 c.
2. Tutaycq V. Bitki anatomiyası və morfologiyası. Bakı, «Maarif», 1967
3. Андреев И.И., Родман Л.С., Ботаника. Москва, «Колос», 2005, 527 с.
4. Александров В.Б. Анатомия растений. Москва, «Высшая школа», 1966, 431 с.
5. Бавтуто Г.А., Еремин В.М., Жигар М.П., Атлас по анатомии растений. Минск, «Урожай», 2001, 146 с.
6. Билич Г.Л., Крыжановский В.А. Универсальный Атлас. Москва, Биология. ОНИКС, 2005, 1136 с.
7. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Т., Серебрякова Т.И., Ботаника. М. «Происхождение», 1978, 478 с.
8. Васильев А.Е., Воронин Н.С. и др. Анатомия и морфология растений. Москва, «Просвещение», 1988, 480 с.
9. Еленевский А.Е., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н. Ботаника высших или наземных растений. Москва, «Академия», 2000, 432 с.
10. Жуковский П.М. Ботаника. Москва, «Сов.наука», 1969, 552 с.
11. Журбин А.И. Ботаника с основами общей биологии. Москва, Изд-во «Медицина», 1968, 504 с.
12. Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А. и др. Ботаника. Т.1. Анатомия и морфология растений. Москва, «Просвещение», 1966, 424 с.
13. Лотова Л.И., Тимонин А.К. Сравнительная анатомия высших растений. Москва, 1989, 80 с.
14. Лотова Л.И. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений. Москва, «Ком.книга», 2007, 512 с.

15. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная Ботаника. Москва, Изд-во «Мир», 1990, 1 том 347 с., 2 том 344 с.
16. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений. Москва, «Академкнига», 2006, 543 с.
17. Хражановский В.Т. Курс общей ботаники. Москва, «Высшая школа», 1976, 272 с.
18. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию. Москва, «Академкнига», 2004, 494 с.
19. Эзау К. Анатомия растений. Москва, «Мир», 1969, 564 с.
20. Эзау К. Анатомия семенных растений. Книга. Москва, «Мир», 1980, 1,2 том, 560 с.
21. Яковлев Г.П., Челомбитько В.А. Ботаника. Москва, «Высшая школа», 1990, 367 с.

MÜNDƏRİCAT

| | |
|--|-----------|
| Ön söz | 3 |
| Giriş. Bitki anatomiyası, onun predmeti və inkışaf tarixi | 5 |
| I FƏSİL. Bitki hüceyrəsinin təsnifatı və quruluş | |
| Təşkili | 8 |
| Bitki hüceyrəsinin qılafı | 11 |
| Protoplazma (protoplast) | 18 |
| Protoplazmanın quruluş elementləri-orqanoidləri | 21 |
| Nüvə və nüvəcik | 21 |
| Mitoxondrilər | 22 |
| Plastidlər | 24 |
| Sitoplazma və onun quruluş elementləri-orqanellaları | 28 |
| Endoplazmatik şəbəkə..... | 34 |
| Sitoplazmatik matriks (hialoplazma)..... | 36 |
| Vakuol..... | 37 |
| Bitki hüceyrəsinin konstitutiv və erqastik maddələri..... | 40 |
| Hüceyrənin bölünməsi (mitoz və meyoz) | 45 |
| Bitki hüceyrələrinin və toxumalarının müxtəlifliyi..... | 49 |
| II FƏSİL. Bitki toxumaları | 57 |
| Toxumaların ümumi xarakteristikası və təsnifatı | 57 |
| Törədici toxumalar-meristemalar | 62 |
| Meristemalar haqqında ümumi təsəvvürlər | 62 |
| Bitkidə meristem toxumaların paylanması | 65 |
| Meristem hüceyrələrin böyüməsi | 68 |
| Örtücü toxumalar | 69 |
| Epiderma | 70 |
| Epidermanın əsas hüceyrələri | 71 |
| Ağızçıqlar (Stomalar) | 75 |
| Trixomalar (tükcüklər) | 82 |
| Kökün birinci örtücü toxuması | 88 |
| İkinci örtücü toxuma | 88 |
| Mərciməklər | 91 |

| | |
|--|-----|
| Ölü qabıq-üçüncü örtücü toxuma | 93 |
| Əsas yaxud parenxim toxumalar | 94 |
| Ehtiyat parenximi | 97 |
| Sorucu toxumalar | 101 |
| Mexaniki toxumalar..... | 102 |
| Ötürücü toxumalar. Ötürücü toxumalar haqqında ümumi məlumat | 109 |
| Ksilema yaxud oduncaq..... | 110 |
| Floema (lub) yaxud alt qabıq | 115 |
| Ötürücü topalar..... | 124 |
| Transfuzion toxuma..... | 127 |
| Sekretor yaxud ifrazat toxumaları | 127 |
| Ekzogen quruluşlar | 130 |
| Endogen quruluşlar..... | 139 |

III FƏSİL.Bitkilərin vegetativ orqanlarının anatomik quruluşu.....

| | |
|--|-----|
| | 150 |
| Kökün anatomiyası | 150 |
| Köklərin yaranma təkamülü | 150 |
| Kökün anatomik quruluş | 151 |
| Bölünmə zonası | 152 |
| Kökün apikal meristemasi | 152 |
| Kök üstküyü..... | 157 |
| Böyümə zonası | 158 |
| Maddələrin udulması və sabit toxumaların differensiasiyası zonası-rizoderma | 158 |
| İlkin quruluş zonası | 161 |
| Kökün steli..... | 163 |
| Cavan bitkinin ötürücü sisteminin quruluş tamlığı..... | 169 |
| Kökün ikinci qalınlaşması | 171 |
| Yan və əlavə köklərin inkişafı | 175 |
| Gövdənin anatomiyası..... | 180 |
| Gövdənin ümumi xarakteristikası | 180 |
| Gövdənin anatomik quruluşunun ümumi cəhətləri | 180 |
| Böyümə konusunun quruluşu..... | 181 |
| Birinci mənşəli toxumaların yerləşməsi | 184 |

| | |
|---|------------|
| Gövdə və yarpaqların ötürücü toxumalarının əlaqəsi | 188 |
| Prokambidə birinci mənşəli toxumaların əmələ gəlməsi | 190 |
| Gövdənin birinci qalınlaşması | 193 |
| Gövdənin birinci quruluşunun tekamüldə mürəkkəbləşməsi | 194 |
| İkinci qalınlaşmaya keçid və kambinin fəaliyyəti | 199 |
| Uzunmüddətli ikinci qalınlaşmaya malik gövdələrin quruluşunun ümumi əlamətləri | 203 |
| Oduncağın quruluşu | 206 |
| İllik həlqələr | 206 |
| Qabığın quruluşu | 219 |
| Birləpəli bitkilərin gövdəsinin quruluşu | 220 |
| Yarpağın anatomiyası | 226 |
| Yarpağın anatomik quruluşunun ümumi cəhətləri | 226 |
| Epiderma | 226 |
| Mezofil | 232 |
| Yarpaq ayasının ötürücü sistemi | 238 |
| Yarpaq ayasının mexaniki sistemi | 245 |
| Yarpaq quruluşunun xüsusi tipləri | 246 |
| Taxılkimilərin yarpaqları | 246 |
| İynəyarpaqlı bitkilərin yarpaqları | 249 |
| Katafillər | 253 |
| Xəzan | 253 |
| | |
| IV FƏSİL. Bitkilərin reproduktiv orqanlarının anatomiyası | 258 |
| Ali bitkilərin reproduktiv orqanlarının quruluş təşkili | 258 |
| Sporların quruluşu | 259 |
| Toxumlu bitkilər | 266 |
| Çiçekli bitkilərin reproduktiv orqanlarının anatomiyası | 270 |
| Çiçek (<i>Flos</i>) | 270 |
| Çiçek tumurcuğunun anatomik quruluşu | 270 |
| Çiçəyin ötürücü sistemi | 274 |
| Çiçəyin hissələri | 276 |
| Çiçəkyanlığı (<i>Perigonium</i>) | 277 |
| Kasa (<i>Kalux</i>) | 278 |

| | |
|---|-----|
| Taxılların çiçekyanlığı..... | 286 |
| Çiçekyanlığının funksiyaları | 289 |
| Erkəkcik (<i>Androseys</i>)..... | 290 |
| Erkəkcik sapı | 290 |
| Bağlayıcı | 292 |
| Tozluq | 292 |
| Mikrosporogenoz və mikroqametogenez | 297 |
| Tozcuq | 302 |
| Dişicik (<i>Ginesey</i>) | 306 |
| Dişicik ağızı | 307 |
| Sütuncuq | 309 |
| Yumurtalık..... | 312 |
| Yumurtacıq | 314 |
| Nusellus | 314 |
| Mikropile | 316 |
| Xalaza | 316 |
| Funikulus-yumurtacıq ayağı..... | 317 |
| Obturator..... | 322 |
| Arillus | 322 |
| Hipostaza | 323 |
| Meqasporogenoz və meqaqametogenez..... | 324 |
| Rüşeym kisəsi..... | 326 |
| Yumurta hüceyrəsi | 329 |
| Mərkəzi hüceyrə..... | 332 |
| Antipodlar..... | 333 |
| Çiçəkləmə və tozlanma..... | 333 |
| Çiçəklənmə | 333 |
| Çiçəklərin tökülməsi | 333 |
| Tozlanma | 334 |
| Mayalanma | 334 |
| Ziqota..... | 340 |
| Toxum (<i>Semen</i>) | 341 |
| Rüşeym | 342 |
| Rüşeymin formallaşması | 344 |
| Ehtiyat toxuma..... | 352 |
| Endosperm | 352 |
| Endospermin formallaşması | 355 |

| | |
|--|------------|
| Perisperm | 359 |
| Ehiyat qida maddələrinin kimyəvi tərkibi | 361 |
| Toxumların tipləri..... | 361 |
| Toxum qabığı-spermaderma..... | 361 |
| Meyvə (<i>Fruktus</i>)..... | 368 |
| Meyvənin əmələ gəlməsi..... | 368 |
| Meyvələrin tökülməsi | 371 |
| Meyvənin quruluşu..... | 372 |
| Şirəli meyvənin divarı | 372 |
| Quru meyvənin divarı..... | 377 |
| Ədəbiyyat | 381 |
| Mündəricat..... | 383 |

N.A.Qasimov, N.Ş.Əliyeva, S.M.Tahirli,
S.M.Abduyeva-İsmayılova

BİTKİ ANATOMİYASI

Ali məktəblər üçün dərslik

Çapa imzalanıb: 14.04.2010
Həcmi: 24,25. Formatı: 60x84 1/16
Sifariş: 50. Tiraj: 1000



mətbəəsində çap olunmuşdur