

UOT 581.143.6

REKALSİTRANT TOXUMLAR VƏ ONLARIN SU STATUSU

S.Ş.ƏSƏDOVA^{1,2*}, X.M.ABBASLI¹¹ETN Molekulyar Biologiya və Biotexnologiyalar İnstitutu, 11 İzzət Nəbiyev küç, Bakı AZ 1073, Azərbaycan;²Azərbaycan Respublikası KTN Əkinçilik Elmi-Tədqiqat İnstitutu, Sovsoz №2, Bakı-98

RECALCITRANT SEEDS AND THEIR WATER STATUS

S.Sh.ASADOVA^{1,2*}, Kh.M.ABBASLY¹¹Institute of Molecular Biology and Biotechnologies of the MSE of Azerbaijan;²Research Institute of Crop Husbandry of the Ministry of Agriculture of Azerbaijan

The submitted review article is devoted to the analysis of some features of seeds differing in their water status. It is shown that in relation to water status, seeds are divided into orthodox seeds with a moisture level of at least 5% and recalcitrant seeds with a moisture level of at least 20-50%. According to a number of authors, gradual drying of the embryo in orthodox seeds is a common phenomenon, is an integral part of the maturation process and, therefore, the water status of seeds is an adaptive trait formed in the process of evolution. Evidence is presented for active sucrose metabolism in recalcitrant seeds during germination, which not only provides the axial organs with energy and material for growth, but also contributes to an increase in osmotic pressure. The resulting osmotic pressure, in turn, favors the flow of additional water to the axial organs and ensures the normal germination process. Resistance of orthodox seeds to desiccation is explained by the accumulation of non-reducing sugars, synthesis of LEA-proteins, and the ability to prevent the effects of free radicals. At the same time, in recalcitrant seeds, the activity of the antioxidant system is very weak, due to which reactive oxygen species accumulate in seeds in toxic concentrations, leading to disruption of the germination process and subsequent death of the embryo.

Açar sözlər: toxumun cücərməsi, ortodoks toxumlar, rekalsitrant toxumlar, su statusu, uyğunlaşma
Ключевые слова: всхожесть семян, ортодоксальный, рекальцитрантный, водный статус, адаптация

Keywords: seeds germination, orthodox seeds, recalcitrant seeds, water status, adaptation

Məlumdur ki, toxumların yetişməsi zamanı, əsasən də tam yetişmə mərhələsində, onların tərkibində olan su tədricən azalır. Bir çox ali bitkilərin toxumlarında yetişmənin son mərhələsində nəmlik 10%-ə düşür. Bu cür qurumuş vəziyyətdə toxumlar uzun illər saxlanıla bilər və bu müddətdə həyatı xassələrini itirməmiş olurlar [5; 14; 15]. Lakin elə bitkilər var ki, onların toxumları bu şəraitdə cücərmə qabiliyyətini itirir, hətta məhv olurlar [3; 4; 6]. Hələ 1973-cü ildə Roberts bitki toxumlarını su statusuna görə ortodoks və rekalsitrant olmaqla 2 böyük qrupa ayırırmışdı [14]. Alim ortodoks toxumlar qrupuna qurumadan sonra nəmliyi 5%-ə qədər düşmüş (yaş çəkiyə görə), lakin uzun müddət həyatı funksiyalarını saxlaya bilən toxumları aid etmişdir. Roberts 20-50 % nəmliyi olan (yaş çəkiyə görə) və çox qısa müddət ərzində (bir ildən az) həyatı funksiyalarını saxlayan toxumları isə rekalsitrant adlandırmışdır. Bir müddət sonra iki qrupun sırasına bir qrup da əlavə edilmişdir [9; 10]. Bu qrup ortodoks və rekalsitrant qrupların arasında aralıq (keçid) qrupu kimi yerləşdirilmişdir. Keçid qrupuna aid olan bitkilərin toxumları, nəmlik 20%-dən az olanda ani sürətdə cücərmə qabiliyyətlərini itirir. Ortodoks toxumların bu xüsusiyyəti "qurumağa həssas" adlandırılır [6; 7; 8].

Lakin, elmi araşdırmalar göstərir ki, eyni cins və növə aid olan bəzi bitkilər müəyyən göstəricilərinə görə fərqli qruplara aid edilə bilər. Məsələn, səhləb çiçəklilərin toxumları "toxumun

nəmliyi" və "havanın nisbi rütubəti" göstəricilərinə görə ortodoksal, "saxlanma temperaturu" və "saxlanma müddəti" göstəricilərinə görə "aralıq toxumlar" qrupuna uyğun gəlir, çünki onların saxlanma müddəti 1-3, maksimum 5 il olur [3].

Əgər toxumlar su statusuna görə bu cür əhəmiyyətli dərəcədə fərqlənilsə, deməli onların yetişməsi zamanı gedən mübadilə prosesləri da fərqlənir. Əldə edilmiş ədəbiyyat məlumatlarına görə ortodoksal toxumlarda rüseymin təcridcən quruması adi haldır və yetişmə prosesinin tərkib hissəsidir [8]. Dehidratasiya zamanı müəyyən biokimyəvi dəyişikliklər aşkar edilib ki, onlardan Əbsiz turşusunun sintezi, müəyyən fermentlərin aktivliyinin dəyişməsi, lipid və karbohidrat mübadiləsində iştirak edən fermentlərin sintezi, hüceyrə divarının, hüceyrə skeletinin və bəzi siqnal zülallarının sintezi və s., yəni "əvazəddici maddələrin" toplanmasını qeyd etmək olar [1]. Digər alimlər ortodoksal toxumların qurumağa davamlılığını reduksiya uğramayan şəkərlərin ("non-reducing") toplanması; LEA-zülallarının sintezi və sərbəst radikalların təsirinə qabaqının alınması, ya da zədələri bərpa etmə qabiliyyətinin olması ilə izah edirlər [8]. Həmçinin ortodoksal toxumların "qurumağa davamlılıq" dehidrinlər adlanan kiçik molekullu çəkilə və termotəstabil zülalların mövcudluğu ilə rekalsitrant toxumlarda isə bu zülalların olmaması ilə izah edilir. Lakin digər müəlliflərin tədqiqatları bu fikrin yanlış olduğunu göstərir.

Göstərilir ki, rekalsitrant toxumlar ortodoksal toxumlar kimi dehidrinləri sintez edə bilirlər, buna baxmayaraq onlar güclü su itkisində davamlı deyil [12; 13]. Roach öz əməkləşləri ilə elə nəticəyə gəlirlər ki, rekalsitrant toxumlarda antioksidant sistemlərin aktivliyi olduqca zəifdir, bunun sayəsində toxumlarda oksigenin fəal formaları toksiki qatılıqlarda toplanır və onların məhvində səbəb olur [11].

Ümumiyyətlə alimlər elə güman edirlər ki, rekalsitrantlıq və ortodoksallıq təkamül zamanı bitkilərdə yaranmış ətraf mühitə uyğunlaşma nəticəsidir. Rekalsitrantlıq adətən nəmliyi çox olan tropik iqlim şəraitində rast gəlinir. Bitkidən səpələn toxumlar nəmliyi kifayət qədər yüksək olan torpağa düşərək, bərbəşə cücərir. Bu zaman həm cücərmə və növlün bərpası arasında çox az müddət keçir, həm də bitki özünü patogen bakteriya, kif göbələyi, ziyanverici həşəratlar və s. kimi təhlükələrdən qoruyur [1; 6; 7]. Lakin rekalsitrant toxumlar subtropik bitkilərdə da formalaşır, bu da yayılma arəzində ilin müəyyən fəslinə uyğun yüksək nəmliyin olması ilə bağlıdır [15].

Ortodoksal toxumların olan bitkilər isə müəyyən və soyuq iqlim şəraitində məskunlaşmış. Bu cür qeyri-əlvərişli şərait cücərtini təhlükə qarşısında qoya, hətta məhvində də səbəb ola bilər. Buna görə də ali bitkilərin ortodoksal toxumlu genetik materialın saxlanması üçün qurumağa və havayla vaxtı qədər həyatiliyini bərpa etmək qabiliyyətinə malik çox müddət davamlılıq mexanizmi yaranmış. Toxumların su qutlığına və intakt bitkinin quraqlığa davamlılığını təmin edən mexanizmlər eynidir. Quraqlıq şəraitində bitki yarpaqlarının susuzluğa qəflətən məruz qalmasına baxmayaraq, toxumların quruması genetik determinasiya olunmuş əlamətdir ki, hər iki şəraitdə bitki eyni müddətdə mexanizmlərin iş salır. Hətta şirəsi bol olan meyvənin içində də toxumlar təcridcən quruyur [5].

Susuzluq şəraitində hər bir bitkinin toxumları məcburi sükunətdə olur, su dayan kimi onlarda çox mürəkkəb cücərmə prosesi başlayır. Bu zaman rüseymin cücərməsinə təkan verilir. Qeyd etmək lazımdır ki, rüseymin cücərməsi zamanı gedən biokimyəvi və fizioloji proseslərin ardıcılığı hələ də məlum deyil [1; 2]. Lakin hər bir toxumun cücərməsinə təkan verən amil sudur. Bu vaxta qədər toxumların fizioloji fərqlərinin araşdırılması yalnız onların qurumağa həssaslıq dərəcəsinin öyrənilməsi ilə təmin edilirdi [6; 7; 11]. Son zamanlar elmi araşdırmalar rekalsitrant toxumların cücərməsi zamanı baş verən fizioloji proseslərin dəqiqləşdirilməsinə yönəlib [1; 2; 3; 4; 11; 15]. Belə ki, at şabalıdı bitkisinin rekalsitrant toxumlarının suya tələbatını araşdırmaq üçün,

PEQ-6000 istifadə edilmişdir. Suda və PEQ-6000-də isladılmış toxumların cücərmə qabiliyyəti müşahidə olunmuşdur. Suda isladılmış toxumların 100%-i 2 gün ərzində cücərmişdi. 10 gün ərzində 30% PEQ-6000 məhlulunda isladılmış toxumların heç biri cücərməmişdir. Belə ki, PEQ-6000 30%-li məhlulunda toxumlarda nə su itkisi, nə də suyun daxil olması baş verməz və bu şəraitdə toxumların nəmliyi stratifikasiyadan sonra eyni səviyyədə saxlanılır (63-65%). PEQ məhlulundan toxumlar suya keçiriləndən sonra nəzarət variantına nisbətən sürətlə cücərməyə başlamış və cücərmə zamanı onların nəmliyi 74% təşkil etmişdir. Deməli sükunət vəziyyətindən çıxış rekalsitrant toxumların cücərməsi yalnız nəmliyin ekselent orqanlarda artması şəraitində baş verə bilər [4]. Həmçinin, at şabalıdı bitkisinin təmsilində göstərilmişdir ki, sükunət vəziyyətində toxumlarda çox yüksək səviyyədə toplanmış nişasta nə sükunətdə, nə də şirə zamanı istifadə olunmur. Nişastanın hidrolizi yalnız cücərmə zamanı baş verir. Sükunətdən çıxmaq üçün toxumlarda ləpə yarpaqlarından ekselent orqanlara fəal şəkildə saxaroza nəql edilməyə başlayır. Müəllif elə güman edir ki, saxarozanın belə erkən (cücərmədən çox əvvəl) axını nəql yollarının yüksək sululuğu ilə bağlıdır [4]. Eyni zamanda saxarozanı monosaxaridlərə parçalayan vakuolyar və hüceyrə divarının invertaza fermentləri fəallaşır və şirənin ikinci yarısında yüksək miqdarda fruktoza toplanır. Qlükozanın miqdarının fruktozaya nisbətən az olması onu göstərir ki, qlükoza təəffüslə prosesinin substratı olduğuna görə dərhal reaksiyalar silsiləsinə cəlb olunur. Bu reaksiyalar sayəsində ekselent orqanlar həm substrat, həm enerji, həm də osmotik-fəal maddələrlə təmin olunmağa başlayırlar. Şəkərlərin toplanması osmotik təzyiqi 18-20% artırır, bu da ekselent orqanlara əlavə suyun daxil edilməsinə səbəb olur. Yuxarıda qeyd olunduğu kimi, rekalsitrant toxumlarda cücərmə ekselent orqanların yüksək sulanması şəraitində başlayır və bu əlamət yalnız rekalsitrant toxumlara aiddir [4].

Rekalsitrant toxumlarda fəal metabolizmin olması haqqında digər informasiya da mövcuddur. Müəlliflər rekalsitrant toxumların fəal metabolizmi və yüksək nəmlik göstəricilərini mübitə adaptasiya əlamətləri kimi qələmə verirlər [2]. Bununla yanaşı müəlliflər qeyd edirlər ki, ehtiyat zülalların olmaması toxumların rekalsitrant qrupa aid olmasını göstərir [1].

Beləliklə, təqdim edilmiş məqalədə rekalsitrant toxumların və onlarda cücərmə prosesinin bəzi əlamətləri haqqında məlumat verildi. Lakin qeyd edilməlidir ki, cücərmə çox mürəkkəb bioloji prosesdir və hələ də dəqiq tədqiq edilməyib. Hazırda qədər cücərmənin molekulyar səviyyədə hansı ardıcılıqda gedən proseslərdən asılı olduğu bilinmir. Belə ki, məhz bu mexanizmlər başlanğıc və son mərhələyədək cücərməni tənzimləyir.

ƏDƏBİYYAT

1. Азаркович М.И. Дегидрины в ортодоксальных и рекальцитрантных семенах. Физиология растений, 2020, том 67, № 2, с. 130-140.
2. Гумилевская Н.А., Азаркович М.И. Идентификация характеристика дегидринов в рекальцитрантных семенах конского каштана // Физиология растений. 2010. Т. 57, с. 918.
3. Коломейцева Г.Л., Никишина Т.В., Высоцкая О.Н., Бубнова Д.С., Антипина В.А. Семена орхидей: 12-летний опыт криосохранения. X междунар. конф. «Охрана и культивирование орхидей», 1-5 июня 2015 г. Минск. Беларусь, 2015. (Пленарный доклад).
4. Литвина С.В. Физиологические особенности рекальцитрантности семян на примере конского каштана : дисс. канд. биол. наук. - Москва, 2010. - 117 с.
5. Прокофьев А.А. Формирование семян как органов запаса. 27-ое Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1968. 52 с.

6. Berjak P., Pammenter N.W. Implications of the lack of desiccation tolerance in recalcitrant seeds. *Frontiers in plant science* 4, 2013: 478.
7. Berjak, P., Farrant, J.M., and Pammenter, N.W. "Seed desiccation-tolerance mechanisms," in *Plant Desiccation Tolerance*, eds M.A.Jenks and A.J.Wood (Ames: Blackwell Publishing), 2007, 151-192.
8. Bewley D.J., Bradford K.J., Hilhorst H.W.M., Nonogaki H. *Seeds. Physiology of Development, Germination and Dormancy*. Third Edition. 2013. N.Y., Heidelberg, Dordrecht, London: Springer. 392 p.
9. Ellis, R.H., T.D.Hong and E.H. Roberts. An intermediate category of seed storage behaviour? *J. Exp. Bot.* 1990a. 41:1167-1174.
10. Ellis, R.H., T.D.Hong and E.H. Roberts. Moisture content and the longevity of seeds of *Phaseolus vulgaris* L. *Ann. Bot.* 1990c. 66:341-348.
11. Farnsworth, E. *The Ecology and Physiology of Viviparous and Recalcitrant Seeds*. Annual Review of Ecology and Systematics, 2000. 31, 107-138.
12. Kleinwachter M., Radwan A., Hara M., Selmar D. Dehydrin expression in seeds: an issue of maturation drying // *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. Art. 402.
13. Radwan A., Hara M., Kleinwachter M., Selmar D. Dehydrin expression in seeds and maturation drying: a paradigm change // *Plant Biol.* 2014. V.16. P.853. <https://doi.org/10.1111/plb.12228>
14. Roberts, E.H. (1973) Predicting the Storage Life of Seeds. *Seed Science and Technology*, 1, 499-514.
15. Tweddle J.C., Dickie J.B., Baskin C.C., Baskin J.M. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology* 2003. 91, 294-304.

REKALSİTRANT TOXUMLAR VƏ ONLARIN SU STATUSU

S.Ş.ƏSƏDOVA^{1,2*}, X.M.ABBASLI¹

¹ETN Molekulyar Biologiya və Biotexnologiyalar İnstitutu;

²Azərbaycan Respublikası KTN Ökənçilik Elmi-Tədqiqat İnstitutu

Təqdim edilmiş icmal xarakterli məqalə toxumların su vəziyyətinə görə fərqlənən bözi xüsusiyyətlərinin təhlilində həsr edilmişdir. Göstərilir ki, su statusundan asılı olaraq, toxumlar nəmliyi ən azı 5% olan ortodoks və 20-50% olan rekalsitrant qruplara bölünür. Qeyd olunur ki, toxumların su statusu təkamül prosesində formalaşan adaptiv xüsusiyyətdir. Təqdim olunmuş ədəbiyyat məlumatlarına əsaslanaraq, göstərilir ki, rekalsitrant toxumların cücərməsi zamanı saxarozun metabolizmi aktivləşir. Bu reaksiyalar sayəsində ekstenel orqanlar həm substrat, həm enerji, həm də osmotik-fəal maddələrlə təmin olunmağa başlayırlar. Şəkərlərin toplanması osmotik təzyiqi artırır, bu da ekstenel orqanlara əlavə suyun daxil edilməsinə səbəb olur. Deməli, rekalsitrant toxumlarda cücərmə ekstenel orqanların yüksək sulanması şəraitində başlayır və bu əlamətin yalnız rekalsitrant toxumlara aid olması fikri irəli sürülür.

РЕКАЛЬЦИТРАНТНЫЕ СЕМЕНА И ИХ ВОДНЫЙ СТАТУС

С.Ш.АСАДОВА^{1,2*}, Х.М.АББАСЛЫ¹

¹Институт Молекулярной биологии и биотехнологий МНО Азербайджана;

²Научно-исследовательский институт Земледелия МСХ Азербайджана

Представленная обзорная статья посвящена анализу некоторых особенностей семян, отличающихся по своему водному статусу. Показано, что по отношению к водному статусу семена делятся на ортодоксальные, у которых уровень влажности составляет не менее 5%, и рекальцитрантные – с уровнем влажности не менее 20-50%. По мнению ряда авторов, постепенное высыхание зародыша у ортодоксальных семян – это обычное явление, является неотъемлемой частью процесса созревания и следовательно, водный статус семян является адаптивным признаком, сформировавшимся в процессе эволюции. Приводятся данные об активном метаболизме сахарозы у рекальцитрантных семян при их прорастании, что не только обеспечивает осевые органы энергией и материалом для роста, но и способствует увеличению осмотического давления. Возникновение осмотического давления, в свою очередь, способствует притоку дополнительного количества воды в осевые органы и обеспечивает нормальный процесс прорастания. Устойчивость ортодоксальных семян к высыханию объясняется накоплением нередуцирующих ("non-reducing") сахаров, синтезом LEA-белков, способностью предотвращать воздействия свободных радикалов. При этом, у рекальцитрантных семян активность антиоксидантной системы очень слаба, из-за чего активные формы кислорода накапливаются в семенах в токсичных концентрациях, приводящих к нарушению процесса всхожести и последующей гибели зародыша.

Çapa təqdim etmişdir: Məmmədova Sevinc, b.ü.f.d., dosent

Redaksiyaya daxil olma tarixi: 02.06.2023. Təkrar işlənməyə göndərilmə tarixi: 30.06.2023.

Çapa qəbul edilmə tarixi: 27.07.2023.