

*Əlyazması hüququnda*

**VİLAYƏT BƏŞİR OĞLU ABDİYEV**

**EKSTREMALDUZLULUQŞƏRAİTİNDƏ  
BİTKİLƏRDƏBİOLOJİ OKSİDLƏŞMƏNİN  
ALTERNATİVYOLLARININTƏDQİQİ**

2411.02 – Bitkifiziologiyası

Biologiya üzrə elmlər doktoru elmi dərəcəsi  
almaq üçün təqdim edilmiş dissertasiyanın

**A V T O R E F E R A T I**

**BAKİ – 2017**

**Dissertasiya işi Bakı Dövlət Universitetinin «Bitki fiziologiyası» kafedrasında yerinə yetirilmişdir.**

**Elmi məsləhətçi:** Azərbaycan Respublikasının əməkdar elm xadimi, ABŞ-in İllinoys EA-nın həqiqi üzvü, biologiya üzrə elmlər doktoru, professor **N.A.Qasimov**

**Rəsmi opponentlər:**

- biologiya üzrə elmlər doktoru, professor **S.İ.Allahverdiyev**
- biologiya üzrə elmlər doktoru, professor **R.T.Əliyev**
- biologiya üzrə elmlər doktoru **E.S.Cəfərov**

**Aparıcı təşkilat:** Azərbaycan Elmi-Tədqiqat Əkinçilik İnstitutunun «Bitki fiziologiyası və biotexnologiyası» şöbəsi və «Dənin keyfiyyəti» laboratoriyası

Dissertasiyanın müdafiəsi "  21  " aprel 2017-ci il saat "11<sup>00</sup>"-da AMEA-nın Botanika İnstitutunun nəzdində fəaliyyət göstərən D.01.061 Dissertasiya Şurasının iclasında keçiriləcəkdir.

*Ünvan:* Bakı ş., AZ 1004, Badamdar yolu, 40

Dissertasiya ilə AMEA-nın Botanika İnstitutunun elm kitabxanasında tanışımaqolar.

**Avtoreferat "  \_\_\_  " mart 2017-ci ildə göndərilmişdir.**

**D.01.061 Dissertasiya Şurasının elmi katibi, b.ü.e.d., professor:**

**S. C. İbadullayeva**

## İŞİN ÜMUMİ XARAKTERİSTİKASI

### Mövzunun aktuallığı.

Yerkürəsindəki fayət qədər qısatarixidövrədə 2 milyard hektar məhsul dərəcəyə gətirilmişdir. Bu, hal-hazırda dünya üzrə kənd təsərrüfatında istifadə olunan 1,5 milyard hektardan çoxdur. Beləliklə, hər il bəşəriyyət 15 milyon hektar bioloji məhsul dərəcəyə gətirilmişdir. Məhsul dərəcəyə gətirilməsinin səbəblərindən biri Yerkürəsində şoran torpaqların sahəsinin artmasıdır (Добровольский, 2004). Mövcud proqnozlara görə (Ashraf, 1994) 2050-ci ildə əkinə yararlı torpaqların təqribən 50%-i şoranlaşmaya məruz qalacaqdır.

Hazırda mövcud olan məlumatlara görə dünyanın 25 ölkəsində torpaqların 25%-i və ya təxminən  $53 \cdot 10^6$  hektar müxtəlif dərəcədə şoranlaşmışdır (Джозеф, и др., 1987; Строгонов, 1973; Йонева, 1987; Kuznetsov, Shevyakova, 2010).

Dünyanın 2/3 hissəsinin təşkil edən okean və dənizlərinin suyunun duzlu qatının orta hesabla 3-4%-ə bərabərdir (xloridlər 88,8%) (Перцов, 1964) və hər il dəniz və okeanların səthindən aerosol şəklində materiyə  $5,7 \cdot 10^{10}$  ton duz tökülür ki, bu da torpaqların təbii yolla şoranlaşmasına səbəb olur (Касумов, 2012).

Qeyd etməkləzimdiki, Azərbaycan ərazisində səhrələşmə ilə yanaşı, həm də şoranlaşma da həmişə yayılmışdır. Belə ki, 2002-ci ildə respublikamızın düzən torpaqlarının təqribən 521,7 min hektar ərazisini şoranlaşmış torpaqlar təşkil etmişdir (Əzizov, 2002). Azərbaycan alimi Q.Ş. Məmmədov (2007) bu göstəricinin 661,9 min hektara qədər artmasını və ümumi ərazinin 46,6%-ni təşkil etməsini qeyd etmişdir.

Beləliklə, duzluluq şəraiti kənd təsərrüfatında istifadə olunan mədəni bitkilərin məhsuldarlığını azaldır (Ершов, 2006), bəzən isə onların tamamilə məhvinə səbəb olur (Касумов, 1983; Гамбарова, Асадова, 2010). Bitkilərə daxil olan toksiki ionlar hüceyrələrdə əksər metabolik prosesləri inhibirə edir (Ершов, 2006). Aşkar olunmuşdur ki, bitkilərin duzların yüksək qatılıqlı toksiki təsirinə adaptasiya olunması, ionların hüceyrəyə daxil olmasının tənzimlənməsi, həmçinin də duzların sitoplazmadan vakuola və apoplasta ötürülməsi qabiliyyəti ilə əlaqədardır.

Duzların bitkilərə mənfi təsiri ontogenetik dövrlərində özünü daha kəskin göstərir və budəvdə bitkilərin şoranlığa davamsız olurlar (Weiping Ch. et. al., 2010). Odurki, bitki orqanizminin duzların təsiri mexanizmini aydınlaşdırmaq üçün cəhdlərini kənd təsərrüfatında fizioloji-biokimyəvi proseslərin öyrənilməsinə böyük əhəmiyyət kəsb edir, çünki bitki

hüceyrələrində baş verən ilk fiziki-kimyəvi proseslər bitki orqanizmində gedən hüceyrə daxili metabolizmin sonrakı dəyişməsinə ciddi təsir göstərir.

Bitki orqanizmlərində mərkəzi və qlobal proseslərdən biri tənəffüsdür. Tənəffüs prosesi özündə bilavasitə daha ümumi hesab edilən bioloji oksidləşməni tərkib hissəsidir (Полевой, 1989; Кузнецов, Дмитриева, 2006; Гасымов, 2008 vəs.).

Məlumdur ki, bioloji oksidləşmə kim müəmmi istiqamətə həyata keçirilir. Birinci oksidləşmə substratın fermentativ yolla çevrilməsi ( $S+E \rightarrow O_2$ ), ikinci isə tənəffüs substratının oksigenlə birbaşa oksidləşmə yolu və ya qeyri-fermentativ yol ( $S \rightarrow O_2$ ).

Birinci yolda oksidləşmə özündə mürəkkəb proses olub, çoxlu alternativ istiqamətlərə səciyyəli. Bücürə alternativ yollar (qlikolitik), pentozafosfat (apotomik), tənəffüs dövrəsində əlaqəli oksidləşdirici fosforlaşma və sərbəst oksidləşmə kim ifəaliyyət göstərir.

Ekstremal təsirlər zamanı bioloji oksidləşmənin bücürə alternativ yollarının effektivliyi xeyli dəyişir ki, budabitkilərdə metabolik proseslərin zəifləməsinə, hətta tamamilə pozulmasına səbə olur.

Ekstremal duzluluq şəraitində bitki köklərində və təcrid edilmiş mitoxondrilərdə elektron nəqliyyat dövrəsinin (END) funksional vəziyyətləri və alternativ yollarının effektivliyinin tədqiqi müasir fiziologiya qarşısında duran mühüm problemlərdən biri sayılır.

### **İşin məqsəd və vəzifələri.**

Dissertasiya işində əsas məqsəd ekstremal duzluluq şəraitində bitkilərdə bioloji oksidləşmənin alternativ yollarının effektivliyinin müəyyən edilməsidir.

Bu məqsədlə dissertasiya işi qarşısında aşağıdakı vəzifələr qoyulmuşdur.

– ekstremal duzluluq şəraitində suyun bitki toxumlarına daxil olmasının qanunauyğunluqları;

– xlorionlarının bitki hüceyrələrinin kökləri tərəfindən udulmasının kinetik xüsusiyyətləri;

– ekstremal duzluluq tənəffüs substratının çevrilməsinin anaerob mərhələsinə təsiri. Aerob qlikoliz və Krebs effekti;

– ekstremal duzluluq şəraitində bitki hüceyrələrində apotomik yolun effektivliyi n tədqiqi;

– duzluluq şəraitində hüceyrənin köklərində tənəffüs dövrəsinin funksional vəziyyətləri;

– duzluluq şəraitində bitki köklərində tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsinə

nalternativ yollarının müqayisəli tədqiqi (oksidləşdirici fosforlaşma və sərbəst oksidləşmə yolu).

– ekstremal duzluluq şəraitində bitki toxumalarında fermentativ aktivliyin tədqiqi.

**Tədqiqatın elmi yeniliyi.** İlk dəfə bir- və ikiləpəli bitkilərin (buğda, arpa, noxud, pambıq və s.) toxumlarında və cücərtilərində, suyun,  $\text{Cl}^-$  ionlarının,  $\text{O}_2$ -nin udulmasının kinetik xüsusiyyətləri və miqdarı, həmçinin də tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsinin funksional vəziyyətləri, bioloji oksidləşmənin alternativ yolları və fermentativ aktivlik kompleks şəkildə öyrənilmişdir.

Müəyyən edilmişdir ki, bir- və ikiləpəli bitki toxumlarında suyun udulması kinetikasına görə adekvat olub üç fazalıdır. Birinci (60 dəq), ikinci (8-10 saat) və üçüncü (60 saat) fazalarda suyun kifayət qədər ( $\approx 35\%$ ) udulmasına baxmayaraq, duzlu məhlullarda ( $\geq 0,2 \text{ M}$ ) toxumların cücərməməsi, duz ionlarının spesifik toksiki təsiri ilə əlaqədardır.

Xlor ionlarının izoanion xlorid duzlarından ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{KCl}$ ,  $\text{CaCl}_2$ ) bitki cücərtilərində kök sisteminə daxil olması kinetikasına görə ikikomponentli olub, müxtəlif bitkilər üçün yalnız miqdarı baxımdan fərqlidir. Belə ki, toxumlarda az miqdarda toplanan  $\text{Cl}^-$  ( $\approx 0,5-1\%$ ) onlarda cücərməni tamamilə dayandırır.

Tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsinin funksional vəziyyətlərinin izoanion duzlarının ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{KCl}$ ,  $\text{FeCl}_3$ ,  $\text{MgCl}_2$  və s.), inhibitor və ayırıcılar (2,4 DNF) vasitəsilə tədqiqi sayəsində sübut edildi ki, oksidləşmə və fosforlaşmanın bir-birindən ayrılması yalnız birvalentli kationların ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) hesabındadır.

Aşkar olunmuşdur ki, tənəffüs dövrəsində bioloji oksidləşmənin ekstremal duzluluqda əvvəlcə, 1-ci alternativ yolun (sianidə davamlı yolun məhsulu  $\text{H}_2\text{O}$ -dur), daha yüksək qatılıqda ( $\geq 0,2 \text{ M}$ ) isə 2-ci alternativ yolun (bu yolun məhsulu  $\text{H}_2\text{O}_2$ -dir) effektivliyi kəskin artır. Bioloji oksidləşmənin 2-ci alternativ yolunun duzlu şəraitdə güclənməsi, bu yolda lokalizə olunan oksidazaların – peroksidaza və katalazanın aktivliyinin artmasına səbəb olursa, bu fermentlərin inaktivləşməsi isə toxumalarda  $\text{H}_2\text{O}_2$ -nin miqdarının xətti şəkildə artmasının əsas şərtidir.

**İşin elmi və praktik əhəmiyyəti.** Bitkilərdə ekstremal duzluluq şəraitində bioloji oksidləşmənin alternativ yolları tədqiq olunmuş və onların effektivliyi müəyyən edilmişdir. Duz stressi şəraitində bu yolların məzəzilərinin kəskin dəyişilməsi bəzi hallarda bitkilərin məhvində səbəb olur.

Alınan nəticələr bitki fiziologiyası, biokimyə kurslarının tədrisində, kənd təsərrüfa-

tında geniş istifadə olunan mədəni bitkilərin şoranlığa qarşı davamlılığının artırılma üsullarının hazırlanmasında və s. istifadə olunabilir.

Dissertasiya işinin əsas elmi nəticələri, fizioloji-biokimyəvi aspektlər üzrə aparılan elmi-tədqiqat işləri üçün də faydalıdır. Bundan əlavə, bitki fiziologiyası üzrə dərslik və dərs vəsaitlərinin ayrılma qaydalarının tədricən dəyişdirilməsi, bitki fiziologiyası fənninin tədrisində də istifadə edilə bilər.

**İşin aparılması.** Dissertasiyanın materialları «Hüceyrə biologiyası» Respublika Konfransında (Bakı, 1989), BDU-nun 75 illiyü bileyinə həsr olunmuş Respublika Konfransında (Bakı, 1994), «Hüceyrə biofizikası» Respublika Konfranslarında (Bakı, 1996; 1999), Azərbaycan bitki fizioloqlarının I qurultayında (Bakı, 1997), BDU-nun 80 illiyü bileyinə həsr olunmuş konfransında (Bakı, 1999), «Biologiyanın müasir problemləri» Respublika Elmi Konfranslarında (Bakı, 2000; 2001; 2008), «Ekstremal biologiyanın inkişaf perspektivləri» Respublika elmi konfransında (Bakı, 2002), «Biologiyada inkişaf və müasirlik» Respublika elmi konfransında (Bakı, 2004), «Ekstremal biologiya və müasirlik» Respublika elmi konfransında (Bakı, 2005), «Biologiyada elmi nailiyyətlər» Respublika elmi konfransında (Bakı, 2006), «Adaptasiya və biomüxtəlifliyin müasir problemləri» beynəlxalq konfransda (Mahaçqala, 2006), «Tətbiqi biologiyanın problemləri» Respublika elmi konfransında (Bakı, 2007), Akademik Həsən Əliyevin 100 illiyü bileyinə həsr olunmuş Beynəlxalq Konfransda (Bakı, 2007), «Biologiyanın aktual problemləri» beynəlxalq elmi praktik konfransda (Moskva, 2008), BDU-nun 90 illiyü bileyinə həsr olunmuş «Biologiyada elmi nailiyyətlər» Respublika elmi konfransında (Bakı, 2009), Akademik A. Qarayevin anadan olmasının 100 illiyü bileyinə həsr olunmuş «XXI əsrdə biologiyanın aktual problemləri» Respublika elmi konfransında (Bakı, 2010), BDU-nun biologiya fakültəsinin 80 illik yubileyinə həsr olunmuş «Eksperimental biologiyanın inkişaf perspektivləri» Respublika elmi konfransında (Bakı, 2014) təqdim və şərh edilmişdir.

**Nəşrlər.** Yerli və xarici elmi jurnallarda dissertasiya işinin əsas müddəalarını və alınmış nəticələri özündə əks etdirən 60 elmi əsər, o cümlədən 24 elmi məqalə və 36 konfrans materialı çap olunmuşdur.

**Dissertasiyanın strukturu.** Dissertasiya işi giriş, ədəbiyyatıcmalı, eksperimental hissə, ümumiyyəklən, nəticələr və 403 adda mənbənin daxil edildiyi ədəbiyyatısayısından ibarətdir. Dissertasiya işi alınmış nəticələri əks etdirən 103 şəkil və 12 cədvəl də daxil olmaqla 269 kompyuter çap

səhifəsini əhatə edir.

## TƏDQIQATLARIN OBYEKT LƏRİ VƏ METODLARI

Tədqiqatobyektlərikimikəndtəsərrüfatındağenişistifadəolunanbuğdanın «Bərəkətli», «Şərq» (*Triticum durum* L.), arpanın «Pallidum 596», «Qarabağ-7» (*Hordeum vulgare*), pambığın «Ağdaş-3» (*Gossypium hirsutum*), qarğıdalının «Azərbaycan-3» (*Zea mays*), adi noxud (*Cicer arietinum* L.) sortlarının toxumlarından və onların 3-10 günlükcücərtilərindənistifadəolunub.

Cücərtilərqaranlıqda (etioloedilmiş) termostatdaKnopməhlulunda, həmçinin 25-600 mMNaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>məhlullarındanormalaerasiyaşəraitində (0,04 mqO<sub>2</sub>/dəq) 25°Ctemperaturdabecərilmişdir. İşıqdabecərilmiş (yaşıl) bitkilərdəisəluksmetrləlaboratoriyaşəraitindəışıqlanmadərəcəsi (420-480 lk) ölçülmüşdür (luksmetr, fotoelementtip 102; kənaraçıxması 10%-dir).

Bundanəlavətoxumlarınmüxtəlifqatılıqlı (25-200 mM) duzlarolantünddağ-boz-qəhvəyitorpaqdabecərilmişdir.

Torpaqdarütübətlikümumirütübəthəcmnin 55-60%-nitəşkiledir. Torpağınoptimalnəmliliyizamanısuynpotensialı – 3,5 barəbarəbərdir.

### **Bitkitoxumlarındasuyunudulmasının miqdarı təyini.**

Birləpəlivəikiləpəlibitkitoxumlarındasuyunudulmasınıtəyini etmək üçün gravitasiya metodundan istifadə olunub (Qasımov və b., 2005). Tədqiqat obyektini kimi birləpəli bitkilərdən buğda, ikiləpəli bitkilərdən isə noxud toxumlarından istifadə olunub. Təcrübələr otaq temperaturunda (20°C-də) aparılmışdır.

Cl<sup>-</sup> ionlarının izoanion xlorid duzlarından bitki cücərtiləri köklərinə udulma kinetikasi xemokinetik metodla (Kacyмов, 1979; 2012) öyrənilmişdir.

Cücərti kökləri tərəfindən oksigenin udulması platin elektrodan istifadə etməklə modifikasiya olunmuş stasionar polyaroqrafiya metodu vasitəsi ilə təyin olunmuşdur (Kacyмов, 1983; 2012). Bu metodun mahiyyəti ondan ibarətdir ki, bu üsul oksigenin miqdarını bilavasitə canlı orqanizmlərdə müəyyən etməyə imkan verir. Qurğunun həssaslığı  $-3,2 \cdot 10^{-7}$  M/l O<sub>2</sub>-dir.

Mitoxondriləri izolə edən zaman (Гавриленко и др., 1975) etioloedilmiş buğda cücərtilərinin köklərindən alınmış homogenatdan istifadə edilmişdir. Mitoxondrilərin aktiv fraksiyasının alınması üçün ayrılma komponentləri, inkubasiya mühitlərinin qatılığı və pH dəqiq seçilmişdir. Ayırıcı mühidə 0,5 M saxaroza, 0,005 M EDTA və kalium fosfat buferi (pH-7,4) olmuşdur.

Mitoxondrilərdə oksigenin udulma qanunauyğunluqları polyaroqrafik metoddla tədqiq olunmuşdur.

Tədqiqatda duzlardan NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> və s. istifadə olunmuşdur. Bundan əlavə ADP, KCN, 2,4DNF, antimitsin A, NADH və NADPH-dan istifadə olunmuşdur (*Serva*, Almaniya).

Kök sisteminin homogenatının reduksiyaetmə aktivliyini təyin etməküçün fotokolorimetrik üsuldən istifadə olunub. İstifadə olunan rəngləyici 2,6-dixlorfenolindofenolon (2,6 DXFİF) 10<sup>-3</sup> M qatılığı müsbət redoks potensiala malikdir (+0,217V).

Reduksiyaetmə aktivliyi 1q kökdən hazırlanmış homogenata görə təyin olunmuşdur. Prosesin sürəti kinetik əyrilərin bucaq əmsalına (tgα) görə təyin olunub(Касумов, 1983;2012).

Bitki toxumlarında və cücərti köklərində (α+β), α-amilazanın aktivliyi fotokolorimetrik metoddla təyin olunmuşdur (Ермаков, 1987). Fermentin aktivliyi amilaza tərəfindən parçalanmayan nişastanın miqdarının təyininə əsaslanır. Fermentin aktivliyi 1 qram toxumun çəkisinə, cücərtildə isə 1q kökə görə hesablanmışdır.

Bitki köklərində və gövdəsində peroksidazanın aktivliyi benzinidini oksidləşməsinin göstəricisi kimi istifadə edilmişdir (Ермаков, 1987). Peroksidazanın aktivliyi reaksiyanın sürətinə görə hesablanmışdır.

Bitki köklərində və gövdəsində katalazanın aktivliyi titrləmə üsulu ilə təyin olunmuşdur (Добрынина-Свешникова, 1967). Fermentin aktivliyi 1 qram yaş çəkiyə görə hesablanmışdır.

Tədqiqatlar 3-4 təkrarla aparılmış, alınan nəticələr statistik işlənmişdir (Лакин, 1990). Tədqiqatlarda dəqiqlik göstəricisi 5%-dən aşağı olmuşdur.

## **TƏDQIQATIN NƏTİCƏLƏRİ VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ**

### **Ekstremal duzluluq şəraitində suyun bitki toxumlarına daxil olmasının qanunauyğunluqları.**

Bitkilərin subbalansın transpirasiyanın tənzimlənməsi istiqamətində uzun müddətədir ki, tədqiq olunmasınə baxmayaraq (Ляшок, 1978; Сидоров, 1978; Ушаков, Колтунова, 1982; Жолкевич др., 1989; Jones, 1998; Кутимская, Бузинова, Топчева, 2011) hazırda ekstremal duzluluq şəraitində suyun quruxmuş toxumların tədviyindəki kinetik qanunauyğunluqları çox az tədqiq edilmişdir.

Bununla əlaqədar olaraq dissertasiya işində suyun bitki toxumlarında tədviyində normal və duzluluq şəraitində udulmasının kinetik qanunauyğun-

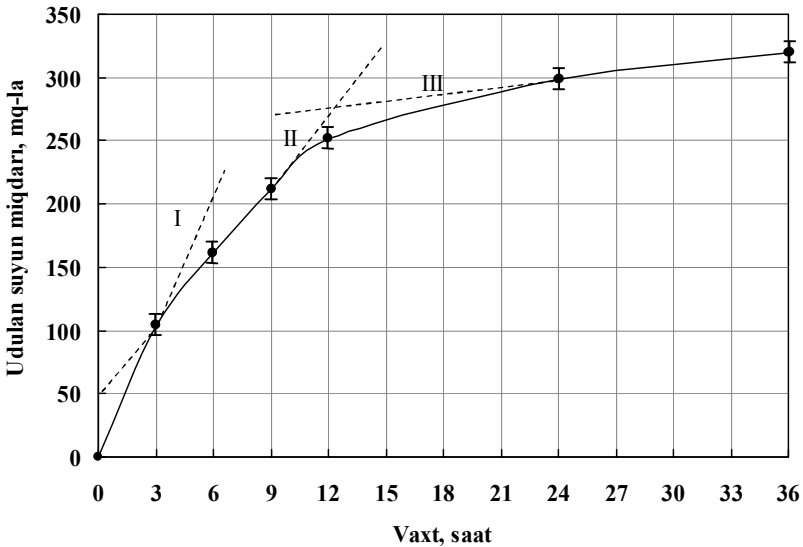


luqlarının öyrənilməsi vacib məsələ kimi qarşıya qoyulmuşdur.

Qeyd etməklə zəmindir ki, suyun toxumlarada xil olma prosesi yalnız sifffiziki, osmotik proses deyil. Toxumlarasuyunda xil olması həm də onlarda oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarının kəskin işəsalınması üçün ilkin şərt sayılır.

Məhz bunagörədə dissertasiya işində həm normal (kontrol-su), həm də duzların (NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) müxtəlif qatılıqlarında suyun quruxumları tərəfindən müxtəlif vaxt intervallarında udulmasının kinetik qanunauyğunluqları tədqiq edilmişdir.

Əvvəlcə quruxumları ad şəraitdə (kontrol-su) isladılıb və suyun udulmasının kinetika öyrənilmişdir. Şəkil 1-dən aydın olur ki, noxud toxumlarında işmə zamanı suyun udulması üç fazlı xarakter daşıyır. Bu fazların hər birini müəyyən proseslə limitləyir.



Şəkil 1. Noxud toxumlarının ad şəraitdə (kontrol-su) müxtəlif vaxt intervallarında suyu udma kinetika

Şişmənin I fazasının sürətlə baş verməsi, alçaq temperaturun və tənəffüs inhibitorlarının təsirinə qarşı qeyri-həssaslığı və s. fiziki proses olub, sifff diffuziya ilə limitləndiyini, II fazası osmotik proseslərlə əlaqədar olub, biokimyəvi proseslərlə əlaqədarlığını (hidrolitik fermentlərin aktivliyinin artması, zülalların sintezinin artması və s.) bildirir. Şişmənin III fazası sifff fizioloji

biokimyəvi proseslərin kəskin artması ilə səciyyəli olduğunu (tənəffüs sürətlənməsi, böyümənin sürətinin artması və s.) bildirir.

Buğda və noxud toxumları ilə aparılan təcrübələrdə müəyyən edilmişdir ki, suyun udulması ilk 3 saatadək sürətlə gedir, sonradan bu proses bir qədər yavaşır. Təxminən 9 saatdan sonra suyun udulması yenidən intensivləşir (cədvəl 1).

Suyun toxumlarla udulmasındakı fəzalılıq, toxumlarda olan kompartmentlərlə əlaqədardır (Qasimov, 2008). Belə kompartmentlilik, toxumun qabığı, aleyron təbəqəsi və endosperm hesabına meydana çıxır. II və III fazalardan fərqli olaraq, I fazada suyun udulması ilk dəqiqələrdə daha sürətlə gedir və sonrakı dəqiqələrdə nisbətən yavaşır. Bu onu göstərir ki, suyun udulmasının I fazasındakı limitləşdirici amil sadə diffuziyadır. Osmotik potensialın qiymətindən asılı olaraq, su toxumun qabığı ilə də sürətlə udulur. Müxtəlif toxumlarda suyun udulmasının kinetik xarakterinin eyni (3 fazalı) olmasına baxmayaraq, udulan suyun miqdarının müxtəlifliyi, fikrimizcə həmin toxumların kütləsinin bir-birindən fərqlənməsi ilə əlaqədardır.

Cədvəllərdən aydın olur ki, noxud və buğda toxumları müxtəlif vaxt intervallarında müxtəlif miqdarda su udmuşdur (cədvəl 1, 2).

**Cədvəl 1**

**NaCl duzunun noxud toxumlarında müxtəlif vaxt intervallarında suyun udulma miqdarına təsiri (mq-la)**

Duzun qatılığı, M	Quru toxumların çəkisi, mq	Dəqiqə			Saat					
		15'	30'	60'	3	6	9	12	24	36
0	303±10	18±0,3	28±0,5	48±1,2	104±4,5	161±7,5	212±12,5	252±12,5	298±13	319±13,5
0,2	284±9,1	16±0,5	24±0,6	43±1,1	74±3,8	123±6	177±7,6	213±9	269±1,1	292±13
1	248±8,3	10±0,4	15±0,6	31±1,0	46±2,3	72±3,4	100±4,6	126±5,5	179±8,1	199±9,2
2	241±8,1	9,50,4	14±0,5	26±1,0	29±1,8	52±2,4	74±3,7	92±3,1	138±6,4	159±7,1

Cədvəllərdən (1,2) aydın olur ki, noxud toxumları buğda toxumlarına nisbətən suyu daha sürətlə udur. Bu, onunla əlaqədardır ki, noxud toxumunun tərkibi əsas etibarilə zülallardan ibarətdir. Bildiyimiz kimi zülallar çox hiqroskopikdir. Həm də noxud toxumunun qabığı nazikdir və asanlıqla ayrılır. Buğda toxumlarının əsasını isə nişasta təşkil edir və qabığı endospermlə möhkəm birləşmişdir.

**Cədvəl 2**

**NaCl duzunun buğdatoxumlarında müxtəlif vaxt intervallarında  
suyun udulmamıqdarına təsiri (mq-la)**

Duzun qatılıpı, M	Quru toxumların çəkisi, mq	Dəqiqə			Saat					
		15'	30'	60'	3	6	9	12	24	36
<b>kontrol</b>	69±3,7	1,8±0,05	2,6±0,06	3,9±0,09	6±0,3	9±0,4	12±0,6	15±0,7	22±0,9	28±1,2
<b>0,2</b>	65±3,0	1,6±0,04	2,2±0,05	3,5±0,09	4±0,1	9±0,4	11±0,5	12±0,6	21±0,8	23±1,0
<b>1</b>	62±2,9	1,2±0,04	1,6±0,05	2,5±0,05	4±0,1	7±0,3	7±0,3	11±0,5	12±0,6	14±0,7
<b>2</b>	65±3,0	1,2±0,04	1,4±0,04	2,4±0,05	4±0,1	6±0,3	7±0,3	10±0,4	11±0,5	11±0,5

Beləliklə, bir- və ikiləpəli bitki toxumlarında suyun udulması bitkinin spesifikliyindən (növündən, fəsiləsindən və s.) asılı olmayaraq üçfazlı əyri ilə səciyyələnir. Maraqlıdır ki, birinci və ikinci fazalarda həm normada (suda), həm də duzlu mühitdə (0,1-0,2 M NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) suyun toxumlar tərəfindən kifayət qədər udulması (kontrolda-9saatda-69%; 0,2 M NaCl-da isə 9 saatda – 62%) nəzərə çarpır. Udulan suyun bu qədər miqdarı, toxumların cücərməsi üçün «start» rolunu oynamağa tamamilə kifayət edir. Lakin yüksək duzluluq şəraitində ( $\geq 0,2$  M NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) toxumlar cücərmirlər. Göründüyü kimi bunun səbəbi duzların osmotik təzyiqi ilə yox, onların ion (spesifik) təsiri ilə əlaqədardır. Ona görə ki, toxumlarda su sorma qüvvəsi ( $\psi_w$ ) kifayət qədər yüksəkdir və duz məhlullarının osmotik təzyiqindən çox olur. Digər tərəfdən suyun toxumlar tərəfindən udulmasının eksponensial xarakteri də, bu prosesin sadə diffuziya yox, asanlaşmış diffuziya olduğunu sübut edir (Седова, 2007). Belə vəziyyət udulmanın III fazasına qədər davam edir. Bunu aldıığımız nəticələrdən də görmək olur (cədvəl 1). Cədvəldən aydın olur ki, noxud toxumlarında kontrolda (su) 15 dəqiqə 5,9%, 30 dəqiqə 9,2%, 60 dəqiqədə 15,8% su udulursa, 0,2 M NaCl məhlulunda da 15 dəqiqədə 5,6%, 30 dəqiqədə 7%, 60 dəqiqədə 15,1% su udulmuşdur. Bu rəqəmlərin bir-birinə çox yaxın olması kontrol və duzlu şəraitdə suyun asanlaşmış diffuziyasında (membran daşıyıcıları vasitəsilə) məhdudiyyətin olmadığını bildirir. Lakin, duzun 2-ci və 3-cü fazasındakı təsiri, udulan suyun miqdarının xeyli azaldığının göstəricisidir. Bu da duz ionlarının osmotik təsiri ilə deyil, onların metabolizmə toksiki təsiri ilə əlaqədardır. Bütövlükdə aldıığımız nəticələr, hələ XIX əsrin sonunda Şimper (Şimper, 1898) tərəfindən irəli sürülən «fizioloji quraqlıq» nəzəriyyəsinin əsassız olduğunu bir daha təsdiq edir. Bu nəzəriyyəyə görə şoran torpaqlarda toxumların cücərməməsi, torpaq məhlullarının yüksək osmotik təzyiqi ilə əlaqələndirilir.

Suyun udulmasının kinetik qanunauyğunluqlarının öyrənilməsi duz ionlarının təsirinin toxumların cücərməsinin I yox, II fazasından başlanmasını söyləməyə imkan verir. Belə ki, birinci faza həm kontrol, həm də duz məhlulları üçün diffuziya ilə limitləşir və quru toxumlarda osmotik təzyiqin (şişmə təzyiqi) kifayət qədər böyük olması, hətta duzun yüksək qatılığında belə suyun udulmasına mane olmur.

İlk dəfə müəyyən olunmuşdur ki, quru toxumlarda şişmə zamanı suyun kifayət qədər udulmasına baxmayaraq, yüksək duzluluq şəraitində ( $\geq 0,2$  M) toxumların cücərməməsinin əsas səbəbi suyun toxumlarda lazımı dərəcədə çatışmaması yox, şişmənin II və III fazasında ionların spesifik-toksiki təsiridir.

Toxumlar tərəfindən suyun udulmasını əks etdirən əyrinin hiperbolik xarakteri və bütövlükdə prosesin kinetikasına görə ikinci tərtibli reaksiyalara oxşarlığı burada asanlaşmış diffuziyanın limitləşdirici rol oynadığını söyləməyə imkan verir. Bu nəticələr Г.П.Седова (2007) və Холманский А.С. və Сидоренко А.С. (2012) tərəfindən alınan nəticələrə müvafiqdir. Bütövlükdə suyun toxumlar vasitəsilə udulmasında xüsusi membran daşıyıcılarının olmasını bildirir.

## **BITKİ KÖKLƏRİ TƏRƏFİNDƏN XLOR İONLARININ UDULMASININ QANUNAUYĞUNLUQLARI**

Uzun müddət xlor ionu canlılar üçün ballast, fizioloji cəhətdən əhəmiyyətəzsiz kimi qəbul olunurdu. Lakin, sonrakı tədqiqatlar sübut etdi ki, xlor altı zəruri mikroelementdən biri kimi bitki hüceyrələrində suyun fotooksidləşməsində, yarpaqlarda ağızciq aparatının tənzimlənməsində, hüceyrənin bölünməsində və s. mühüm rol oynayır (Кузнецов, Дмитриева, 2006). Bundan əlavə, Yer səthinin quru hissəsindəki torpaqların şoranlaşmasında həlledici anion kimi xlor iştirak edir (Касумов, 2014).

Hələ 1970-ci illərdə xemokinetik metodla (Касумов, 1975) aparılan tədqiqatlarda xlor ionlarının bitkilərin kök sisteminə daxil olmasının kinetik əyrisinin eksponensial xarakteri və ikikomponentli olması faktı aşkar olundu və bu prosesdə xüsusi zülal təbiətli membran daşıyıcılarının olması fikri irəli sürülmüşdür. Sonrakı tədqiqatlar bu fikrin düzgünlüyünü sübut etdi. Belə ki, 1979-cu ildə aparılan elmi-tədqiqatlarda (Касумов, Абдыев, 1979) xlor ionlarının hüceyrəyə daxil olmasının kinetikasına görə ikinci tərtibli reaksiyalara aid olması faktı aşkar olundu. Reaksiyanın tərtibililiyini müəyyən etdikdən sonra, molekulyarlığında təyin etmək böyük maraqlıdır. Aşkar olunmuşdur ki, Cl<sup>-</sup> ionlarının birinci assimilyasiya reaksi-

yası bimolekulyar reaksiyadır (əgər membranda daşıyıcıların olmasını nəzərə alsaq). Bu nəticələr membranlarda xlor kanallarının olması barəsinə də müasir ədəbiyyat məlumatlarına tamamilə uyğun gəlirdi (Tester, 2000; Сазанов, 2011).

Kinetik əyrinin birinci komponentinin birinci tərtibli olmasını, onun yarımçevrilmə periodunun NaCl-un qatılığından asılı olmaması təsdiq edir (Байрамов, 2003).

Bu nəticələr xlor ionlarının bitkiyə daxil olmasının əsasında (diffuziya) asanlaşmış diffuziya ilə yanaşı metabolik proseslər də mühüm rol oynayır. Məlumdur ki, diffuziya vektor xarakterlidir, hüceyrədaxili metabolik proseslər isə skalyar təbiətlidir. Lakin hər iki proses müxtəlif tərtibli tenzor kəmiyyətlər olsalar da hüceyrə membranlarının anizotrop olması sayəsində bir-biri ilə əlaqədardır və Küri qaydasına zidd deyildir (Касымов, 2012).

Bundan sonraduzadavamlılıq dərəcəsinə görə fərqlənən arpa, buğda və pambıq cücərtilərinin kök sistemində izoanion xlorid duzlarından (NaCl, KCl, CaCl<sub>2</sub>) xlor ionlarının udulma kinetikasi tədqiq olunmuşdur.

Alınan nəticələr göstərir ki, müxtəlif duz məhlullarından (KCl, NaCl, CaCl<sub>2</sub>) duza daha davamlı olan pambıq cücərtiləri tərəfindən Cl<sup>-</sup> ionlarının udulma sürəti, nisbətən duza az davamlı olan buğda və arpa cücərtilərindən aşağıdır (cədvəl 3).

### Cədvəl 3

**Etiolə edilmiş və yaşıl buğda, arpa, pambıq bitkiləri tərəfindən 0,1 N NaCl, KCl və CaCl<sub>2</sub> məhlullarından Cl<sup>-</sup> ionlarının 40 dəqiqə müddətində udulma miqdarı (t – 20°C) (mq-la)**

Duz məhlulları	5 günlük cücərtilər	Buğda (Şərq)	Arpa (Palladium-596)	Pambıq (Ağdaş-3)
KCl	Etiolə edilmiş yaşıl	5,1±0,3	3,1±0,12	2,2±0,09
		6,6±0,26	4,4±0,18	2,6±0,09
NaCl	Etiolə edilmiş yaşıl	4,6±0,2	2,6±0,1	1,6±0,06
		5,8±0,25	3,5±0,14	2,0±0,08
CaCl <sub>2</sub>	Etiolə edilmiş yaşıl	3,8±0,16	2,0±0,08	1,2±0,4
		4,7±0,2	2,8±0,1	1,5±0,005

Müəyyən olunmuşdur ki, müxtəlif duz məhlullarından Cl<sup>-</sup> ionlarının bitki kökləri tərəfindən udulma kinetikasi oxşardır, onlar bir-birindən ancaq miqdarı baxımdan fərqlənir. Bitki kökləri tərəfindən yuxarıda adları çəkilən məhlullardan Cl<sup>-</sup> ionlarının udulma miqdarı aşağıdakı ardıcılıqla yerləşir :



Qeyd etmək lazımdır ki, kök və gövdənin qarşılıqlı əlaqəsi zamanı bəzi fizioloji proseslərin öyrənilməsi ilk dəfə Krem və Pitman tərəfindən tədqiq olunmuşdur (Gram, Pitman, 1972). Fotosintez məhsulları, o cümlədən karbohidratlar bitki köklərinə daşınaraq müxtəlif fizioloji proseslərin aktivliyinə təsir göstərir. Bununlaəlaqədar olaraq etiolə edilmiş və yaşıl cücərtilərin kökləri tərəfindən  $Cl^-$  ionlarının udulmasının tədqiq olunması xüsusi əhəmiyyət kəsb edir.

Aşkar olunmuşdur ki, yaşıl və etioləedilmiş 5 günlük bitki cücərtiləri kökləri tərəfindən  $Cl^-$  ionlarının udulma kinetikasi oxşardır. Yaşıl cücərti kökləri 50 və 100 mM NaCl məhlulundan etioləedilmiş bitkilərə nisbətən xlor ionlarını daha çox mənimsəyirlər.

Qeyd etmək lazımdır ki, buğda cücərtilərində reduksiyaetmə fəallığı arpa və pambıq cücərtilərinə nisbətən yüksəkdir. Aşkar olunmuşdur ki, bitkilərin reduksiyaetmə fəallığı ilə duzadavamlılığı arasında əks korrelyativ əlaqə mövcuddur.

Bundan əlavə, yaşıl və etioləedilmiş cücərtilərin kök sistemində reduksiyaetmə fəallığı tədqiq olunmuşdur.

Müəyyən olunmuşdur ki, yaşıl cücərti köklərində reduksiyaetmə fəallığı etiolə edilmiş cücərtilərə nisbətən yüksəkdir.

Qidalı məhlullarda ayrı-ayrı kimyəvi elementlər arasında mövcud olan qarşılıqlı təsirlərdən biri də ionların antaqonizmdir. İonların təsirinin qarşılıqlı sürətdə zəifləməsi onlarda antaqonizm hadisəsinə əsaslanır (Машковский, 2008).

Intakt bitki köklərində  $Cl^-$  ionlarının udulmasına müxtəlif halogen elementlərin təsiri az öyrənilmişdir. Ona görə də təcrübələrimizdə bitki kökləri tərəfindən NaCl (50-100 mM) məhlulundan  $Cl^-$  ionlarının udulma kinetikasına NaBr və NaJ-un müxtəlif qatılıqlarının təsiri müəyyən olunmuşdur.

Alınan nəticələrdən aydın olur ki, NaBr və KJ-un təsirindən cücərti kökləri tərəfindən NaCl (50-100 mM) məhlulundan  $Cl^-$  ionlarının udulması kəskin azalır. Bu azalma həmin birləşmələrin qatılıqlarından xətti asılıdır.

Məlumdur ki, brom və yodun xlorə nisbətən elektromənfiliyi aşağıdır, həmçinin yod güclü oksidləşdirici olduğu üçün onun təsirindən sistem oksidləşir və  $Cl^-$  ionlarının bitki köklərinə daşınması kəskin azalır.

Bundan əlavə, intakt bitki kökləri tərəfindən yüksək qatılıqlı müxtəlif duz məhlullarından (NaCl,  $NaNO_3$ ,  $Ca(NO_3)_2$  və  $Na_2SO_4$ )  $Cl^-$  ionlarının udulması tədqiq olunmuşdur.

Aşkar olunmuşdur ki,  $NaNO_3$ ,  $Ca(NO_3)_2$  təsirindən 100 mM NaCl məhlulundan  $Cl^-$  ionlarının bitki kökləri tərəfindən udulması kəskin azalır

və nitrat duzlarının qatılığının artması ilə azalma xətti xarakter daşıyır. Müəyyən olunmuşdur ki, arpa cücərtiləri kökləri tərəfindən  $\text{Cl}^-$  ionlarının udulmasına  $\text{SO}_4^{2-}$  ionları antaqonist təsir etmir.

Antaqonist anionlara  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Br}^-$ ,  $\text{J}^-$  və  $\text{NO}_3^-$  aiddir. Göstərilən ionların membranda daşıyıcıları eynidir. Beləliklə, membranda daşıyıcıların, xüsusən labil (hərəkətli) daşıyıcıların olması birmənalı sübut olunmuşdur (Tester, 2000; Сагонов, 2011).

Qeyd etmək lazımdır ki, xlorid kanalları membran potensiallarının və hüceyrənin normal həcmnin saxlanılmasında vacib rol oynayır. Bu kanallar nəinki  $\text{Cl}^-$ , hətta  $\text{J}^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$  və  $\text{NO}_3^-$  anionlarının da daşınmasında iştirak edir. Əksər xlorid kanalları xlorə nisbətən  $\text{NO}_3^-$  anionları üçün daha çox keçiricidir (Tester, 2000).

## **EKSTREMAL DUZLULUQ ŞƏRAİTİNDƏ BİTKİ KÖKLƏRİNDƏ TƏNƏFFÜS İNTENSİVLİYİNİN TƏDQIQI**

**Duzluluq şəraitində dənli və yağlı bitkilərin cücərtilərində oksigenin udulması.** Kənd təsərrüfatında geniş istifadə olunan buğda, arpa və pambıq cücərtilərinin kök sistemində tənəffüs aktivliyinin müqayisəli şəkildə öyrənilməsi daha məqsəduyğundur. Bu, bitkilərin duzadavamlılıq problemini mahiyyətə daha dərinəndən anlamağa imkan verir və bununla da kənd təsərrüfatı bitkilərinin duzadavamlılığının artırılması və diaqnostikasına dair daha effektiv metodların hazırlanmasına xidmət etmiş olar.

Aşkar olunmuşdur ki, pambıq cücərtilərinin kökləri tərəfindən oksigenin udulma miqdarı arpa və buğdaya nisbətən azdır.

Məlumdur ki, yuxarıda göstərilən bitkilər duzadavamlılığına görə əks ardıcılıqda yerləşir: pambıq>arpa>buğda (Удобенко, 1977). Cücərənlərdə tənəffüs əmsalı substratın kimyəvi tərkibinin dəyişməsindən asılıdır. Pambıq cücərtilərində oksigenin udulma miqdarının zəif olması tənəffüs substratının kimyəvi tərkibi ilə əlaqədardır. Belə ki, yağ turşuları pambıq toxumlarının əsas komponentidir. Görünür, bioloji oksidləşmə zamanı yağların çox mərhələli çevrilməsi başqa bitkilərə nisbətən oksigenin zəif udulması ilə səciyyələnir. Oksigenin udulma miqdarına görə göstərilən bitkilər aşağıdakı ardıcılıqla yerləşir:

buğda > arpa > pambıq

Bir sıra alimlər qeyd edirlər ki, *deetilyasiya* – (bitkilərin qaranlıqda böyümədən işıqda böyüməyə keçid prosesidir), mühüm fizioloji-

biokimyəvi, morfoloji dəyişikliklərlə, ilk növbədə xlorofilin formalaşması nəticəsində fototrof toxumaların yaşıllaşması ilə xarakterizə olunur (Kravtsov et al., 2011). Yaşıllaşma prosesində bitkilərdə tənəffüsün dəyişiklikləri haqqında məlumatlar həddən artıq azdır (Feng et al., 2007). Eyni zamanda, fotosintezedic hüceyrələrdə tənəffüsün tənzimlənməsi məsələlərinin və bitkinin qidalanmasının heterotrof tipindən fototrof tipinə keçmək vaxtı tənəffüsün karbohidratlarla əlaqəsini analiz etmək üçün yaşıllaşan cücərtilər əlverişli model ola bilər (Гарман и др., 2014).

Təcrübələrimizdə etiolə edilmiş və yaşıl cücərtilərin kök sistemində O<sub>2</sub>-nin udulması tədqiq olunmuşdur.

Aydın olmuşdur ki, etiolə edilmiş cücərtilərin kök sistemində oksigenin udulmasının intensivliyi yaşıl cücərtilərə nisbətən aşağı olmuşdur.

Aşkar olunmuşdur ki, su mühitində və torpaqda cücərdilmiş müxtəlif bitki cücərtiləri oksigenin udulma miqdarına görə fərqlənməsinə baxmayaraq, kinetik qanunauyğunluqlar oxşar olmuşdur. Belə ki, hər iki halda proses birfazlı əyri ilə xarakterizə olunmuşdur.

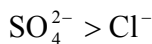
Sonra duzların müxtəlif qatılıqlarında torpaqda cücərdilmiş bitkilərdə oksigenin udulması tədqiq olunmuşdur. Alınan nəticələrdən aydın olur ki, duzların uzun müddətli təsiri zamanı oksigenin udulmasının zəifləməsi halı daha aşağı qatılıqlarda (25 mM NaCl, 25 mM Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) müşahidə olunur. Aşkar olunmuşdur ki, 50 mM NaCl-in təsiri zamanı arpa kökləri tərəfindən oksigenin udulması 2 dəfə, 75 mM-da 2,4 dəfə, 100 mM-da isə təqribən 3,1 dəfə azalır. Analoji nəticələr Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-ün təsiri zamanı da alınmışdır.

Müəyyən olunmuşdur ki, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-ün təsiri zamanı oksigenin udulması NaCl-la müqayisədə daha kəskin azalır.

Pambıq cücərtilərində də yuxarıda qeyd olunan duzların təsirindən oksigenin udulması tədqiq olunmuşdur. Alınan nəticələrdən aydın olur ki, pambıq cücərtiləri köklərində 50 mM NaCl-in təsirindən O<sub>2</sub>-nin udulması təqribən 8-10% azalmışdır. Qeyd etmək lazımdır ki, arpadan fərqli olaraq 150 mM NaCl-in təsirindən pambıq cücərtiləri köklərində oksigenin udulması 1,5 dəfə azalmışdır. Arpa toxumlarında 150 mM NaCl-də normal cücərmə baş verməmişdir.

Müəyyən olunmuşdur ki, 50 mM Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-ün təsirindən pambıq cücərtilərində oksigenin udulması 25%, 100 mM Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-da isə 60% azalmışdır.

Beləliklə, istifadə olunan duzların ionları tənəffüs intensivliyini zəiflətməkdə aşağıdakı kimidir.



## EKSTREMAL DUZLULUQ ŞƏRAİTİNDƏ BİTKİLƏRDƏ



## BİOLOJİ OKSİDLƏŞMƏNİN DİXOTOMİK VƏ APOTOMİK YOLLARININ TƏDQIQI

Bakteriyalarda, maya və heyvan toxumalarında qlikolitik yolun hərtərəfli öyrənilməsinə təsdiq edən kifayət qədər elmi-tədqiqat işləri mövcuddur (Flores, Martinez-Costa, Sanchez, et.al, 2005; Macdonald and Storey, 2005).

Aparılan tədqiqatlar nəticəsində qeyd olunmuşdur ki, müxtəlif bitki toxumalarında tənəffüsün sürəti, müvafiq olaraq karbohidratların qlikolitik parçalanma sürəti də fərqlənir və orqanizmin enerjidən asılı anabolik tələblərinin təmin olunmasına yönəlmişdir (Sato, Harada and Ishizawa, 2002; Nelson and Cox, 2003). Ardıcıl tədqiqatlar göstərmişdir ki, oksigeni mənimsəyən bitki toxuması tənəffüsdən qıvcırmaya keçəcək karbohidratların qlikolizdə istifadəsini artırır. İlk dəfə mayalarda görkəmli Fransız mikrobioloqu tərəfindən təsvir olunan bu proses *Paster effekti* adlanır. Toxuma tənəffüsünün qlikolizlə zəiflədilməsi və ya tormozlanması halı bəzi intensiv qlikoliz edən toxumalarda Krebtri effektiv kimi tanınır (Plaxton, 1996).

Karbohidratların aerob və anaerob parçalanmasının başlanğıc mərhələsi bir sıra heksozofosfat efirlərinin əmələ gəlməsindən ibarətdir (Matheson and Myers, 1998; Fell, 2005).

Qeyd etmək lazımdır ki, piroüzüm turşusunun sonradan müxtəlif çevrilmələrə məruz qalması, ilk növbədə, hüceyrədə oksigenin olub-olmamasından asılıdır. Bundan əlavə, çevrilmələrin istiqaməti ətraf mühit amillərindən, daha dəqiq desək, mövcud aerob və anaerob şəraitdən və verilmiş orqanizmin təkamül prosesində yaranmış spesifik xüsusiyyətlərindən asılıdır. Oksigenin iştirakı ilə qlükozanın piroüzüm turşusuna qədər və sonrakı çevrilmələrini aerob qlikoliz adlandırırlar. Bu prosesi kataliz edən bütün fermentlər hüceyrə sitozolunda toplanıb.

Aparılan tədqiqatlar (Касумов, Абдыев, Мустафаев, 2004) nəticəsində qeyd olunmuşdur ki, ekstremal duzluluq şəraitində bitki köklərində aerob qlikolizin effektivliyi xeyli dərəcədə artır ki, bu da orqanizmdə enerji balansının saxlanmasına imkan verir. Qəbul olunub ki, çox funksionallaşmış hüceyrələrdə aerob qlikolizin rolu çox böyükdür. Belə hüceyrələrdə aerob qlikoliz hesabına təqribən 50% ATP sintez oluna bilər (Аврамов, 1965; Atkinson, Walton, 1965).

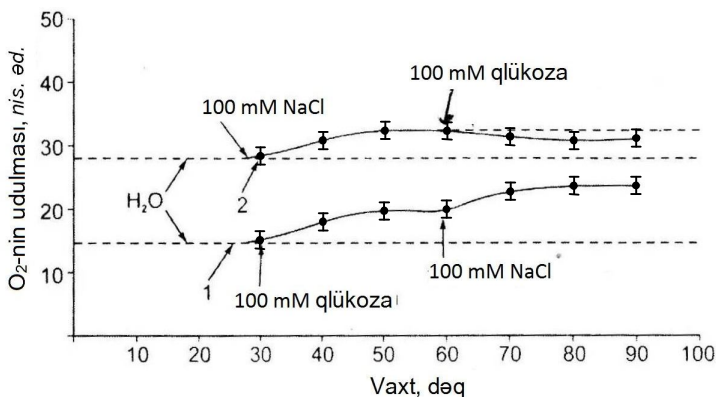
Güclü qlikolizə malik olan məhz belə hüceyrələr qlükozanın əlavə olunması zamanı tənəffüsün tormozlanması ilə xarakterizə olunurlar. Bu hal «Krebtri effekti» və ya əks Paster effekti adı almışdır. Belə hüceyrələrə qlükozanın əlavə olunması tənəffüsün tormozlanması ilə yanaşı aerob

qlikolizin intensiv stimullaşdırılmasına da səbəb olur.

Bütün yuxarıda göstərilənləri nəzərə alaraq, ekstremal duzluluq şəraitində birləpəli bitki cücərtilərini köklərində Krebtri effektinin tədqiqinə dair tərəfimizdən tədqiqatlar aparılmışdır.

Aldığımız nəticələrdən aydın olmuşdur ki, sistemə 100 mM qlükoza əlavə olunduqdan sonra oksigenin udulma sürətinin intensivləşməsi baş verir.

Qlükozanın təsiri zamanı bitkilər tərəfindən oksigenin udulma sürətinin artmasını onunla izah etmək olar ki, qlükoza bioloji oksidləşmə üçün əsas substratlardan biridir və normada cücərti köklərində tənəffüsün artmasına səbəb olur. Qlükozanın təsirindən təqribən 30 dəq sonra sistemə 100 mM NaCl əlavə olunub. Sistemə 100 mM NaCl-in əlavə olunması buğda cücərtiləri kökləri tərəfindən oksigenin udulmasının xeyli dərəcədə artmasına səbəb olur (şəkil 2). Duzların təsiri zamanı bitkilərdə tənəffüs sürətinin bu cür artmasını Lundeqord müşahidə etmişdir (Lundeqardh, 1955) və onu anion tənəffüsü (indi bu effekti «duz tənəffüsü» adlandırırlar) adlandırmışdır. Qasimov tərəfindən (Kасумов, 1975; 1983; 2012) aparılan tədqiqatlar göstərdi ki, bitki orqanizmində «duz tənəffüsü» deyilən tənəffüs mövcud deyildir. İonların təsiri altında tənəffüs dövrəsindəki əlaqəli yolda oksidləşmə və fosforlaşma prosesləri bir-birindən asanlıqla ayrılı bilər. Bu da mühitdəki oksigenin bitkilər tərəfindən sürətlə udulması ilə müşayiət olunur. Lundeqordan fərqli olaraq, bir sıra alimlər duzların təsiri zamanı bitkilər tərəfindən oksigenin udulmasının stimullaşdırılmasını spesifik  $K^+$ ,  $Na^+$ -ATP-azalarla əlaqələndirirlər (Laties, 1957; Epstein, 1968; Гордон, 1976). Bununla yanaşı güman olunur ki, ATP-azanın Na və K-la aktivləşdirilməsi nəticəsində ATP-in ADP və qeyri-üzvi fosfata parçalanması baş verir. Əmələ gəlmiş ADP guya yenidən tənəffüs dövrəsinə qoşulur və bitkilərdə tənəffüsün tənzimlənməsinə xidmət edir. Lakin, əvvəlki tədqiqatlarda göstəriləndiyi kimi duzların təsirindən sonra (NaCl, KCl,  $Na_2SO_4$  və s) bitkilərdə tənəffüsün sürətlənməsi fosforlaşma prosesinin (enerjinin ötürülməsi) oksidləşmə prosesinə keçidinin (elektronların ötürülməsi) nəticəsidir (Kасумов, 1983; Абдыев, Kасумов, 2012). Beləliklə, fosforlaşmadan azad olunmuş tənəffüs müvəqqəti olaraq böyük sürətlə həyata keçir.



**Şək. 2.** NaCl və qlükozanın ardıcıl təsiri zamanı buğda cücərtiləri köklərində oksigenin udulmasının kinetik əyrisi

Sonra oksigenin udulma sürətinə NaCl və qlükozanın ardıcıl təsirinin yoxlanmasına dair tədqiqatlar aparılmışdır (şəkil 2, əyri 2). Şəkildən görüldüyü kimi 100 mM NaCl-in təsirindən bitki kökləri tərəfindən O<sub>2</sub>-nin udulması sürətlənir, sonra sistemə 100 mM qlükoza əlavə olunduqda O<sub>2</sub>-nin udulması zəifləyir. I və II əyriləri müqayisə etsək asanlıqla görə bilərik ki, qlükozanın O<sub>2</sub>-nin udulma sürətinə tormozlayıcı təsiri, duzların təsirindən sonra baş verir. Oksidləşmə və fosforlaşma proseslərinin ayrılmasından sonra əmələ gəlir ki, bu da Krebs trieffektini üçün əlverişli şərait yaradır. Krebs trieffektinin meydana çıxması hüceyrələrdə aerob qlükolizin sürətlənməsinin əsas göstəricisidir. Növbəti tədqiqatlarda cücərtilərin kök sistemi duzların uzunmüddətli təsirinə məruz qalmışdır. Bu məqsədlə buğda toxumları 50 mM NaCl-da isladılıb və cücərtilərin kökləri 5 gün ərzində fasiləsiz duz məhlullarında saxlanılmışdır. Bundan sonra cücərtilər suya keçirilmiş, müəyyən müddətdən sonra isə sistemə qlükoza və 100 mM NaCl əlavə olunmuşdur.

Müəyyən olunmuşdur ki, bu halda qlükoza və duz məhlulları oksigenin udulma sürətinin tormozlanmasına səbəb olur. Görünür bu, cücərtilərin uzun müddət duzların təsirinə məruz qalması ilə əlaqədardır. Buna görə də kök sistemi toxumalarında anaerob və aerob qlükoliz sürətlənməyə başlayıb. Bitkilər uzun müddət duz məhlullarında qaldıqda tənəffüs zəifləyir. Duzun təsirindən tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsinin bütün komponentləri oksidləşmiş vəziyyətdə olur (Kacymov, 2012).

Məlumdur ki, hüceyrələrdə ATP-nin səviyyəsini sabit saxlayan və öz-özünə tənzimlənən vahid sistem mövcuddur (Severin, 2004). Hüceyrədə

ATP-nin miqdarının azaldığı hallarda, aerob qlikolizinsürətini tənzimləyən sistemlər avtomatik işə düşür. ATP-nin hüceyrədə miqdarca dəyişməsinə dair məlumatları, əvvəlcə mitoxondrinin membranları qəbul edir. Bu halda onların keçiriciliyi dəyişilir və qlikoliz ya dayanır və ya işə düşür. Lakin daha geniş qəbul olunmuş hipotezə görə məlum şəraitlərdə bu reaksiyanın mexanizmini tənəffüs və qlikolizin fermentləri arasında ümumi koenzimlər uğrunda tarixi rəqabətlə izah etmək olar. Belə ki, Reker (Rasker, 1956) və Çans (Çans, 1964) qlükozanın əlavə olunmasından sonra tənəffüsün tormozlanmasını mitoxondridən sitoplazmaya ADP və qeyri-üzvi fosfatın çıxması ilə əlaqələndirir. Mitoxondrilər bu zaman fosfat akseptorundan məhrum olurlar və tənəffüs zəifləyir. Çans və Qess (Chance, Hess, 1956) güman edirdilər ki, Krebs trieffekti tənəffüs və qlikoliz arasında ADP uğrunda gedən rəqabətlə izah oluna bilər. Digər alimlər (Gatt, Racker, 1959) aşkar etdilər ki, qlikoliz və tənəffüs arasında rəqabət mühitdə adeninnukleotidlərin limitləşdirici qatılığı olduqda yaranır.

## **EKSTREMAL DUZLULUQ ŞƏRAİTİNDƏ BİTKİLƏRİN KÖK SİSTEMİNDƏ TƏNƏFFÜSÜN PENTOZOFOFAT YOLUNUN EFFEKTİVLİYİNİN TƏDQIQI**

Ali bitkilərdə qlükozanın oksidləşməsinin pentozofosfat yolu çox əhəmiyyətlidir. Bir sıra amillərin (zəhərlər, yoluxma, infeksiya, duzluluq) təsiri altında bu yolun əhəmiyyəti artıb-azala bilər. Apotomik oksidləşmə yalnız oksigenin mövcudluğu şəraitində mümkündür. Bu zaman heksozomonofosfatsiklilə anaerob qlikoliz arasında heksozayagörər rəqabət yaranır. Əgər qlikoliz tamamilə anaerob şəraitdə gedirsə, heksozomonofosfatsiklilə anaerob oksigenini ştirakiləyir. Bu heksozomonofosfat yolundakı dehidrogenazların NADPH-m oksigenini ştirakiləyən oksidləşmə sürəti ilə əlaqədardır.

Heksozoların oksidləşməsinə görə apotomiyə ilə dixotomiyə arasında rəqabət təbaxmayaraq, onların ümum xüsusiyyətləri dəvardır. Məsələn, qeyri-üzvi fosfat və ADP çatışmadıqda hər iki prosesin fəallığı azalır. Bu iki proses, yəni anaerob qlikoliz və heksozomonofosfat tsiklləri antaqonistdirlər. Qlikolitik tsiklin reaksiyasının sürətinin artması apotomik yolun reaksiyalarının sürətinin azalmasına gətirib çıxarır (Гончарик, 1968; Медведьев, 2012). Qeyd etmək lazımdır ki, tənəffüs substratının oksidləşməsinin qlikolitik yoldan apotomik yola keçməsi və əksinə, 3-fosfoqliserin aldehidi və həmçinin, qlükoza-6-fosfatın səviyyəsində baş verə bilər (Себе-

пин, 2004). Onlara məxsus olan həyat tərziləri ilə və ekstremal şəraitlərin tez-tez və uzunmüddətli təsiri ilə əlaqədar olaraq, bitkilərdə bioloji oksidləşmənin alternativ yolları mürəkkəb xarakter daşıyır. Tənəffüs substratının oksidləşməsinin müxtəlif yollarının nisbətində duzların təsiri haqqında məsələ bitkilərin mineral qidalanmasının vacib problemlərindən biridir.

Aldığımız nəticələrdən aydın olur ki, sistemə  $10^{-3}$  M qlükoza-6-fosfat daxil edilməsindən sonra oksigenin udulmasının intensivləşməsi baş verir. Qlükoza-6-fosfat daxil edildikdən sonra oksigenin udulmasının güclənməsinə önəmli əhəmiyyətə malikdir, qlükoza-6-fosfat bioloji oksidləşmənin əsas substratlarından biridir və normada cücərtilərin tənəffüsünün güclənməsinə imkan yaradır (Patil, Vora, 1996; Абдыев, Касумов, 2011). Qlükoza-6-fosfatın təsiri 30-40 dəqiqə sonra sistemə  $10^{-2}$  M limon turşusu daxil edilir. Aşkar olunmuşdur ki, sistemə  $10^{-2}$  M limon turşusunun əlavə edilməsi buğda cücərtiləri tərəfindən oksigenin udulmasını xeyli dərəcədə gücləndirir.

Limon turşusu üzvi turşular kimi oksigenin udulmasını artırır.

Məlumdur ki, duzların uzun müddətli təsiri tənəffüsün intensivliyini zəiflədir. Lak tənəffüsün intensivliyinin bu cür zəifləməsinin ilkandan, yaxud uzun müddətli təsirdən olmasının faktını aşkar etmək üçün tədqiqat aparılıb. Buğda toxumları  $50 \text{ mM NaCl}$  məhlulundaisladılıb və cücərtilər 5 sutka müddətində fasiləsiz duz məhlullarında saxlanılmışdır. Bundan sonra cücərtilər suya keçirilmiş, müəyyən vaxtdan sonra sistemə limon turşusu və qlükoza-6-fosfatı daxil edilmişdir.

Bu halda limon turşusu cücərtilər tərəfindən oksigenin udulmasını tormozlayır. Limon turşusunun təsiri altında oksigenin udulmasının sürətinin azalması, çox güman ki, onunla əlaqədardır ki, cücərtilər uzun müddət duzların təsirinə məruz qalmışdılar, buna görə də kök sisteminin toxumalarında aerob və anaerob qlikoliz güclənməyə başlamışdır (Абдыев, Касумов, 2011). Qlikolizin tənzimləyici effektorları fosfoenolpiroüzm turşusu, fosfat, fruktoza-1,6-difosfat və üç karbon turşular tsiklinin metabolitlərindən biri – sitrat kimi birləşmələrdir (Медведьев, 2012).

Limon turşusunun təsiri 30-40 dəqiqədən sonra sistemə  $10^{-3}$  M qlükoza-6-fosfat daxil edilmişdir. Sistemə qlükoza-6-fosfatın əlavə edilməsi limon turşusunun inhibirəedici təsiri azaldır və oksigenin udulmasını artırır. Qlükoza-6-fosfatın əlavə edilməsindən sonra cücərtilər tərəfindən oksigenin udulmasının sürətlənməsi oksidləşdirici proseslərin heksozomofosfat istiqamətdə dəyişməsinə təsdiq edir.

Qlikolitik yolun reaksiyalarının sürətinin artması apotomik reaksiyalarının sürətinin azalmasına gətirib çıxarır. Bitkilərdə qlükozanın oksidləşmə yollarının nisbətində xarici şəraitlər, o cümlədən duzlaşma təsir edir (Munns, 2002; Касумов, Абдыев, Мустафаев, 2004).

Duzların təsirindən sonra qlikolitik yolun güclənməsi başlanğıc substratın, yəni qlükoza-6-fosfatın azalmasına səbəb olur. Deməli, metabolitin (qlükoza-6-fosfatın) miqdarının azalması oksidləşdirici yolu pentozofosfat istiqamətində dəyişir. Məlumdur ki, metabolitin qatılığı  $K_m=10^{-3}$  M bərabər olanda qlikolitik yol fəaliyyət göstərir, metabolitin qatılığı  $K_m=10^{-4}-10^{-5}$  M bərabər olanda pentozofosfat tsiklifəaliyyət göstərir (Qasimov, 2008). Beləliklə, qlükozanın bu və ya digər yolla oksidləşməsi substratınmiqdarından asılıdır və metabolit səviyyəsində tənzimlənilir (Murillo-Amador, et al., 2007)

Energetik cəhətdən az effektivli alternativ yol (AY) mühitin müxtəlifşəraitlərindən hüceyrə homeostazını və bitkilərin fəaliyyətini saxlayan spesifik mexanizmdir. Alternativ yolun fəaliyyətə başlaması bitki orqanizminin adaptiv imkanlarını genişləndirir, böyümənin saxlanmasına və stressdən müdafiəyə imkan verir. Bitkilərdə tənəffüs və tənəffüs yollarının nisbəti obyektədən, onun funksional vəziyyətindən, xarici amillərin təsirinin müddətindən və qüvvəsindən asılı olaraq dəyişir. AY-un çoxfunksionallığı haqqında fikir irəli sürülmüş və eksperimentlərdə öz təsdiqini tapmışdır (Лю, Ши, Бай, 2007). Lakin bitkilərin ontogenezinin ilkmərhələlərində qlikolizin terminal fazasında (enolaza səviyyəsində) duzların təsirikifayət qədər öyrənilməmişdir. Bu da duzlaşma zamanı ekzogen  $NADP \cdot H_2$  mövcudluğunda buğda cücərtilərinin tənəffüs aktivliyinə natrium flüoridin təsirininxüsusiyyətlərinin aydınlaşması üçün bir sıra eksperimentlərin aparılmasına səbəbolmuşdur. Bizim tərəfimizdən normada və duzlaşma şəraitində  $NADP \cdot H_2$ -in təsiri zamanı buğda cücərtilərinin kökləri ilə oksigenin udulması öyrənilmişdir. Təcrübələr göstərmişdir ki, sistemə 0,4 mM  $NADP \cdot H_2$  daxil edilməsindən sonra oksigenin udulmasının sürətlənməsi təxminən 20% təşkil edir.  $NADP \cdot H_2$  təsirindən 40-50 dəqiqə sonra sistemə 10 mM NaF daxil edilmişdir. Aşkar olunmuşdur ki, natrium flüoridin əlavə edilməsi oksigenin sürətlənməsinin qarşısını alır. Bu zaman oksigenin udulması nisbətən azalır (~6%). Bu təcrübə əks qaydada aparılmışdır; əvvəl NaF, sonra  $NADP \cdot H_2$ -nin təsiri öyrənilmişdir. Bu halda NaF oksigenin udulmasını nisbətən azaldır (~12%),  $NADP \cdot H_2$  əlavə edilməsi onun inhibirəedici təsirini aradan qaldırır və kontrolla müqayisədə oksigenin udulmasını 13% artırır.

Sonrakı eksperimentlərdə buğda cücərtilərinin kök sistemləri duzların

uzunmüddətli təsirinə məruz qoyulmuşdur. Bu məqsədlə buğdanın toxumları 60 mM NaCl isladılmış və cücərtilərin kökləri 6 sutka müddətində duz məhlulunda fasiləsiz saxlanılmışdır.

Qeyd etmək lazımdır ki, əvvəlki tədqiqatlarda aşkar edilmişdir ki, duzlaşma şəraitində aerob qlikoliz güclənir (Абдыев, Касумов, 2008). Duzlu şəraitdə becərilən bitkilərdə tənəffüsün qlikolitik və pentozofosfat yollarının nisbətinin dəyişməsinə müqayisəli tədqiq etmək üçün, yollardan biri spesifik inhibitorla tam inhibirə edilmişdir.

Qlikolitik yolun payı qlikolizin fermenti olan enolaza fermentisəviyyəsində onun natrium flüoridlə tormozlanma vasitəsilə təyin edilir. Floridləenolazanın aktivliyinin tormozlanması maqnezium-flor-fosfat kompleksinin əmələgəlməsi ilə izah olunur, bu kompleks fermentlə birləşir və onun normal aktivatorunu  $Mg^{2+}$  ionlarını aradan götürür (Рубин, Ладыгина, 1974). Sistemə natriumflüoridin əlavə edilməsi bitkilərin tənəffüsünü zəiflədir (~35%).

Natrium flüoridlə oksigenin udulmasının azalması, güman ki, onunla bağlıdır ki, enolazadan başqa natrium flüorid yalnız qlikolizin yox, həm də pentozofosfat tsiklinin inqibitoru olaraq qlükoza-6-fosfatdehidrogenaza fermentinə də inhibirəedici təsir göstərir (Srivastava, et al., 2007).

Qlikolitik yolun bağlanmasıdan sonra, sistemə  $NADP \cdot H_2$  əlavə edilməsinə natrium flüoridin inhibirəedici təsirini aradan qaldırır və kontrollu müqayisədə oksigenin udulmasını təxminən 14 % artırır.

Güman etmək olar ki, duz məhlulunda uzun müddət saxlanılan cücərtilər tərəfindən oksigenin udulmasının kəskin sürətlənməsi  $NADP \cdot H_2$  əlavə edilməsindən sonra oksidləşdirici proseslərin heksozamonofosfat yolu istiqamətinə keçməsinə təsdiq edir.

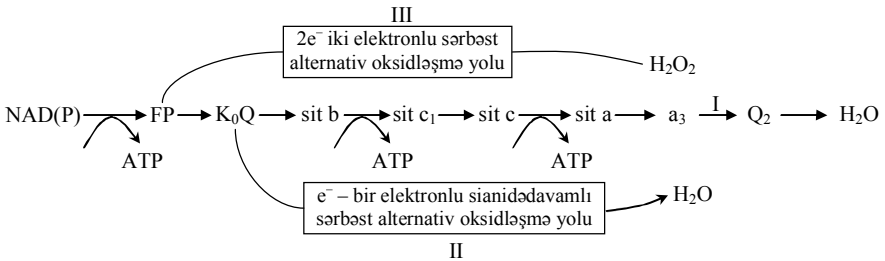
Butəcrübəəksqaydada da aparılmışdır. Əvvəl  $NADP \cdot H_2$ , sonra  $NAF$ -in təsiri öyrənilmişdir.  $NADP \cdot H_2$ -nin əlavə olunması tənəffüs sürətləndirir. Bu halda müşahidə etmək çətin deyildir ki, natrium flüoridin daxil edilməsi oksigenin udulmasını təxminən 11% azaldır. Çox güman ki, bu pentozofosfat tsiklinin oksidləşdirici fazasının fermentlərinin-qlükoza-6-fosfatdehidrogenazanın və 6-fosfoqlükonatdehidrogenazanın aktivləşməsi ilə bağlıdır ( $NADP$  onların kofermentidir), onun birlikdə təsiri nəticəsində qlükoza-6-fosfat oksidləşdiricidə karboksilləşməyə məruz qalır və ribuloza-5-fosfata çevrilir, burada  $CO_2$  ayrılır. Bureaksiyalarda əlavə məhsul kimi  $NADP \cdot H$  sintez olunur. Bundan başqa, sistemə  $NADP \cdot H_2$  daxil edilməsi mitoxondrilərin END işini bərpa etməyə imkan verir, bu dəreparasiya proseslərinin gedişinə imkan yaradır. Bitkilərin mitoxondriləri elektron daşınmasının yüksəkşaxəli dövrəsinə malikdirlər, bu da sitozol və matrisa

NADP-H oksidləşməsivaxtı yüksək çevikliyini təmin edir. Əksər orqanizmlərdə aşkar edilmiş elektronlaşınmasının universal dövrəsindən başqa, bitkilər dövrənin birinci hissəsində alternativ NADP-H və dövrənin sonuncu hissəsində ikinci oksidazalara, alternativ oksidazalara malikdir (Rasmusson, et al., 2004).

## DUZLULUQ ŞƏRAİTİNDƏ BİTKİ KÖKLƏRİNDƏ VƏ TƏCRİD EDİLMİŞ MİTOXONDRİLƏRDƏ ELEKTRON NƏQLİYYAT DÖVRƏSİNİN (END) FUNKSIONAL VƏZİYYƏTLƏRİNİN VƏ BİOLOJİOKSIDLƏŞMƏNİN ALTERNATİV YOLLARININ MÜQAYİSƏLİ TƏDQIQI

Məlumdur ki, bitki hüceyrələrinin mitoxondrilərinin END heyvan hüceyrələrinin mitoxondrilərinin END-ndən fərqli olaraq, enerji toplanması ilə əlaqəli olmayan alternativ oksidləşmə yolunun fermentlərinə malikdir (Берцова и др., 2004).

Bitkilərdə heyvanlarla müqayisədə tənəffüs dövrəsinin alternativ yolları daha çoxdur və onları, əsas etibarilə aşağıdakı kimi qruplaşdırmaq olar (şəkil 3):



**Şəkil 3.** Bitki hüceyrələrində tənəffüs dövrəsinin alternativ yolları

1. ATP-in sintezi ilə əlaqədar olan yol – fosforlaşdırıcı oksidləşdirici;
2. Sianidə davamlı alternativ yol;
3. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-nin əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunan alternativ yol.

Qeyd etmək lazımdır ki, ekstremal duzluluq şəraitində intakt bitki köklərində və təcrid olunmuş mitoxondrilərdə tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsinin komponentlərinin funksional vəziyyətinin müqayisəli tədqiq olunması fizioloqlar qarşısında duran mühüm problemlərdən biridir.

Buğda cücərtiləri köklərində oksigenin udulmasının tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsinin (END) ATP-in sintezi ilə müşayiət olunan

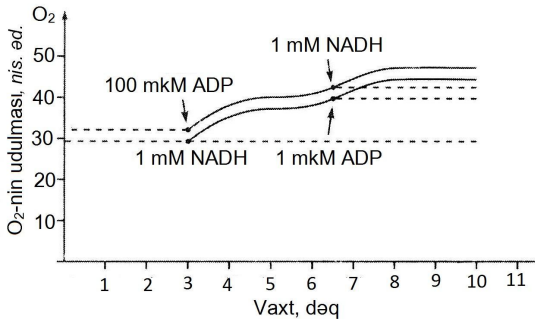


yolunun normal fəaliyyətini müəyyən etmək məqsədi ilə sistemə 100 mK ADP və 1M limon turşusu əlavə olunmuşdur. Göründüyü kimi suda saxlanılan buğda cücərtilərini kök sisteminə ADP əlavə olunduqda O<sub>2</sub>-nin udulması xeyli sürətlənir. Lakin 1 M limon turşusu əlavə olunduqda bu prosesi daha kəskin sürətləndirir. Bu, tənəffüsün END-nin normal funksiyasını bildirir. Belə vəziyyətdə üç – NAD→FP, sit b→sit c<sub>1</sub> və sit c→sit a sahələrdə ATP sintez olunmaqla, sonda həm də birelektronlu daşınma nəticəsində H<sub>2</sub>O əmələ gəlir.

Bundan əlavə, intakt bitki cücərtilərində tənəffüsün END-də oksidləşmə ilə fosforlaşmanın müştərək əlaqəsinin möhkəmliyini müəyyən etmək üçün sistemə ADP və NADH əlavə olunmuşdur. Kök sisteminə 100 mK ADP əlavə olunduqda tənəffüsün sürətlənməsi müşahidə olunmuşdur. Bundan sonra sistemə 1 M NADH əlavə olunur ki, bu da bitki kökləri tərəfindən oksigenin udulmasını daha da sürətləndirir. Belə nəticəyə gəlmək olar ki, oksidləşmə fosforlaşma ilə əlaqəli olmuşdur. Bunu mühitə fosfatın akseptoru olan ADP-in əlavə olunması və əlavə olunanın tükənməsindən sonra azalması Çansa (Chance, 1956) görə tənəffüs nəzarətinin olmasını sübut edir (şək. 4).

Alınan nəticələr tənəffüs dövrəsinin 2-ci, 3-cü (aktiv vəziyyət) və 4-cü vəziyyətlərinə uyğun gəlir.

Bitki köklərində tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsində duzların (NaCl, KCl) təsirindən oksidləşmənin fosforlaşmadan ayrılması qeyd olunmuşdur. Oksidləşmənin fosforlaşmadan ayrılmasında əsas rolu anion və ya kationun oynamasını aydınlaşdırmaq üçün izoanion xlorid duzlarından (AlCl<sub>3</sub>, MgCl<sub>2</sub>, FeCl<sub>3</sub> və CaCl<sub>2</sub>) istifadə edilmişdir. Alınan nəticələrdən aydın olur ki, sistemə yuxarıda adları çəkilən duzların əlavə olunması bitki kökləri tərəfindən O<sub>2</sub>-nin udulmasını azaltmışdır.



**Şək. 4.** Buğdakökləri tərəfindən NADH və ADP-in ardıcıl təsir zamanı oksigenin udulma kinetikasi

Qeyd etmək lazımdır ki, duzların təsirindən 30-40 dəqiqə sonra sistemə 100 mkM ADP-in əlavə olunması duzların mənfi təsirini aradan qaldırmış və O<sub>2</sub>-nin udulmasını artırmışdır. Beləliklə, ADP-in akseptor təsiri meydana çıxmışdır. Təcrübəni əks istiqamətdə, yəni sistemə 100 mkM ADP əlavə etdikdə O<sub>2</sub>-nin udulması sürətlənmiş, ADP-dən sonra sistemə AlCl<sub>3</sub>, MgCl<sub>2</sub>, FeCl<sub>3</sub> və CaCl<sub>2</sub>-in əlavə olunması zamanı bitki köklərində O<sub>2</sub>-nin udulması zəifləmişdir. Lakin FeCl<sub>3</sub>-ün təsirindən başqa mənərə alınır. Belə ki, sistemə 30 mM FeCl<sub>3</sub> əlavə etdikdə oksigenin udulması sürətlənmişdir. Belə güman etmək olar ki, dəmir sitoxrom sisteminin tərkibinə daxil olaraq oksigenin udulmasını artırır. Qatılığı artırıqda isə oksigenin udulması zəifləmişdir. FeCl<sub>3</sub>-ün təsirindən sonra sistemə 100 mkM ADP-in əlavə olunması duzların mənfi təsirini aradan qaldırır və O<sub>2</sub>-nin udulmasını artırır. Beləliklə, bitki köklərində tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsində oksidləşmənin fosforlaşmadan ayrılmasında əsas rol kationların (Na<sup>+</sup> və K<sup>+</sup>) oynadığı bir daha sübut edilmişdir.

Məlumdur ki, NAD·H və NADP·H hüceyrədəyüksəkenerjiliuniversalreduksiyaediciagentlərdir.

Hüceyrədəbaşverənçoxluanabolikprosesləronlarınköməyiiləbaşverir(Broadley, White, Hammond, 2008; Fanhenstich, Saiqo, Andreo, et. al, 2008; Mariel, Wheeler, Arias et. al, 2008). NAD·HvəNADP·Hhüceyrədəreduksiyaetməfəallığınıformalaşdırır. Odur ki, təcrübələrdə tənəffüsün END-nin funksional fəallığının normal olmasını yoxlamaq üçün sistemə ekzogen şəkildə NAD·HvəNADP·H-in əlavə edilmişdir. Alınanöticələrdəndaydınolmuşdurki, sistemə 1 mM NAD·HvəyaNADP·Həlavəetdikdəbuğdacüçertilərətəfindənoksigeninudulması sürətlənir.

Aşkarolunmuşdurki, NAD·H-ıntəsirindənNADP·H-anisbətənoksigenin udulması daha kəskin artmışdır.

Sonrakitədqıqatlardabuğdatoxumları (25-50 mM) NaCl-dəislədilmişvə 6 günfasiləsizduzməhlullarındasaxlanılmışdır.

Bundansonrabitkiköklərisuyakeçirilmişvəsistemə 1 mM NAD·Həlavəolunmuşdur. Aydınolmuşdurki,

NAD·Hoksigeninudulmasınısürətləndirir.

Duzlarınuzunmüddətlitəsirizamanıtənəffüsünelektronəqliyyatdövrəsini nəksərkomponentlərioksidləşmişvəziyyətəkeçir.

Onagörədətənəffüsubstratlarınınmiqdarıkəskinazalır.

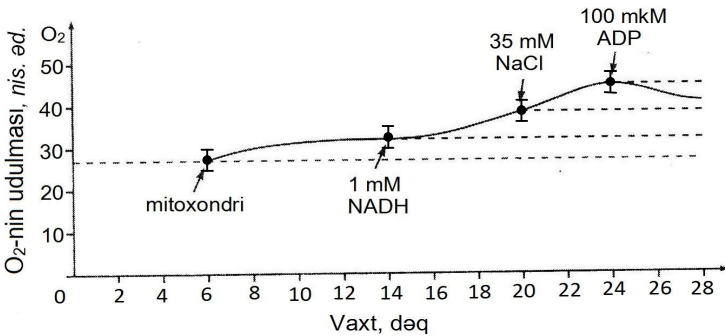
1mMNAD·Həlavəolunduqdebitkiköklərətəfindənoksigeninudulmasıartır, lakontrolvariantınanisbətənarntmaazolur

Tənəffüsün elektron daşınmasının sitoxrom yolunun inhibitorlarının ardıcıl əlavə olunmasının təsirinin öyrənilməsi zamanı aşkar olunmuşdur ki, onların funksiyası tamamilə bitki mitoxondrilərində elektron nəqliyyat dövrəsinin quruluşu haqqında mövcud olan müasir təsvürlər çərçivəsindədir (Войников и др., 2006). Həqiqətəndə, tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsinin birinci seqmentinin inhibitoru olan rotenonun əlavə olunması mitoxondrilərdə tənəffüsün oksigenin udulmasının azalmasına səbəbolur, bundan sonra mitoxondrilərdə sitoxrom səviyyəsində III kompleksdə elektronların əsas sitoxrom yolu ilə daşınmasını inhibirləşdirən antimitisin A-nin əlavə olunması mitoxondrilərdə tənəffüsün oksigenin istifadəsinin azalmasını sürətləndirir. Mitoxondrilərə 1 mM NAD<sup>+</sup>·H-nin əlavə olunması dən sonra oksigenin udulmasının sürətlənməsinə göstərir ki, elektronlarında şınmaz əncirinin IV və III komplekslərində mitoxondrial oksidləşmənin blokada olunması, reduksiya edici kvivalentlərin oksigenə ötürülməsinin alternativ yollarının fəaliyyətə başlaması hesabına olur.

Aşkar olunmuşdur ki, sistemə 1 mM sitoxrom səviyyəsində tənəffüs dövrəsinin dördüncü seqmentinin inhibitoru KCN-in əlavə olunması zamanı mitoxondrilərdə tənəffüsün oksigenin udulması azalır, lakin 1 mM NADH-nin əlavə olunması oksigenin udulmasının azalmasını əinki aradan qıldırır, hətta artırır. Bizim fikrimizcə, oksigenin udulmasının sürətlənməsi rotenon, antimitisin və sianidə davamlılıqla voproteidin hesabına baş verir. E.В.Гармаш (2010) energetik hətdənəz effektiv olantənəffüsün alternativ yollarının (AY) öyrənilməsini (sianidə davamlı), karbohidratların çevrilməsinin tənəffüs metabolizmində təmin edilməsini, elektron nəqliyyat dövrəsində oksidləşdirici reduksiya edici balansın saxlanmasını, kontrol davə stress zamanı oksigenin aktiv formalarını toplanmasının əzarət olunmasının öyrənilməsi üçün əsas məsələləri formalaşdırmışdır. Aldığınəticələr əsasında göstərmişdir ki, bitkilərdə tənəffüs və tənəffüs yollarının nisbəti obyektədən, onun funksional vəziyyətindən, ətraf mühit amillərinin təsiri müddətindən və gücündən asılı olaraq variasiya olunur. Belə nəticəyə gəlmək olar ki, alternativ yolların qoşulması bitki orqanizmində adaptasiya imkanlarını genişləndirir, böyümənin stabil qalmasına və stressdən müdafiə olunmasına səbəbolur.

Tənəffüsünidarəolunmamexanizmlərivəapoptozproseslərindəfotosintezvə tənəffüsünqarşılıqlıəlaqəsininsaxlanmasındaalternativyoluñştirakımüzakirəolunub.

Müəyyənolunmuşdurki, sisteməardıcılolarəqNAD·H, ADPvəNaCl-inəlavəolunmasızamanimitoxondrilərdəO<sub>2</sub>-ninudulması sürətlənir. Butəcrübəəksistiqamətdədəparılmışdır. NAD·Hvəduzlarıntəsiriiləmitoxondrilərdəoksigenin udulmasınınstimullaşdırılmasındansonrasistemə 100 mkMqatılıqdaADPəlavədilmişdir. Aşkarolunmuşdurki, NAD·HvəduzlarıntəsirindəsonrasisteməADP-inəlavəolunmasıbuprosesibirqədərinhəbirləşdirirki, budaADP-inqeyri-akseptor funksiyası iləəlaqədarır. Buəffektəhəmçininduzlarıntəsiriiləoksidləşdiricifosforlaşmanınayrılmasınınmüəyyənətməküçün istifadə olunan kriteriyalardanbirihəsəbolunur (şəkil5).



**Şəkil 5.** İzolə olunmuşmitoxondrilərdəardıcılolarəqNAD·H, NaClvəADP-intəsirizamanioksigeninudulma kinetikasi

Bundanəlavə 5-günlükbuğdacüçərtilərəköklərindəvətəcrəd olunmuşmitoxondrilərdəNAD·H, NaClvə 2,4 DNF-inardıcılıtəsirlərizamanioksigeninudulmasıöyrənilmişdir.

MitoxondrilərtərəfindənoksigeninudulmasınınNAD·HvəNaCl-intəsiriiləstimullaşdırılmasındansonrasistemə  $5 \cdot 10^{-5}$  Mqatılıqlı 2,4 DNFəlavəolunmuşdur.

Müəyyənolunmuşdurki, duzlarıntəsirindəsonratənəffüsündinitrofenolləstimullaşdırılmaəffektivliyi şahidəolunmamışdır. Bununlayanaşısı, əvvəlcə 2,4 DNF, sonraiseduzuntəsiriöyrənilmişdirvəqeydolanmışdırki, buhaldaDNFəoksigeninudulmasürətininkəskinartmasınasəbəbolur, sisteməduzlarınəlavəolunmasıisəonunstimullaşdırıcıtəsiriniaradanqaldırır.

Duzlarınvəməxtəliffiziki-kimyəviəmillərintəsirizamanı 5-günlükkin-

taktbitkicücartiləriköklərində,

həmdəköksistemindəntəcridolunmuşmitoxondrilərtərəfindənoksisgeninudul masınadairalınannəticələrarasındaanalogiyanıolmasiaşkarolunmuşdur(şəki l 4,5).

Yuxarıda qeyd olunan üç sistemin fəaliyyəti hüceyrələrdə oksigenin parsial təzyiqindən (miqdarından) asılıdır, belə ki, oksidləşmə-fosforlaşma yolunda (I yol) sitoxromoksidaza terminal oksidaza kimi oksigenə görə olduqca yüksək hərisliyə (həssaslığa) malikdir (şəkil3). Odur ki, bu yol oksigenin aşağı parsial təzyiqində fəallaşa bilər. Oksigenin parsial təzyiqi artdıqca (ekstremal təsirlər zamanı) oksidləşdirici fosforlaşma yolu pozulduğundan tənəffüs dövrəsinin ikinci (II) – sianidə davamlı yolu fəallaşır, bunun da effektivliyi təxminən 90%-ə bərabər olur. Bu yolda oksidləşdirici fosforlaşmada olduğu kimi bir elektronlu daşınma nəticəsində su alınır, lakin ATP əmələ gəlmir. Bu yol orqanizm üçün təhlükə yaratmır. Beləliklə, hüceyrələrdə olan  $O_2$ -nin ümumi miqdarının 95%-i suya çevrilir. Lakin oksigenin parsial təzyiqi yüksək olanda I və II yol sıradan çıxdıqda III yol fəaliyyətə başlayır. Bu yolda iki elektronlu daşınma nəticəsində  $H_2O_2$  əmələ gəlir. Bu yolun I və II yola nisbətən oksigenə qarşı hərisliyi (həssaslığı) aşağıdır.

Orqanizm üçün bioloji oksidləşmənin iki elektronlu sərbəst oksidləşmə yolu daha təhlükəlidir.

I yolda tənəffüs dövrəsinə elektron daşınmasında NADP-dən oksigenə qədər bütün komponentlər ardıcıl iştirak etdiyi halda, II yolda sitoxrom b-dən oksigenə qədər olan komponentlər sıradan çıxdığı üçün (şək.3., sit c, a, a<sub>3</sub>) sianidə davamlı alternativ yol CoQ-dən başlanır.

Məlumdur ki, sitoxromoksidazadan fərqli olaraq, əlaqəli olmayan alternativ yol  $CoQH_2/CoQ$  nisbəti yüksək olanda fəaliyyətə başlayır (Van den Bergen et. al, 1994). Bu nisbət, adətən, tənəffüs dövrəsinin vəziyyəti 3-dən 4 vəziyyətinə keçən zaman artır ki, bu zaman da oksigenin bir elektronlu reduksiya reaksiyası yüksəlir.

III yol isə flavoproteid səviyyəsində başlanır. Məlumdur ki, flavo-proteidlər aerob dehidrogenazalar qrupundan olub, elektronları birbaşa və ya xüsusi sitoxromlar vasitəsi ilə oksigenə verir və bu zaman  $H_2O_2$  əmələ gəlir.  $H_2O_2$ -nin parçalanması nəticəsində sərbəst radikallar, o cümlədən  $OH^\bullet$  radikalı əmələ gəlir ki, bunun da yaşama müddəti çox qısa ( $10^{-8}$ - $10^{-9}$  san) olduğundan bütün komponentləri, o cümlədən DNT-ni oksidləşdirə bilər. Hüceyrənin bu prosesdən müdafiə olunma mexanizmi kimi mitoxondridaxili oksigenin miqdarının aşağı düşməsi və ya ubisemixinonun yaşama müddətinin azalması ola bilər (Skulachev, 1996).

Normal halda bitki orqanizmində də  $H_2O_2$  əmələ gəlir. Peroksidaza və katalaza fermenti  $H_2O_2$ -ni parçalayır. Bu zaman çətin oksidləşən bitki toxumaları oksigenlə təmin olunur.

Ekstremal təsirlər zamanı oksidləşdirici fosforlaşma yolunda oksidləşmə asanlıqla fosforlaşmadan ayrılır (Касумов 1975, Скулачев, 1996). Lakin, bu proses dönər xarakter daşıyır. Ümumiyyətlə, bu prosesin orqanizmdə istilik balansının tənzimlənməsində böyük əhəmiyyət var.

Təcrübələrimizdən ayın oldu ki, ekstremal şəraitdə, o cümlədən duzların təsirindən iki elektronlu sərbəst daşınma güclənir və ilk növbədə oksidləşdirici fosforlaşma yolu sıradan çıxır.

## **EKSTREMAL DUZLULUQ ŞƏRAİTİNDƏ BİTKİ TOXUMALARINDA FERMENTATİV AKTİVLİYİN TƏDQIQI**

**Duzluluq şəraitində arpa toxumlarının şişmə fazasında və 3-5 günlük cücərti köklərində ( $\alpha+\beta$ ) və  $\alpha$ -amilazanın aktivliyi.** Toxumların cücərmə prosesi çox fazalı olduğu üçün, toxumların şişmə fazasında ilkin fiziki-kimyəvi proseslərin duzların və mannitin (toksik və osmotik) təsirindən asılı olaraq öyrənilməsi böyük maraq doğurur. Bu məqsədə nail olmaq üçün arpa toxumlarında şişmə fazasında, 3-5 günlük cücərti köklərində normada və osmotik aktiv maddələrin, izoosmotik qatılıqlı duz məhlullarının təsiri zamanı ( $\alpha+\beta$ ) və  $\alpha$ -amilazanın aktivliyinin öyrənilməsi məsələsi qarşıya qoyulmuşdur.

Alınan nəticələrdən aydın olur ki, toxumların şişməsinin I fazasında (su ilə isladıldıqda) ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi cüzi miqdarda kontroldan fərqlənir. Toxumların 10 saat müddətində isladılma zamanı ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi, 1 saat isladılma ilə müqayisədə təxminən 6-7% artır. Bununla yanaşı birinci fazada (60 dəq. müddətində) ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi quru toxumlarla müqayisədə 1,5-2,0% artır.

Qeyd etmək lazımdır ki, üçüncü fazada ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi birinci faza ilə müqayisədə 34% artır. Arpa toxumlarında 1 saat müddətində duzların və mannitin təsirindən ( $\alpha+\beta$ ) və  $\alpha$ -amilazanın aktivliyi kontroldan demək olar ki, kəskin fərqlənmir.

Tədqiqatlar zamanı toxumların duzlarda (50-500 mM NaCl və  $Na_2SO_4$ ) 10 saat müddətində isladılma zamanı ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi kontrollə müqayisədə 7-10% azalır. Lakin mannitin izoosmotik məhlullarının təsiri ilə (2-23 atm) ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi cəmi 3% azalır.

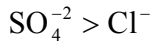
Alınan nəticələrdən aydın olur ki, şişmənin II fazasında  $\alpha$ -amilazanın aktivliyi I faza ilə müqayisədə bir qədər artır. NaCl,  $Na_2SO_4$  və mannitin

izoosmotik məhlullarının təsiri zamanı (2-23 atm)  $\alpha$ -amilazanın aktivliyi kontroldan fərqlənir.

Tədqiqatlarımızın nəticələri göstərir ki, şişmənin III fazasında ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi şişmənin birinci iki fazası ilə müqayisədə artır. Qeyd etmək lazımdır ki, 50-200 mM qatılıqlı NaCl-in təsiri zamanı ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi bir qədər artır. NaCl-in qatılığının sonrakı artımı (300-500 mM) zamanı fermentin aktivliyi xətti olaraq azalır. NaCl-dən fərqli olaraq  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  -ün təsiri zamanı (50-500 mM) ( $\alpha+\beta$ )-amilazanın aktivliyi kontroldan həmişə aşağı olur.  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ -ün qatılığının artması zamanı fermentlərin aktivliyinin azalması xətti xarakter daşıyır.

Toxumlarda mannitin və duzların izoosmotik məhlullarının təsirinin müqayisəli tədqiqi göstərir ki, fermentlərin aktivliyinə daha ciddi təhlükə duzların osmotik təsiri ilə yox (aşağı qatılıqlarda), ionların spesifik-toksiki təsiri zamanı yaranır.

Duzlu torpaqlarda toxum cücərmir. Bunun əsas səbəbi şişmə prosesi zamanı duzların təsirindən hidrolitik fermentlərin aktivliyinin kəskin azalmasıdır. Aydın olmuşdur ki, izokation duzlarını təsirindən arpa köklərində ( $\alpha+\beta$ ) və  $\alpha$ -amilazanın aktivliyi kəskin azalır. İstifadə olunan duzların ionları fermentlərin aktivliyini zəiflətməsi aşağıdakı ardıcılıqladır:



Yuxarıda qeyd olunanlardan aydın olur ki, duzların təsirindən fermentlərin aktivliyi kəskin azalır. Fikrimizcə burada əsas rolu duz məhlullarının ion qüvvəsi və aktivliyi oynaya bilər.

Aşkar olunmuşdur ki, NaCl və  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ -in müxtəlif qatılıqlarında ion qüvvələri və aktivliyi fərqlənir. Məlumdur ki,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ -in qatılığı artdıqca NaCl-a nisbətən ion qüvvəsi təxminən 3 dəfə artır. İon qüvvəsi artdıqca aktivlik əmsali azalmağa başlayır. Bundan əlavə,  $\text{Cl}^-$  ionunun aktivlik əmsali  $\text{SO}_4^{2-}$  ionuna nisbətən çoxdur. İon qüvvəsi artdıqca sulfat ionunun aktivlik əmsali xlor ionuna nisbətən sürətlə azalır. Aktivlik əmsalından ( $f_i$ ) fərqli olaraq ionların aktivliyi ( $a_i$ ) qatılıq artdıqca artır. Belə artım  $\text{Cl}^-$  ionunda özünü daha kəskin göstərir (təxminən 8 dəfə). Aktivlik əmsalının dəyişməsi ionun aktivliyinə və qüvvəsinə, ion qüvvəsi isə ferment-substrat kompleksinin [ES] dissosiasiyasına tormozlayıcı təsir göstərə bilər (Yədd, 1966).

## **DUZ STRESSİ ŞƏRAİTİNDƏ MƏDƏNİ BİTKİ CÜCƏRTİLƏRİNDƏ KATALAZA,PEROKSİDAZANIN AKTİVLİYİNİN VƏ HİDROGEN PEROKSİDİN MİQDARININ TƏYİNİ**

Qeyd etmək lazımdır ki, ekstremal duzluluq şəraitində bitki köklərində tənəffüs intensivliyinin xarakterini müəyyən etmək üçün tənəffüs dövrəsinin alternativ (paralel) yollarından birini təşkil edən peroksidaza və katalaza aktivliyinin və  $H_2O_2$ -nin miqdarının təyin olunması mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Ona görə də biz öz tədqiqatlarımızda ilk növbədə ekstremal duzluluq şəraitində bitkilərdə  $H_2O_2$ -nin miqdarını təyin etmişik. Müəyyən olunmuşdur ki, duzların qatılığını ( $NaCl$ ,  $Na_2SO_4$ ) artırıdığımızda, etiolə edilmiş arpa cücərtiləri köklərində  $H_2O_2$ -nin miqdarının artması xətti xarakter daşıyır.

Aldığımız maraqlı nəticələrdən biri də odur ki, oksidləşdirici-fosforlaşdırıcı yol sıradan çıxan kimi END-nin alternativ yollarından olan sianidədavamlı yol fəaliyyətə başlayır. Bu yolda da bir elektronlu daşınma sayəsində  $H_2O$  alınır. Bu yolun effektivliyi 90-95%-ə çatır, lakin bu yolda ATP-in sintezi getmir.

Duzların təsiri altında enerji açığı uzun müddət olduqda END-nin 2-ci alternativ yolu fəallaşır. Bu yol flavin fermentlərinin iştirakı ilə iş düşür və 2-elektronlu daşınma sayəsində  $H_2O_2$  əmələ gəlir. Yaranan  $H_2O_2$  mitoxondri membranlarının selektivliyini və keçiriciliyini xeyli dəyişdirir və nəticədə oksidləşmə və fosforlaşma proseslərinin əlaqəsi daha kəskin pozulur. Hüceyrələrdə toplanan  $H_2O_2$  2-ci alternativ yolda yerləşən (lokallaşan) ferment sistemləri – peroksidaza və katalaza vasitəsi ilə neytrallaşdırılır. Belə ki,  $H_2O_2$ -nin nisbətən aşağı qatılıqlarında ( $<10^{-9}$  M) peroksidaza vasitəsilə  $H_2O_2$ , su və atomar oksigenə parçalanır. Atomar oksigen isə çətin oksidləşən birləşmələrin asanlıqla oksidləşməsinə həyata keçirir.

Metabolitin ( $H_2O_2$ ) qatılığı artdıqda ( $>10^{-9}$  M) isə katalaza onu su və molekulyar oksigenə çevirməklə, oksigenlə çətin təmin olunan toxumaların (məsələn, lətli) normal funksiyalarına şərait yaradır.

Fikrimizi yekunlaşdıraraq qeyd etməliyik ki, ekstremal duzluluq şəraitində suyun, xlor ionunun udulması miqdarca kontrola nisbətən xeyli azalır, ATP-in sintezi zəifləyir, oksidləşmənin alternativ yolları fəallaşır.

## NƏTİCƏLƏR

İlk dəfə olaraq, ekstremal duzluluq şəraitində toxumlar, cücərtilər və mitoxondrilər səviyyəsində suyun və  $Cl^-$  ionlarının udulma qanunauyğunluqları, tənəffüsün END-nin funksional vəziyyətləri, həmçinin də alternativ yollarının effektivliyi və fermentativ aktivlik kompleks halında tədqiq edilmiş və aşağıdakı ümumi nəticələr alınmışdır:



1. Müəyyən olunmuşdur ki, suyun bir- və ikiləpəli toxumlar tərəfindən udulması, onların bioloji spesifikliyindən, taksonomiyasından (növlər, fəsilələr və s.) asılı olmayaraq kinetik baxımdan adekvat xarakter daşıyır və üçfəzalı əyri ilə səciyyələnir. Suyun udulmasına görə bitki toxumları (bir- və ikiləpəli) arasındakı fərq yalnız miqdarı cəhətdəndir.

2. Kinetik əyriyə hiherbola xarakteri toxumlar tərəfindən suyun udulmasının mürəkkəb proseslər kompleksindən ibarət olduğunu sübut edir. Suyun udulmasının kinetik əyriyə udulmada sadə diffuziyanın yox, asanlaşmış diffuziyanın mühüm rol oynadığını göstərir.

3. Bitki cücərtilərinin kök sistemi tərəfindən  $Cl^-$  ionlarının udulması kinetikasına görə ikikomponentli eksponensial əyri ilə ifadə olunur və bu prosesdə ikinci tərtib reaksiyalar limitləşdirici rol oynayır. Bitkilərin kök sistemində  $Cl^-$  ionlarının udulması zamanı digər ionlarla –  $Br^-$ ,  $J^-$ ,  $NO_3^-$  antaqonist münasibətlərin olması da müəyyən edilmişdir.

4. İlk dəfə olaraq ekstremal duzluluq şəraitində intakt bitki cücərtiləri köklərində Krebs trieffektinin tədqiqinə dair tədqiqatlar aparılmışdır. Aşkar olunmuşdur ki, duzların təsirindən sonra tənəffüs substratı kimi qlükozanın sistemə daxil edilməsi aerob qlükolizin sürətlənməsinə səbəb olur ki, bu da Krebs trieffektini kimi meydana çıxır.

5. İlk dəfə olaraq təcrid olunmuş mitoxondriyə və intakt cücərtilərlə aparılan tədqiqatlar, duzların ( $NaCl$ ,  $KCl$ ,  $FeCl_3$ ,  $MgCl_2$ ,  $AlCl_3$ ,  $Na_2SO_4$ ) təsiri altında tənəffüsün elektron nəqliyyat dövrəsində oksidləşmə və fosforlaşmanın bir-birindən ayrılmasında yalnız birvalentli ionların ( $Na^+$ ,  $K^+$ ) həlledici rolunu sübut edir.

6. Ekstremal duzluluq şəraitində bitki köklərindən təcrid olunmuş mitoxondriyədə və intakt cücərtilərdə bioloji oksidləşmənin (tənəffüsün) alternativ yollarının effektivliyi öyrənilmişdir. Aşkar olunmuşdur ki, tənəffüsün END-də oksidləşdirici-fosforlaşdırıcı yolun fəaliyyəti pozulur və ATP-nin sintezi dayandığından «enerji aclığı» yaranır. Bu halda bioloji oksidləşmənin 1-ci alternativ yolu, ekstremal təsir uzunmüddətli olduqda isə 2-ci alternativ yol fəallaşır.

7. Tənəffüsün END-nin oksidləşdirici-fosforlaşdırıcı yolunda ATP və  $H_2O$  əmələ gəlir, 1-ci alternativ yolda yalnız  $H_2O$ , 2-ci alternativ yolda isə ancaq  $H_2O_2$  toplanır. 1-ci və 2-ci alternativ oksidləşmə yollarının effektivliyi, mitoxondriyə daxilindəki oksigenin parsial təzyiqi (miqdarı) ilə tənzim olunur. Belə ki, oksigenin ən aşağı qatılıqlarında ATP-nin sintezi ilə, həmçinin də  $H_2O$ -nin əmələ gəldiyi əlaqəli (müştərək) yol həlledici rol

oynayır, çünki bu yolun terminal sahəsində yerləşən sitoxromoksidaza (sita+sita a<sub>3</sub>) bitki oksidazaları içərisində oksigenə qarşı ən həssasdır. Oksigenin parsial təzyiqi yüksəldikdə, əvvəlcə 1-ci alternativ yol, daha yüksək olduqda isə 2-ci alternativ yolun effektivliyi meydana çıxır.

8. Yüksək duzluluq şəraitində toxumalarda toplanan H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, bioloji oksidləşmənin 2-ci alternativ yolunda yerləşən peroksidaza və katalaza vasitəsilə neytrallaşdırılır. Bu proses hüceyrələrdə avtotənظیمlənmənin metabolitləolan mexanizminə əsaslanır. Belə ki, metabolitin (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) miqdarı 10<sup>-9</sup> M-dan az olduqda peroksidaza onu H<sub>2</sub>O+atomar oksigenə, metabolitin miqdarı 10<sup>-9</sup> M-dan çox olduqda isə katalaza ilə H<sub>2</sub>O+O<sub>2</sub>-yə parçalanır.

9. Toxumların şişmə prosesindəmannitin və duzların izoosmotik məhlullarının təsirinin müqayisəli tədqiqi göstərir ki, (α+β) və α-amilazanınaktivliyinin kəskin azalması duzların osmotik təsiri ilə yox (aşağı qatılıqlarda), ionların spesifik-toksiki təsiri ilə əlaqədardır.

## TÖVSIYƏLƏR

1. Bitkilərin kök sisteminin reduksiyaetmə aktivliyinin təyini metodu bitkilərin duzadavamlılığını müəyyən etmək üçün ekspress bioloji test kimi istifadə oluna bilər.

2. Toxumları əvvəlcədən 10<sup>-3</sup> M H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> və 10<sup>-3</sup> KMnO<sub>4</sub>məhlullarında işlədikdə (15-16 saat) şoranlıq şəraitində cücərmə faizini, cücərmə enerjisini, cücərtilərin kök sisteminin, yerüstü hissəsinin nisbi böyümə və inkişaf proseslərini artırmaq mümkündür.

3. Torpağın quru çəkisində duzun miqdarı 0,4-0,6% (orta duzluluq) olduqda mədəni bitkilərdən pambığın əkilməsi daha məqsədəuyğun sayıla bilər.

## Dissertasiya mövzusunə aid nəşr olunmuş elmi işlərin siyahısı

1. Абдыев В.Б. Ингибиторный анализ транспорта ионов  $Cl^-$  в клетках корневой системы ячменя / Тезисы в материалах респ. Научн. Конф. Молодых ученых по «Биологии клетки», Баку, 1989, с.3.
2. Абдыев В.Б., Абдуева С.М. Дыхательная активность корневой системы растений при засолении // Тем.сб: Физиолого-биохимические аспекты устойчивости растений. Баку, 1990, с.61-67.
3. Абдыев В.Б., Касумов Н.А. О двух компетентности кинетики транспорта ионов  $Cl^-$  клетках растений // Межвузовский сб.: «Мембранный транспорт и биоэлектрическая активность растений», Горький, 1990, с.38-43.
4. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мазанова С.Д. Об адаптационной перестройке на ранних этапах онтогенеза растений при экстремальном засолении / Тез.докл.в сб.: 75-летие БГУ, Баку, 1994, с.146-147.
5. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мазанова С.Д. Определение активности пероксидазы  $C_3$  и  $C_4$  растений при засолении / Тез.докл.в сб.: 75-летие БГУ, Баку, 1994, с.146-147.
6. Абдыев В.Б. Активность каталазы у  $C_3$  и  $C_4$  растений при засолении / В сб.: Растительный покров как компонент биосферы, Баку, 1996, с. 51.
7. Abdıyev V.B. Müxtəlif duzluluq şəraitində cücərdilmiş bitki köklərinə  $Cl^-$  ionlarının daşınma kinetikasi / «Hüceyrə biofizikası» elmi konfransının materialları, Bakı, 1996, s.41.
8. Abdıyev V.B. Duzluluq şəraitində arpa toxumalarının şişmə və cücərmə proseslərində  $\alpha$ -amilazanın aktivliyi / «Hüceyrə biofizikası» elmi konfransının materialları, Bakı, 1996, s.40.
9. Abdıyev V.B. Duzluluq şəraitində su və torpaq kulturasında becərilmiş bitkilərdə peroksidazanın aktivliyinin müqayisəli təyini / «Hüceyrə biofizikası» elmi konfransının materialları, Bakı, 1996, s.42.
10. Абдыев В.Б., Мазанова С.Д. Связь поглощательной и восстановительной активности корневой системы растений при засолении // Вестник Бакинского Университета №2, 1996, с. 66-72.
11. Абдыев В.Б. Активность ( $\alpha$ + $\beta$ ) амилаз и  $\alpha$ -амилазы семян ячменя в фазе набухания при засолении // I Съезд физиологов растений Азербайджана, Изда-во «Горгуд», Баку, 1997, с. 42-44.

12. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мазанова С.Д. Действие различных препаратов на некоторые физиологические процессы растений при засолении / *Azərbaycan xalq Cümhuriyyətinin 80 illiyinə həsr olunmuş elmi-konfransın materialları*, I cild, təbiət elmləri, Bakı, 1998, s.132-133.
13. Abdiyev V.B., Mazanova S.D. The oxygen absorption by the plant roots under ab salinization conditions / *Материалы конференции кафедры биофизики и молекулярной биологии*. Баку, 1999, с.62.
14. Абдыев В.Б. Поглощения кислорода корнями проростков зерновых и масличных культур при засолении // *Вестник Бакинского Университета №4*, 1999, с. 81-87.
15. Абдыев В.Б. Влияние кинетина на поглотительную и дыхательную активность корневой системы ячменя / *Материалы научной конференции посвященной 80-летию БГУ*, Баку, 1999, с.172-173.
16. Kasumov N.A., Abdiyev V.B., Mustafaev S.I. Investigation of free radical oxidation processes in plants during salinization / *Second Balkan Botanical Congress*, Istanbul, Turkey, may, 2000, p. 168.
17. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Агаева Т.С. Кинетика поглощения воды в семенах пшеницы и гороха / *«Biologiyanın müasir problemləri» mövzusunda elmi konfransın materialları*. Bakı, 2000, s.182.
18. Абдыев В.Б., Агаева Т.С., Касумов Н.А. Механизм поглощения воды семенами гороха и пшеницы при действии солей / *«Biologiyanın müasir problemləri» mövzusunda elmi konfransın materialları*. Bakı, 2000, s. 6-7.
19. Abdiyev V.B. Bitki köklərinə oksigenin udulmasının inhibitor analizi / *Müasir təbiətşünaslığın nəzəri və empirik metodlarının tətbiqi istiqamətləri*, Bakı, 2003, s. 11-13.
20. Abdiyev V.B., Qasimov N.A., Mazanova S.C. İzokation duzların təsirindən bitkilərdə ontogenezin ilkin mərhələlərində ( $\alpha+\beta$ ) və  $\alpha$ -amilazanın aktivliyinin tədqiqi / *Müasir təbiətşünaslığın nəzəri və empirik metodlarının tətbiqi istiqamətləri*, Bakı, 2003, s. 13-14.
21. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Алиева Г.Т., Абдуллаева Ш.Х., Джамалова Г.И. Изменение проницаемости клеточных мембран растений при действии АТФ и АДФ / *«Biologiyada inkişaf və müasirlik» mövzusunda respublika elmi-konfransının materialları*, Bakı, 2004, s. 166-167.
22. Касумов Н.А., Абдыев В.Б., Мустафаев С.И. Изучение эффекта Крэбтри в корнях растений при засолении // *Вестник Бакинского*

Университета, Баку, 2004, с. 67-71.

23. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Абдуева С.М., Абдуллаева Ш.Х. Поглощительная и окислительная активность этиолированных и зеленых проростков пшеницы при засолении / «Eksperimental biologiya və müasirlik» mövzusunda Respublika Elmi Konfransın materialları, Bakı, 2005, s. 105-106.
24. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мазанова С.Д. Поглощение кислорода изолированными митохондриями и корневой системой проростков пшеницы при засолении / «Eksperimental biologiya və müasirlik» mövzusunda Respublika Elmi Konfransın materialları, Bakı, 2005, s. 106-107.
25. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мазанова С.Д., Зейналлы С.А., Гасанова Э.М. Изучение некоторых физиологических процессов в корневой системе ячменя при действии цианистого калия / «Biologiya elmi nailiyyətləri» mövzusunda Respublika Elmi Konfransın materialları, Bakı, 2006, s. 97-98.
26. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мустафаев С.И., Абдуева С.М. Векторность и скалярность проникновения ионов  $Cl^-$  в растительную клетку / Современные проблемы адаптации и биоразнообразия Труды международной научной конференции, Махачкала, 2006, с. 69-70.
27. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мазанова С.Д., Неакцепторная роль АДР в дыхании растений при засолении / Современные проблемы адаптации и биоразнообразия: Труды международной научной конференции, Махачкала, 2006, с. 71-72.
28. Абдыев В.Б. Роль мембранных липидов и белковых компонентов в поглощении ионов хлора корневой системой ячменя // VII Международный Симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», 18-22 июня, Пушчина, Россия, Москва, том II, 2007, с. 23-26.
29. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мазанова С.Д., Абдуева С.М., Алиева Н.Ш. Механизм поглощения воды и активность ( $\alpha + \beta$ ) амилаз и  $\alpha$ -амилазы семян ячменя в фазе набухания при засолении / VII Международный Симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», 18-22 июня, Пушчина, Россия, Москва, том II, 2007, с. 26-28.
30. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Рзаев Г.А., Абдуллаева Ш.Х. Изучение некоторых физиологических процессов в корневой системе ячменя

- при действии 2,4 ДНФ / «Tətbiqi biologiyanın problemləri» mövzusunda Respublika Elmi Konfransın materialları. BDU, Bakı, 2007, s. 3-4.
31. Абдыев В.Б., Касумов Н.А., Мазанова С.Д., Исмаилова Г.Д., Ализаде С.Р. Изучение некоторых физиолого-биохимических процессов у этиолированных и зеленых растений / «Tətbiqi biologiyanın problemləri» mövzusunda Respublika Elmi Konfransın materialları. BDU, Bakı, 2007, s. 4-5.
  32. Abdiyev V.B. Etiolə edilmiş və yaşıl arpa cücərtilərində peroksidazanın aktivliyinə kadmiunun təsiri / Akademik Həsən Əliyevin 100 illikyubileyinə həsr olunmuş «Ekologiya: Təbiət və cəmiyyət problemləri» mövzusunda Beynəlxalq Elmi Konfransının materialları. BDU, Bakı, 2007, s.286.
  33. Абдыев В.Б., Касумов Н.А. Роль аэробного гликолиза в растительной клетке при экстремальном засолении / Актуальные проблемы биоэкологии. Сборник материалов Международной научно-практической конференции, 21-24 октября, Москва, 2008, с 77-78.
  34. Абдыев В.Б., Абдуева С.М., Рзаев Г.А., Гусейнова Г.А. Влияние препарата КН-1 на восстановительную активность корневой системы ячменя выращенных на засоленном фоне / Müasir təbiətşünaslığın nəzəri və empirik metodlarının tətbiqi istiqamətləri (II), Sumqayıt, 2009, s. 76-77.
  35. Abdiyev V.B., Mustafayev S.İ., Abdueva S.M., Babaşova N.F., Rzayev Q.Ə. NaCl duzluğu şəraitində buğda toxumlarının cücərmə prosesinin tədqiqi / BDU-nun 90 illikyubileyinə həsr olunmuş «Biologiyada elminailiyyətlər» mövzusunda Beynəlxalq Elmi Konfransının materialları. BDU, Bakı, 2009, s.3-4.
  36. Abdiyev V.B., Mustafayev S.İ., Abdueva S.M., Babaşova N.F. Noxud toxumlarının cücərmə prosesinə izokation duzlarını təsiri / BDU-nun 90 illikyubileyinə həsr olunmuş «Biologiyada elminailiyyətlər» mövzusunda Beynəlxalq Elmi Konfransının materialları. BDU, Bakı, 2009, s.4-5.
  37. Абдыев В.Б. Поглощение кислорода и ионов хлора корнями растений в условиях почвенного засоления / «Biologiyada elminailiyyətlər» mövzusunda Beynəlxalq Elmi Konfransının materialları. BDU, Bakı, 2009, s.404.
  38. Абдыев В.Б. Кинетика поглощения ионов хлора корнями ячменя при действии ингибиторов метаболизма // «Biologiyada elminailiyyətlər» mövzusunda Beynəlxalq Elmi Konfransının materialları. BDU,

Вакı, 2009, s.84.

39. Касумов Н.А., Абдыев В.Б., Мустафаев С.И., Таирли С.М., Мамедова Г.С. Поглощение ионов хлора растениями при сильной аэрации и освещения / Akademik A. Qarayevin anadan olmasının 100 illikyubileyin eñhəsrolunmuş «XXI əsr dəbiologiyasının aktual problemləri» mövzusunda Beynəlxalq Elmi Konfransının materialları. BDU, Bakı, 2010, s.298-300.
40. Абдыев В.Б. Поглощительная активность ионов (по хлору) одно и двудольных растений // Вестник Московского Государственного Областного Университета, серия «Естественные науки» №2, Москва, 2010, с. 22-27.
41. Абдыев В.Б., Касумов Н.А. Влияние лимонной кислоты на окислении глюкозо-6-фосфата в растениях // АМЕА-нин məğuzələri, Elm nəşriyyatı, №3, Bakı, 2011, s. 90-95.
42. Абдыев В.Б. Кинетика транспорта ионов  $Cl^-$  в корневую систему растений выращенных при разнокачественном заселении // Azərbaycan Pedaqoji Universitetinin xəbərləri, Bakı, 2011, №4, s. 63-66.
43. Абдыев В.Б., Касумов Н.А. Поглощение ионов хлора из раствора  $NaCl$  корневой системой ячмене при действии  $NaBr$  // Вестник Днепропетровского Университета, серия, биология, том 1, вып, 2011, стр.3-9.
44. Abdiyev V.B. Ayrı cücərtilərinin köklərində  $NaCl$ ,  $Na_2SO_4$  və  $NaHCO_3$  duzlarının  $\alpha+\beta$  və  $\alpha$ -amilazanın aktivliyinə təsiri // Azərbaycan Milli Elmlər Akademiyası Botanika İnstitutunun elmi əsərləri, Bakı, 2011, s. 359-363.
45. Abdiyev V.B., N.A.Kasumov. Kinetics of chloride ions absorption by Plant sprouts in the Presence of  $NaNO_3$ ,  $Ca(NO_3)_2$  and  $Na_2SO_4$  // International Network for natural sciences (InnsPub), Бангладеш, 2012, p. 46-50 Website [www.innsPub.net](http://www.innsPub.net).
46. Абдыев В.Б., Касумов Н.А. Влияние фтористого натрия на окисление глюкозо-6-фосфата в растениях при засолении // Вестник Московского Государственного Областного Университета, серия «Естественные науки» №1, Москва, 2012, с. 14-17.
47. Абдыев В.Б., Касумов Н.А. Изучение превращения дыхательного субстрата в проростках пшеницы гликолитическим и пентозо-фосфатным путями при засолении // Аграрная наука, Москва, 2012, с.12-14.

48. Абдыев В.Б., Касумов Н.А. Поглощение кислорода корнями растений при кратковременном и длительном воздействии солей // АМЕА-*nın məruzələri*. Elm nəşriyyatı, N-5, 2012, s.75-84.
49. Абдыев В.Б., Касумов Н.А. Влияние препарата КН-1 на поглощательную и восстановительную активность корневой системы растений при засолении // Материалы межд. Научно конф., Почвы Азерб., Баку, 2012, с.50-53.
50. Məmmədov Z.M., Abdıyev V.B., Mirzəyeva B.Q. Na- izokationlu duz məhlullarının buğda toxumlarının cücərməsi, köklərin böyüməsi və sitoplazmatik qlükoza 6 fosfat dehidrogenaza fermentinin aktivliyinə təsiri // АМЕА-*nın Botanika İnstitutunun elmi əsərləri*, Bakı, 2012, s. 270-274.
51. Абдыев В.Б. Влияние НАДН и НАДРН на поглощение кислорода корнями интактных растений и изолированных митохондрий при засолении // *Journal of Qafqaz University chemistry and Biology. And international journal*. Baku. N=34, 2012, p. 8-14.
52. Abdıyev V.B., Qasımov N.A. Duzluluq şəraitində buğda və qarğıdalı cücərtilərində peroksidazanın aktivliyinin müqayisəli tədqiqi // BDU-*nun xəbərləri*, Bakı, 2013, №2, s.14-19.
53. Abdıyev V.B., Qasımov N.A. «Duz stressi şəraitində bitki cücərtilərində peroksidazanın aktivliyi» // *Xəbərlər məcmuəsi, Elm nəşriyyatı, Gəncə*, 2013, s. 16-21.
54. Abdıyev V.B. «Effect of inhibitors and activators of phosphofruktokinaza on the oxygen uptake in plants under salinity Conditions» // *Journal of Biology and Life Science, USA*, 2013, Vol 4, №4, 2013, p.8-14.
55. Abdıyev V.B., Qasımov N.A., Quliyeva T.V. Bir sıra oksidləşdiricilərin NaCl şoranlığı şəraitində torpaqda arpa toxumlarının cücərmə prosesinə təsiri / BDU-*nun biologiya fakültəsinin 80 illik yubileyinə həsr olunmuş «Eksperimental biologiyanın inkişaf perspektivləri» mövzusunda Beynəlxalq Elmi Konfransının materialları*. BDU, Bakı, 2014, s.3.
56. Abdıyev V.B., Qasımov N.A., Quliyeva T.V. Сравнительное изучение поглощательной и восстановительной активности корневой системы этиолированных и зеленых проростков ячменя при засолении / BDU-*nun biologiya fakültəsinin 80 illik yubileyinə həsr olunmuş «Eksperimental biologiyanın inkişaf perspektivləri» mövzu-*



- sundaBeynəlxalq Elmi Konfransının materialları. BDU, Bakı, 2014, s.29-30.
57. Abdiyev V.B., Gasyimov N.A. Kinetics of  $Cl^-$ -ions transport in the Roots of plants at temperature change and pH Environment // International Journal of Agriculture Innovations and Research, imp.Fac/-1,5. Volume 3, India, 2015, p.1567-1570.
58. Abdiyev V.B., Gasyimov N.A. Alternative engagement investigation of electrical transport circuit of plant respiration in extreme salinity condition // International Journal of Innovative Science, Engineering and Technology – Imp. Fac/ - 2, 33, India, 2015, p. 1063-1069. Ijiset.com.
59. Abdiyev V.B., Qasimov N.A. Kinetics of  $Cl^-$  into the roots of plants. Vol. 160.(5) SYLWAN. WARSZAWA, Poland, 2016, p. 212-217. (Thomson Reuters, imp.Fact.-0,263)
60. Abdiyev V.B., Qasimov N.A. The germination of the seeds in extreme salinity conditions. Vol.160(11), SYLWAN. WARSZAWA, Poland, 2016. P.307-315 (Thomson Reuters, imp.Fact-0,263)

**ИССЛЕДОВАНИЕ АЛЬТЕРНАТИВНЫХ ПУТЕЙ  
БИОЛОГИЧЕСКОГО ОКИСЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ  
В УСЛОВИЯХ ЭКСТРЕМАЛЬНОГО ЗАСОЛЕНИЯ**

*Резюме*

Диссертационная работа посвящена определению эффективности альтернативных путей биологического окисления в условиях экстремального засоления. Впервые были комплексно исследованы кинетическая характеристика и количество поглощенной воды, ионов  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{O}_2$  в семенах и проростках одно- и двудольных растений (пшеницы, ячменя, гороха и хлопчатника и др.), а также функциональные состояния электронно-транспортной цепи дыхания, альтернативные пути биологического окисления и ферментативная активность.

Биологическое окисление в растениях, особенно в семенах, связано с определенным количеством воды. Так, увеличение влаги в сухих семенах в 2-3 раза вызывает очень резкое ускорение биологического окисления. Именно поэтому в проведенных исследованиях в комплексной форме были изучены кинетика поглощения воды в семенах, а также закономерности поглощения ионов  $\text{Cl}^-$  корнями растений.

Поглощения воды семенами одно- и двудольных растений независимо от их биологической специфичности носит адекватный характер, и выражается трехфазной кривой. Экспоненциальный характер поглощения воды семенами подтверждает существенную роль облегченной диффузии в этом процессе. По кинетике поступления ионов хлора из изоанионных - хлоридных солей в корневую систему проростков растений является двухкомпонентным, разница между ними заключается только в количественном отношении.

Разобщение окисления и фосфорилирования в корнях проростков растений под воздействием солей наряду с наступлением энергетического голодания, также является причиной повышения эффективности альтернативных путей биологического окисления.

Впервые проведенные исследования с изолированными митохондриями и интактными проростками, доказали решающую роль только одновалентных ионов ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) в разобщении окислительного-фосфорилирования в электронтранспортной цепи дыхания под воздействием солей ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{KCl}$ ,  $\text{FeCl}_3$ ,  $\text{MgCl}_2$  и др.)

В условиях экстремального засоления активируется 1-ый альтернативный путь электронтранспортной цепи, в случае, длительного экстремального воздействия активируется и 2-ой альтернативный путь. В этом случае для поддержания баланса АТФ в клетке происходит ускорение аэробного гликолиза в виде эффекта Кребтри.

На окислительно- фосфорилированном пути электронтранспортной цепи дыхания образуются АТФ и  $H_2O$ : на 1-ом альтернативном пути образуется только  $H_2O$ . Эффективность 1-го и 2-го альтернативных путей окисления регулируется парциальным давлением (количеством) кислорода внутри митохондрии. Так, при самой низкой концентрации кислорода синтез АТФ, а также сопряженный путь образования  $H_2O$  играют решающую роль, так как цитохромоксидаза ( $cyt\ a + cyt\ a_3$ ), расположенная на терминальном участке этого пути является самой чувствительной к кислороду среды растительных оксидаз. При повышении парциального давления кислорода вначале повышается эффективность 1-го альтернативного пути, а при более высоком давлении 2-го альтернативного пути.

$H_2O_2$ , образуемая в тканях в условиях высокой засоленности, нейтрализуется посредством пероксидазы и каталазы, которые расположены на 2-м альтернативном пути биологического окисления. Этот процесс основывается на механизм с метаболической регуляцией. Так, при количестве метаболита ( $H_2O_2$ ) меньше  $10^{-9}$  М пероксидаза расщепляет его на  $H_2O$  и атомарный кислород, а при повышении количества метаболита более  $10^{-9}$  М  $H_2O_2$  расщепляется каталазой на  $H_2O$  и  $O_2$ .

**RESEARCH OF ALTERNATIVE WAYS OF BIOLOGICAL  
OXIDATION AT PLANTS IN EXTREME SALINITY CONDITION**

**Summary**

The dissertation work is devoted to determination of efficiency of alternative ways of biological oxidation in extreme salinity conditions. Kinetic character and amount of absorption of: water, Cl<sup>-</sup> ions and O<sub>2</sub> in seeds and sprouts of monocotyledonous and dicotyledonous plants (like wheat, barley, peas, cotton, et.al.), also functional states of electron transport chain of respiration and alternative ways of biological oxidation first have been enzymatic and comprehensively investigated.

Biological oxidation in plants especially in seeds is connected with a certain amount of water. So, moisture increase in dry seeds for 2-3 times causes very abrupt acceleration of biological oxidation. Just that is why kinetics of water absorption in seeds, also regularities of Cl<sup>-</sup> ions absorption by plant roots have been comprehensively studied in the carried out researches.

Water absorption by seeds of mono- and dicotyledonous plants irrespective of their biological specificity from the kinetic point of view has adequate peculiarity and is characterized by a three-phase curve. Exponential nature of the water absorption by seeds proved that the facilitated diffusion plays an important role in this process. According to kinetics of Cl<sup>-</sup> ions accession from isoanion of chloride salts into root system of plant sprouts is two-component for various plants and differs only by its quantity.

Isolation of oxidation and phosphorylation in roots of plant sprouts under salt stress along with power starvation creation subjects also growth of efficiency of alternative ways of biological oxidation.

For the first time the researches carried out with the isolated mitochondria and intact sprouts have proved a crucial role of monovalent ions (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>) only in isolation of oxidation and phosphorylation under (NaCl, KCl, FeCl<sub>3</sub>, MgCl<sub>2</sub> et.al.) salt stress in electron transport chain of respiration.

In extreme salinity conditions the 1-st alternative way of the electron-transport chain is activated and in the case of long-duration extreme effect – the 2-nd alternative way is. In this case to maintenance balance in the cell from the point of view of ATP (Adenosine triphosphoric acid) amount acceleration of aerobic glycolysis arises like *Crabtree* effect.

On the oxidation and phosphorylation way of electrontransport chain of respiration ATP and H<sub>2</sub>O are formed as: on the 1-st alternative way only H<sub>2</sub>O is accumulated, and on the 2-nd alternative way only H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> is accumulated. Efficiency of both the 1-st and 2-nd alternative ways of oxidation is regulated by the partial pressure (quantity) of oxygen inside the mitochondrion. So, ATP synthesis on the lowest oxygen concentration and also the adjoint way of H<sub>2</sub>O generation plays a crucial role as cytochrome oxidize (sit+sit a<sub>3</sub>) located on the terminal area of this way is the most oxygen-sensitive among the plant oxidizes. At increase of partial pressure of oxygen at first the 1-st alternative way efficiency increases and in more high pressure – the 2-nd alternative way efficiency increases.

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> being formed in tissues in high salinity conditions is neutralized by means of the peroxidase and catalase located on the 2-nd alternative way of biological oxidation. This process is based on the mechanism with a metabolite of automatic adjustment in cells; at quantity of metabolite (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) less than 10<sup>-9</sup>M peroxidase splits it on H<sub>2</sub>O+atomar oxygen and at quantity of metabolite more than 10<sup>-9</sup>M it is split by means of catalase into H<sub>2</sub>O+O<sub>2</sub>.



Çapa imzalanmışdır:  
Format 60x84 1/16. Tiraj 100.

---

«Bakı Universiteti» nəşriyyatı  
AZ-1148, Bakı, Z. Xəlilovküçəsi, 23





МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ  
АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ РЕСПУБЛИКИ  
БАКИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

---

---

*На правах рукописи*

**ВИЛЯТ БАШИР оглы АБДЫЕВ**

**ИССЛЕДОВАНИЕ АЛЬТЕРНАТИВНЫХ ПУТЕЙ  
БИОЛОГИЧЕСКОГО ОКИСЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ  
В УСЛОВИЯХ ЭКСТРЕМАЛЬНОГО ЗАСОЛЕНИЯ**

2411.02 – Физиология растений

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**

диссертации представленной на соискание  
ученой степени доктора наук по биологии

**БАКУ – 2017**