

HƏSƏN QƏRİB oğlu BABAYEV

**BUĞDA VƏ AMARANT BİTKİLƏRİNİN QURAQLIQ
VƏ DUZ STRESLƏRİNƏ DAVAMLILIĞININ
BİOKİMYƏVİ XÜSUSİYYƏTLƏRİ**

2406.02- “Biokimya”

**Biologiya üzrə elmlər doktoru elmi
dərəcəsi almaq üçün təqdim edilmiş dissertasiyanın**

AVTOREFERATI

Bakı – 2017

Dissertasiya işi Azərbaycan Milli Elmlər Akademiyası Molekulyar Biologiya və Biotexnologiyalar İnstitutunun Karbonun fotosintetik assimilyasiyasının enzimologiyası laboratoriyasında yerinə yetirilmişdir.

Elmi məsləhətçi: akademik C.Ə.Əliyev

Rəsmi opponentlər: **biologiya elmlər doktoru**
S.İ.Allahverdiyev

biologiya üzrə elmlər doktoru,
professor Ə.Ə.Nəbiyev

biologiya üzrə elmlər doktoru,
dosent G.İ.Əzizova

Aparıcı təşkilat: **Bakı Dövlət Universitetinin**
Biokimya və biotexnologiya
kafedrası

Dissertasiya işinin müdafiəsi «___» _____ 2018-ci il tarixində saat _____ AMEA Botanika İnstitutunun nəzdində fəaliyyət göstərən D.01.061 Dissertasiya Şurasının yığıncağında keçiriləcəkdir.

Ünvan: Bakı şəhəri, AZ1073, Mətbuat prospekti, 2A

Dissertasiya ilə AMEA Botanika İnstitutunun kitabxanasında tanış olmaq olar. Dissertasiyanın avtoreferatı «___» _____ 2017-ci il tarixində göndərilmişdir.

Dissertasiya şurasının elmi katibi,
biologiya üzrə elmlər doktoru,
professor

S.C. İBADULLAYEVA

İŞİN ÜMUMİ XARAKTERİSTİKASI

Mövzunun aktuallığı: Qloballaşan dünyada əhalinin sürətlə artması, biomüxtəlifliyin azalması, kənd təsərrüfatı üçün əlverişli və məhsuldar torpaq sahələrinin məhdudlaşması insanların qida məhsullarına olan tələbatının ödənilməsində ciddi təhlükə yaradır. BMT-nin Qida və Kənd təsərrüfatı Təşkilatının (FAO) proqnozuna əsasən, 2030-cu ildə beynəlxalq miqyasda baş verən urbanizasiya və sənayeləşmə, quraqlıq və torpaqların şoranlaşması dünyanın bir çox regionlarında əkin sahələrinin ~50% azalmasına gətirib çıxaracaqdır ki, bu da kənd təsərrüfatı məhsullarının istehsalının ~50% artırılmasını tələb edəcəkdir [FAO, 2012].

Quraqlıq və duz stresləri bitkilərin inkişafına və məhsuldarlığına təsir edən geniş yayılmış ətraf mühit amilləri kimi, onlarda bir sıra fizioloji, biokimyəvi və molekulyar dəyişikliklərin yaranmasına səbəb olur [Arora et al., 2002]. Ölkəmizin ərazisinin ~48-50%-nin quraq olması və son illərdə şoranlaşmış torpaqların sahəsinin 521,7 min hektardan artaraq 661,9 min hektara çatması (ümumi ərazinin 46,6 %-i) [Əzizov, 2002; Məmmədov, 2007] bu problemin bizim respublikamız üçün də aktual olduğunu göstərir.

Məlumdur ki, canlı orqanizmlərdə maddələr mübadiləsinin əsasını təşkil edən biokimyəvi reaksiyalar fermentativ yolla baş verir [Stitt et al., 2002]. Bu zaman fermentlərin aktivliyi, genlərin ekspressiyası və zülalların miqdarı bitkinin yaşından, inkişaf mərhələsindən, metabolik yollardan və ətraf mühit-tin ekstremal amillərinin təsirindən asılı olaraq fərqli formada tənzim olunur [Stitt, Gibon, 2014]. Bu problemin uğurlu həlli üçün bitki metabolizminin ferment sistemləri səviyyəsində tənzim olunma mexanizmləri haqqında dərin biliyin olması çox vacibdir.

Malat bitki metabolizmində mübadilə proseslərinin tənzim olunmasında mühüm rola malikdir [Schulze, 2002; Kim, 2004]. CO₂-nin ikiəsaslı üzvi turşu olan malat formasında toplanması və onun biokatalitik çevrilməsi malatdehidrogenaza (MDH) fermentlərinin müxtəlif izoformaları tərəfindən həyata keçirilir. Bu fermentlər stres şəraitində yüksək labillik göstərməklə bitkinin inkişaf mərhələlərindən və stresin təsir müddətindən asılı olaraq öz aktivliklərini, izoformalarının sayını və subhüceyrə lokalizasiyasını şəraitə uyğun dəyişməklə stresə adaptasiya prosesində iştirak edirlər. Bitki hüceyrəsi üçün səciyyəvi olan mürəkkəb kompartimentləşmə və alternativ metabolik yolların mövcudluğu nəticəsində MDH-ların mürəkkəb molekulyar formaları arasında yaranan dinamik tarazlığın biokimyəvi mahiyyəti, subhüceyrə lokalizasiyası və fizioloji rolu tam aydınlaşdırılmamışdır.

Fərqli fotosintez mexanizminə malik olan bitkilərdə toxuma və subhü-

ceyrə lokalizasiyasına görə bir-birindən fərqlənən, lakin oxşar fizioloji funksiyalara malik olan karboanhidraza (KA), ribulozo-bis-fosfat-karboksilaza-oksigenaza (Rubisko) və fosfoenolpiruvatkarboksilaza (FEPK) fermentlərinin quraqlıq stressi şəraitində tədqiq edilməsi stressə davamlılığın biokimyəvi mexanizmlərinin dərk olunması baxımından çox aktualdır [Алиев, Гулиев, 1990; Guliev et al., 2003]

Quraqlığın təsirindən bitkinin karbon statusunda baş verən dəyişikliklər nəticəsində onun inkişafında yaranan ləngimələrin assimilyatların müxtəlif orqanlar arasında paylanması, fotosintez və tənəffüs arasındakı tarazlıqdan asılı olduğu fərz edilir [Flexas et al., 2006]. Quraqlığın təsirindən fotosintezin zəifləməsinin [Flexas et al., 2004; Pinheiro, Chaves, 2011], bitki metabolizmində və genlərin ekspressiyasında yaranan dəyişikliklərin [Ghannoum, 2009; Khan et al., 2015] qismən öyrənilməsinə baxmayaraq, bu dəyişikliklər problemin həllini tam əhatə etmir [Pinheiro, Chaves, 2011]. Bununla yanaşı, elmi ədəbiyyatlarda KA-nın bitkilərin kök sistemi hüceyrələrində lokalizasiyası ilə bağlı bir-birini təkzib edən məlumatlar mövcuddur [Алиев, Гулиев, 1990; Fabre et al., 2007; Rudenko et al., 2015]. Fərqli fotosintez mexanizminə malik olan amarant və buğda bitkilərinin kök hüceyrələrində KA, nikotinamidadenin dinukleotid MDH (NAD-MDH) və FEPK fermentləri ilə yanaşı H⁺-nasoslarının aktivliyinə, stressə davamlılığının yaranmasında bitkilərin yerüstü və yeraltı orqanları arasında metabolizmdə əlaqələndirilmiş funksiyaların və mexanizmlərin öyrənilməsinə dair çox az ədəbiyyat məlumatları vardır .

Təqdim edilən dissertasiya işi göstərilən problemlərin həllinə yönəlmişdir.

Tədqiqatın məqsəd və vəzifələri. Dissertasiya işinin əsas məqsədi - C₃- və C₄-bitkilərin ontogenezində karbon və malat metabolizmi fermentlərinin, eləcə də bitkilərin kök sistemlərində H⁺-nasoslarının aktivliklərinin quraqlığın təsirindən dəyişmə dinamikasının, izoferment spektrinin, subhüceyrə lokalizasiyasının və quraqlığa adaptasiya prosesinin fizioloji-biokimyəvi mexanizmlərinin öyrənilməsindən ibarətdir.

Bunun üçün aşağıdakı vəzifələrin yerinə yetirilməsi qarşıya qoyulmuşdur:

- amarant və buğda yarpaqlarından assimilyasiyaedici toxumaların və onların subhüceyrə fraksiyalarının (sitozol, xloroplast, mitoxondri) ayrılması və təmizlənməsi;
- amarant və buğda yarpaqlarında KA, Rubisko, FEPK və malat metabolizmi fermentlərinin aktivliyinin su stressinin təsirindən dəyişilmə dinamikasının tədqiqi;

- quraqlığın amarant və buğda yarpaqlarında fotosintetik pıqmentlərin və aralıq metabolitlərin (prolin, malondialdehid (MDA), malat, piruvat və s.) miqdarına, qaz mübadiləsi parametrlərinə və su göstəricilərinə təsirinin tədqiqi;
- quraqlığın amarant və buğda bitkilərinin ontogenezində yarpaqların assimilyasiyaedici toxumalarında və onların subhüceyrə fraksiyalarında oksidləşdirici və dekarboksilləşdirici MDH-ların izoferment spektrinə və subhüceyrə lokalizasiyasına təsirinin tədqiqi;
- quraqlıq stresinin amarant və buğda yarpaqlarının aktiv inkişaf mərhələlərində NAD-MDH və NADF-MDH fermentlərinin aktivliyinə, fiziki-kimyəvi və kinetik xassələrinə təsirinin öyrənilməsi;
- quraqlığın amarant və buğda yarpaqlarının aktiv inkişaf mərhələlərində NAD-malik enzim (NAD-ME) və NADF-ME fermentlərinin aktivliklərinə, fiziki-kimyəvi və kinetik xassələrinə təsirinin müqayisəli öyrənilməsi;
- quraqlığın amarant və buğda bitkilərinin yarpaqlarında fotosintezin açar fermentlərinin aktivliklərinə təsirinin müqayisəli tədqiqi;
- buğda genotiplərinin məhsuldarlığının və davamlılığının toxum rüşeymlərinin morfoloji quruluşuna və biofiziki göstəricilərinə görə qiymətləndirilməsi;
- uzun artan qatılıqlarının amarant və buğda bitkilərinin yarpaq və kök sistemi hüceyrələrində KA, NAD-MDH və H⁺-nasoslarının aktivliklərinə təsirinin öyrənilməsi;
- bitkilərdə stresə qarşı adaptasiyanın yaradılmasında anatomik quruluşun və biokimyəvi mexanizmlərin rolunun qiymətləndirilməsi.

Müdafiyyə çıxarılan əsas müddəalar:

1. Quraqlıq və duz streslərinin bitki orqanizmlərinə təsiri zamanı yaranan adaptiv əlamətlərin aşkar olunması;
2. Quraqlığın təsiri şəraitində C₃ və C₄-bitkilərin ontogenezində CO₂ qatılaşıran mexanizmin variabilliyinin biokimyəvi səbəblərinin aydınlaşdırılması;
3. Bitkilərdə stres amillərinin təsirinə qarşı adaptasiya mexanizmlərinin formalaşmasında karbon və malat metabolizmi fermentlərinin, eləcə də köklərdə H⁺-nasoslarının aktivliyinin kompleks rolunun tədqiqi;
4. Bitkilərdə stres amillərinin təsirinə qarşı adaptasiya mexanizmlərinin formalaşmasında oksidləşdirici və dekarboksilləşdirici MDH fermentlərinin rolunun qiymətləndirilməsi;
5. Sistemativ cəhətdən bir-birindən uzaq olan ali bitkilərdə C₃ və C₄-

tsiklin fermentlərinin aktivliyinin bitkilərin ontogenezinin mərhələlərindən və quraqlığın təsirindən asılı olaraq dəyişməsinin tədqiqi.

Tədqiqatın elmi yenilikləri. İlk dəfə olaraq:

- müxtəlif fotosintez mexanizmlərinə malik olan ali bitkilərin aktiv inkişaf mərhələlərində yarpaq və qeyri-yarpaq orqanlarında toxuma və subhüceyrə səviyyələrində quraqlığa adaptasiyanın biokimyəvi mexanizmlərinin öyrənilməsinə dair kompleks tədqiqat işləri aparılmışdır;
- amarant bitkisinin yarpaqlarından mezofil (MH) və örtük topa hüceyrələrinin (ÖTH) və onların subhüceyrə fraksiyalarının (sitozol, xloroplast, mitoxondri) ayrılması və təmizlənməsi üçün modifikasiya olunmuş üsul işlənib hazırlanmışdır;
- amarant və buğda genotiplərinin yarpaqlarında MDH və ME fermentlərinin aktivliyinin quraqlığın təsirindən adaptiv dəyişməsinin dinamikası, izoferment spektri, subhüceyrə lokalizasiyası müqayisəli öyrənilmişdir;
- müəyyən olunmuşdur ki, quraqlıqda amarant və buğda yarpaqlarında bitkilərin aktiv inkişaf mərhələlərində MDH və ME aktivliklərinin dəyişməsi arasında düz mütənasibliq vardır və MDH və ME-lər termostabil ferment olub, geniş pH optimumuna malikdirlər;
- aydın olmuşdur ki, NAD-MDH fermentinin aktivliyinin dəyişməsi NADF-MDH və ME-lərin aktivliklərinin dəyişməsinə nisbətən daha sürətlə baş verir və NAD-MDH MH-də ÖTH ilə müqayisədə daha çox funksional labillik göstərir;
- MDH sistemi fermentlərinin aktivliyinin növ, toxuma və hüceyrə spesifikliyindən və bitkilərin aktiv inkişaf mərhələlərində metabolizmin intensivliyindən asılılığı quraqlıqdətədqiq olunan bitkilərdə onların induktiv izoformaların sintezi ilə əlaqədar olaraq ciddi dinamik dəyişkənliyə malik olurlar;
- ali bitkilərinin kök sistemi hüceyrələrində KA-nın aktivliyinin mövcudluğu haqqında mübahisəli məsələlərə aydınlıq gətirilmiş, bu hüceyrələrin də KA aktivliyinə malik olduğu təsdiq edilmişdir. Kök sistemi hüceyrələrində ion mübadiləsini həyata keçirən H^+ -nasoslarının aktivliyi ilə kök və yarpaqlarda lokalizasiya olunan KA, NAD-MDH, NAD-ME və NADF-ME fermentlərinin aktivliyi arasında müsbət korrelyasiyanın olduğu aşkar olunmuşdur;
- müəyyən olunmuşdur ki, amarant və buğda bitkilərinin fərqli sistematik qruplara mənsub olmalarına baxmayaraq, quraqlığın təsiri şəraitində onların NAD-ME-lərinin xassələrinin dəyişmə dinamikası

arasında oxşarlıq mövcuddur.

İşin elmi-praktiki əhəmiyyəti. Dissertasiyada tətbiq olunan metodoloji yanaşmalar və alınan təcrübi nəticələr C₃- və C₄-bitkilərin ətraf mühitin ekstremal amillərinə qarşı adaptasiyası zamanı differensasiya etmiş toxumaların fizioloji-biokimyəvi sistemlərinin tənzimlənmə mexanizmləri, hüceyrə metabolizminin tənziminin, bitkilərin davamlılığının və məhsuldarlığının artırılması prinsipləri haqqında olan təsəvvürlərimizi daha da genişləndirir. MDH sistemi fermentlərinin quraqlığın təsirinə cavab reaksiyası ilə bağlı alınan nəticələr əsasında bitkilərdə ekoloji pozulmaların bioindikasiyası üçün biotestlər hazırlamaq və izofermentlərdən bitkilərin sisteməlik təsnifatında seleksiya tədqiqatları üçün marker kimi istifadə etmək olar.

Aparılan təcrübələr bitkilərin müxtəlif stres şəraitlərinə adaptasiyasının molekulyar mexanizmlərinin, hüceyrə metabolizminin tənzimi və təşkilinin başa düşülməsinə və stresin təsirinə davamlılıq yollarının işlənilməsinə imkan verməklə fotosintezin tədqiqinə həsr olunmuş kompleks tədqiqatların bir hissəsidir.

Alınan nəticələr “Bitki biokimyəsi”, “Bitki fiziologiyası”, “Ekoloji biokimyə” kimi elm sahələrinin tədrisində, “Bitkilərin xarici mühitin əlverişsiz amillərinə qarşı davamlılığı”, “Fotosintez” və digər ixtisas kurslarının hazırlanmasında mənbə kimi istifadə oluna bilər. MDH-nın izoenzim spektrinin toxuma və növ spesifikliyinin öyrənilməsi ilə bağlı alınan nəticələri bitkilərin genetikası və seleksiyası, bitki fiziologiyası və biokimyəsi kurslarının tədrisində istifadə oluna bilər.

İşin aprotasiyası. Dissertasiya işinin əsas nəticələri bir çox beynəlxalq, respublika və regional konfrans və simpoziumlarda müzakirə olunmuşdur. Bunlardan “Нетрадиционное растениеводство. Этиология. Экология и Здо-ровье“ IX Beynəlxalq Simpoziumda (Aluşta, 2000), XIV Beynəlxalq Fotosintez konqresində (Glasgow, 2007), ”Теоретические и Прикладные аспекты Биохимии и Биотехнологии Растений“ mövzusunda elmi-praktik konfransda (Minsk, 2008), “Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования“ VIII Beynəlxalq simpoziumunda (Moskva, 2009), “Актуальные проблемы Ботаники и Экологии” konfransında (Kremenec, 2009), XV Beynəlxalq Fotosintez konqresində (Pekin, 2010), “Davamlı inkişaf üçün fotosintez tədqiqatları” Beynəlxalq konfranslarında (Bakı, 2011, 2013), “Актуальные проблемы биологической и химической экологии” Beynəlxalq elmi-praktik konfransda (Moskva, 2012), “Актуальные проблемы экологии-2012” VIII Beynəlxalq elmi-praktik konfransında (Qrodno-Belorusiya, Polşa, 2012), “Plant Breeding“ Beynəlxalq konqresində (Antalya, 2013), “Davamlı inkişaf üçün fotosintez tədqiqatları” Beynəlxalq konfransında (Pu-

şino,2014), “Актуальные проблемы Ботаники и Экологии“ Beynəlxalq Konfransında (Uman,2014), “Davamlı inkişaf üçün fotosintez tədqiqatları” Beynəlxalq Konfransında (Krit-Yunanıstan, 2015),AMEA Botanika, Molekulyar Biologiya və Biotexnologiyalar institutlarının laboratoriya və şöbələrində, eyni zamanda institutda keçirilən elmi seminarlarda müzakirə olunmuşdur.

İşin nəşri. Yerli və beynəlxalq jurnallarda dissertasiya işinin yekun nəticələrini özündə əks etdirən 60-dan artıq elmi əsər nəşr olunmuşdur.

Dissertasiyanın quruluşu və həcmi. Dissertasiya işi giriş, 5 fəsil, yekun, nəticələr, tövsiyələr və istifadə edilmiş ədəbiyyatların siyahısından ibarət olmaqla ümumi həcmi 311 çap səhifəsindən ibarətdir. İşdə 2 sxem, 58 şəkil və 35 cədvəl verilmişdir. Alınan nəticələrin analizi zamanı 4 azərbaycan, 84 rus və 489 xarici ədəbiyyat mənbəyinə istinad olunmaqla, 577 mənbədən istifadə edilmişdir. 2003-2017-ci illəri əhatə edən ədəbiyyatlar istinad olunan ümumi ədəbiyyatların ~52,2%-ni əhatə edir.

İŞİN MƏZMUNU

Girişdə işin ümumi xarakteristikası verilmişdir: mövzu əsaslandırılmış, aktualıq və müdafiəyə çıxarılan əsas müddüəlar müzakirə olunmuş, tədqiqatın məqsəd və vəzifələri, alınan nəticələrin elmi yeniliyi və elmi-praktik əhəmiyyəti müəyyən edilmişdir.

Ədəbiyyat xülasəsində bu günə qədər elmi ədəbiyyatlarda toplanmış və dissertasiyanın mövzusunə aid olan tədqiqatların nəticələri təkamül ardıcılığı ilə verilmiş və tənqidi analiz olunmuşdur. Ali bitkilərdə torpaq quraqlığı və şoranlığa qarşı adaptasiya mexanizmlərinin müasir səviyyəsi karbon, o cümlədən malat metabolizmi fermentlərinin aktivliyinin tənzimlənməsi və ontogenezdə dəyişmə dinamikası, subhüceyrə lokalizasiyası, izoferment tərkibi, fiziki-kimyəvi və kinetik xassələri ilə bağlı ədəbiyyat məlumatları əsasında qiymətləndirilmişdir. Ədəbiyyat xülasəsinin sonunda dissertasiya işinin mövzusu və tədqiqatın istiqamətləri formalaşdırılmışdır.

TƏDQIQATIN MATERIAL VƏ METODLARI

Tədqiqatlarda məhsuldarlığına və quraqlığadavamlılığına görə bir-birindən fərqlənən bərk buğdanın (*Triticum durum* Desf.) Bərəkətli-95, Qaraqılçiq-2 və Qırmızı buğda genotipləri, qeyri-ənənəvi C₄-bitki olan amarantin *Amaranthus cruentus* L. növü götürülmüşdür. Buğda toxumlarının rüşeymin quruluşuna görə bioqruplara ayrılması Şevçenkonun [1974], yarpağınsu göstəriciləri Tambussi [Tambussi et al., 2005], torpağın nəmliyi

Aleksandrova və Naydenova [Александрова, Найденова, 1967], torpağın kimyəvi tərkibinin analizi Arinuşkinə [1970] görə aparılmışdır. Qaz mübadiləsi parametrləri LI-COR 6400 XT Daşınan Fotosintez Sistemindən istifadə olunmaqla ölçülmüşdür. KA aktivliyi elektrometrik [Wilbur, Anderson, 1948], RBFK və FEPK aktivlikləri spektrofotometrik üsulla Romanova [1980], NAD-MDH və NADF-MDH (Scheibe, Stitt, 1988), NAD-ME [Hatch et al., 1982], NADF-ME aktivliyi isə [Ku et al., 1991] üsulları ilə ölçülmüşdür. Analitik nativ PAA Gelektroforez Devis [Davis, 1964], elektroforetik gellərdə MDH izoenzimlərinin aşkarlanması spesifik mühitdə tetrazol üsulu ilə [Fieldes, 1992], fermentlərin molekulyar kütlələri isə gel-elektroforez üsulu ilə təyin olunmuşdur [Laemmli, 1970]. Fotosintezin pigmentlərinin miqdarı Sims, Gamon [Sims, Gamon, 2002], MDA-nın miqdarı Hodges [Hodges et al., 1999], malatın və piruvatın miqdarı Detlaf [Детлаф, 1974], zülalın miqdarı isə Sedmak [Sedmak, Grossberg, 1977] üsulları ilə təyin olunmuşdur.

Tədqiqatın nəticələrinin analizi zamanı orta riyazi səhvlər və kənarlanmalar ($M \pm m$) nəzərə alınmış, $P < 0,05$ -in mənasının səviyyəsi inandırıcılıq əmsalı kimi qəbul olunmuşdur [Доспехов, 1968].

ALINAN NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

1. Torpaq quraqlığı zamanı karbon və malat metabolizmi fermentlərinin tədqiqi. Müəyyən olunmuşdur ki, torpaq quraqlığı şəraitində karbon və malat mübadiləsi fermentləri uzlaşdırılmış fəaliyyət göstərməklə bitkiləri stresin təsirindən qorumağa çalışırlar [Guliyev et al., 2008]. Bu nöqtəyə nəzərdən, C_3 -bitkilərdə KA-nın fizioloji rolunun tam olaraq öyrənilməsinə baxmayaraq onun aktivliyinin dəndə yarpağa nisbətən dəfələrlə aşağı olması onun yalnız CO_2 -nin diffuziyasını və nəqlini sürətləndirərək karboksilləşmə mərkəzlərində CO_2 -nin qatılığının artırılmasında iştirak etdiyini söyləməyə imkan verir.

Müəyyən olunmuşdur ki, FEPK və NAD-MDH fermentlərinin aktivlikləri dəndə yarpağa, NADF-MDH aktivliyi isə yarpaqda dənə nisbətən həmişə yüksəkdir. Alınan nəticələr göstərir ki, NADF-MDH fermentinin aktivliyinə yarpaqda, südyetmə və mumyeytmə mərhələlərində isə yarpaqda və pulcuqda rast gəlinməsi onun fotosintezdə iştirakı ilə bağlıdır. Quraqlıqda CO_2 balansını nisbi sabit saxlamaq üçün FEPK, NAD-MDH və NADF-MDH fermentlərinin aktivliyinin yüksəlməsi C_4 -turşuların sintezini artırır. Növbəti mərhələdə ME-lər vasitəsilə C_4 -turşuların dekarboksilləşməsi baş verir və alınan CO_2 Rubisconun substratı olmaqla Kalvin-Benson

dövrünü reaksiyalarının həyata keçirilməsinə yardım edir.

Məlumdur ki, quraqlıqda Kalvin-Benson, Krebs dövrünü və qlikoliz fermentlərinin miqdarı və aktivliyinin artması nəticəsində kontrola nisbətən daha çox CO₂-nin ayrılması hesabına FEPK və NAD-MDH fermentlərinin daha da aktivləşməsi baş verir [Гулиев и др., 1985; Riccardi et al., 2000].

KA və NAD-MDH fermentlərinin aktivlikləri quraqlığın təsirindən Bərəkətli-95 və Qaraqılçiq-2 genotiplərinin yarpaq və köklərində kontrollu müqayisədə paralel artmış və hətta fotosintezin pigmentlərinin miqdarının son həddə qədər azalması da KA və NAD-MDH fermentlərinin aktivliklərinə ciddi təsir etməmişdir. Alınan bu nəticələr KA-nın katalizatorluğu ilə ağız-cıqlarla atmosfərdən udulan CO₂-ni MDH vasitəsi ilə C₄-turşulara çevrilməsi ilə bitkilərdə enerjियaranma prosesində iştirak etdiyini göstərir.

Torpaq quraqlığından qorunmaq üçün bitkilər yarpaqların bir hissəsini tökmək, ağızcılıqları tam və ya qismən bağlamaq məcburiyyətində qalırlar. Bu zaman fiksasiya olunan CO₂-nin miqdarı kəskin azaldığından yarpaqda və kökdə KA, MDH və ME aktivliklərinin monoton artması, fotosintezlə tənəffüs arasında CO₂ və C₄-dikarbon turşuları hesabına əlaqələndirilmiş funksiyaların yaranması baş verir. C₄-dikarbon turşularının dekarboksilləşməsi hesabına bitkilər stres şəraitində normal fotosintez etmək imkanı qazanırlar.

2. Torpaq quraqlığı zamanı buğda genotiplərində KA-nın kinetik xassələrinin tədqiqi. Müəyyən olunmuşdur ki, yüksək təmizlənmiş KA buğdanın Bərəkətli-95 genotipində yarpaq və kökdə kontrolda CO₂-nin hidratasiyası reaksiyasını K_m-in aşağı qiymətlərində yüksək, Qaraqılçiq-2 genotipində isə Bərəkətli-95-dən fərqli olaraq K_m-in yuxarı qiymətlərində aşağı sürətlə kataliz edir. Reaksiya sürətinin substratın qatılığından asılılıq qrafiki hər iki genotipin yarpaqlarında ferment-substrat qarşılıqlı təsirin Mixaelis-Menten mexanizmi ilə baş verdiyini göstərir (cədvəl 1).

Diksonun qrafik metodu ilə [Dixon, 1953] ferment molekulunun aktiv mərkəzində substratla rabitə yaradan qrupların ionlaşma əmsalı (pK_m) təyin olunmuşdur (cədvəl 1). pK_m-in alınan qiymətləri hər bir fraksiya üçün birbirinə yaxın olub 7,43-7,50-ə bərabərdir. Buna yaxın olan yalnız histidinin imidazol həlqəsidir. Digər aminoturşuların pK_m-ləri nəzərə çarpacaq dərəcədə turşu və ya qələvi zonada yerləşir. Amarant [Guliev et al., 2003] və nut [Aliiev et al., 1986] yarpaqlarında da buna yaxın nəticələr alınmışdır. Alınan bu nəticələrə görə ikiləpəli C₄-bitki olan amarant, ikiləpəli C₃-bitki olan nut və birləpəli C₃-bitki olan buğda yarpaqlarında KA-nın fəal mərkəzlərinin molekulyar təşkili oxşardır və stresin təsirindən fəal mərkəzdə ciddi dəyişənlik baş vermir.

Cədvəl 1. Torpaq quraqlığı zamanıbuğda genotiplərinin aktiv inkişaf mərhələlərində kök, yarpaq və qılçıqda KA aktivliyinin dəyişmə dinamikası və reaksiyanın bəzi kinetik parametrləri

Genotip Variant, Orqan		KA-nın aktivliyi				Kinetik parametrlər (Ç)			
		BÇ	S	Ç	D	K _m	V _{max}	pK _m	
Bərəketli-95	K	yarpaq	0,53	1,83	2,01	1,20	0,81	2,47	7,50
		qılçıq	-	-	4,04	3,80	-	-	-
		kök	0,44	1,02	0,91	2,10	1,23	1,63	7,43
	Q	yarpaq	2,10	1,70	1,90	0,44	1,00	2,00	7,50
		qılçıq	-	-	2,00	1,63	-	-	-
		kök	1,20	1,65	2,56	2,47	5,55	0,36	7,43
Quraqlıq-2	K	yarpaq	0,97	2,50	1,99	0,72	1,49	1,34	7,50
		qılçıq	-	-	2,10	1,30	-	-	-
		kök	0,32	1,54	2,91	1,71	3,33	0,60	7,45
	Q	yarpaq	1,55	4,53	2,40	0,97	2,38	0,84	7,50
		qılçıq	-	-	1,87	0,90	-	-	-
		kök	0,55	1,66	2,02	1,69	3,57	0,56	7,45

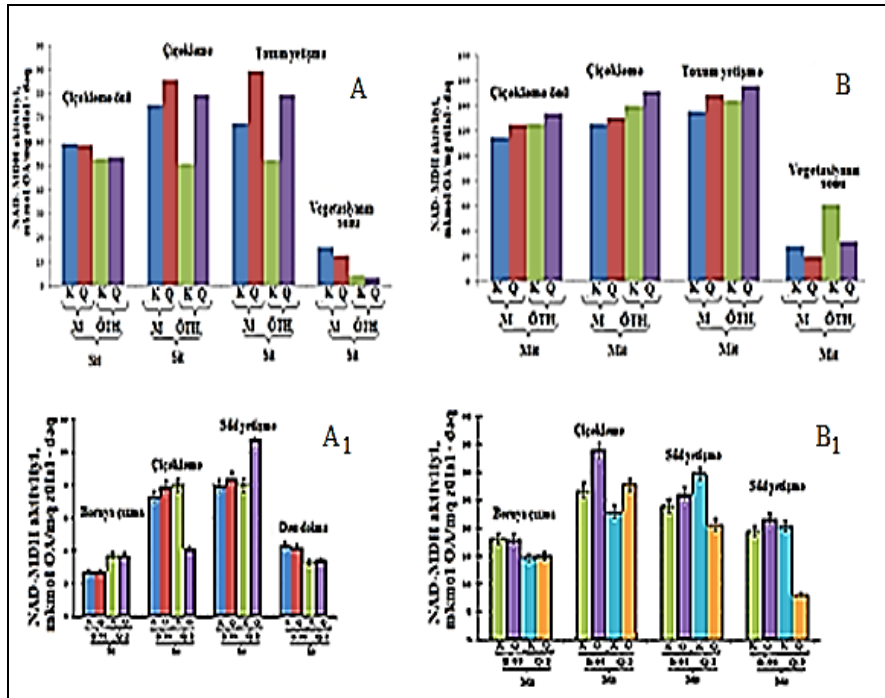
Qeyd: 1-KA-nın xüsusi aktivliyi (şerti vahid/mqzülal-dəq), V_{max}-mM O₂/mq-dəq, K_m-mM, BÇ-boruyaxıma, S-sünbülləmə, Ç-çiçəkləmə, D-dəndolma. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən aşağıdır.

Müəyyən olunmuşdur ki, buğda yarpaqlarının xloroplastlarında lokalizasiya olunan KA-nın CO₂-nin assimilyasiyasının intensivliyi arasında sıx korrelyasiya edən bir izoformasını vardır və quraqlığın təsirindən tədqiq olunan orqanlarda izoforma dəyişənliyi baş vermir.

Ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, məhsuldarlığına və quraqlığa davamlılığına görə fərqlənən genotiplər yalnız ilkin fotokimyəvi reaksiyalar səviyyəsinə, karbonun ilkin fotosintetik metabolizmi, nəqli və fotoassimilyatların buğdanın müxtəlif orqanları arasında paylanmasına görə fərqlənilir [Алиев и др., 1996].

3. Quraqlığın təsiri zamanı amarant və buğda yarpaqlarında NAD-MDH fermentinin tədqiqi.

Torpaq quraqlığının amarant və buğda yarpaqlarında NAD-MDH-nin aktivliyinə, izoferment tərkibinə və subhüceyrə paylanmasına təsiri. Müəyyən olunmuşdur ki, amarantın inkişafının çiçəkləməöünü və çiçəkləmə mərhələlərində mitoxondri NAD-MDH-nin (mNAD-MDH)xüsusi aktivliyi ilə sitozol NAD-MDH (sNAD-MDH) və xloroplast NAD-MDH-nin (xNAD-MDH) xüsusi aktivliyi arasında oxşarlıq vardır. Belə ki, mNAD-MDH aktivliyi toxumalar və variantlar üzrə sNAD-MDH aktivliyindən ~2, xNAD-MDH aktivliyindən isə ~8, bəzən də ~10 dəfə yüksək olmuşdur. Vegetasiyanın sonuna yaxınlaşdıqca bu fərq daha da artmışdır (şəkil 1, A,B; cədvəl 2).



Şəkil 1. Torpaq quraqlığı zamanı amarant və buğda bitkilərinin aktiv inkişaf mərhələlərində yarpaqlarda NAD-MDH aktivliyinin dəyişmə dinamikası. A-sitozol amarant, B-mitoxondri amarant, A₁-sitozol buğda, B₁-mitoxondri buğda.

Məlumdur ki, quraqlığın biokimyəvi proseslərə təsirinin kompensasiyası üçün bitki orqanizmi spesifik katalitik xassə göstərən izoferment sintez etmək imkanlarına malikdir [Mladenova, 1990]. Gel-elektroforez üsulu ilə müəyyən olunmuşdur ki, amarant yarpaqlarının MH-nin sitozol fraksiyasında ontogenezin toxum yetirmə mərhələsində quraqlığın təsirindən NAD-MDH-nin 72 və 77 kDa, ÖTH-nin sitozolunda isə bitkinin inkişafının çiçəkləmə mərhələsində kontrol da 58 və 77, quraqlıqda 58, toxum yetirmə mərhələsində isə kontrol da 58, quraqlıqda isə 58 və 68 kDa, çiçəkləmə mərhələsində MH-nin və ÖTH-nin mNAD-MDH-nin hər iki variantda 58, toxum yetirmə mərhələsində isə ÖTH-də mNAD-MDH-nin quraqlığın təsirindən 72 kDa m.k. induktiv izoformaları sintez olunmuşdur [Babayev, 2015].

Beləliklə fermentin MH və ÖTH-nin sitozol və mitoxondri fraksiyalarında intensivliyi dəyişkən olan 58, 72 və 77 kDa m.k. izoformaları şəraitdən asılı olaraq induktiv zülal rolunu oynayır və C₄-turşuların sintezini

artırmaqla KQM-in fəallaşması hesabına Kalvin-Benson dövrünün CO₂ ilə təmin olunmasında iştirak edirlər. Müəyyən olunmuşdur ki, bitkilərdə metabolik proseslərin intensivliyi ilə MDH-nın izoenzim spektri arasında müsbət korrelyasiya var və MDH-nın bitkinin intensiv metabolik proseslər gedən cavan yarpaqlarında daha çox izoformasındadır. Bu nəticəyə uyğun ədəbiyyat məlumatları vardır [Ma et al., 2006].

Şəkil 1, A₁-dən görüldüyü kimi Qaraqılçiq-2 buğda genotipinin sitozolu Bərəkətli-95 genotipi ilə müqayisədə yüksək NAD-MDH aktivliyinə malikdir. Quraqlıqda Qaraqılçiq-2 genotipinin SMDH-dan fərqli olaraq Bərəkətli-95 genotipinin mMDH-nın aktivliyi Qaraqılçiq-2 genotipinin mMDH-nın aktivliyindən yüksək olur. Alınan nəticələr onu göstərir ki, quraqlığın təsirindən Qaraqılçiq-2 genotipində qlikolitik oksidləşmə, Bərəkətli-95 genotipində isə, əksinə olaraq, toxuma tənəffüsü intensivləşir. Quraqlıqda bitkinin inkişafının bütün mərhələlərində Bərəkətli-95 və Qaraqılçiq-2 genotiplərinin mMDH-nın aktivlikləri artmışdır (şəkil 1, B₁).

Cədvəl 2. Torpaq quraqlığı zamanı amarant və buğda genotiplərinin ontogenezinin çiçəkləmə mərhələsində yarpaqlarda NAD-MDH-nın aktivliyinin subhüceyrə paylanması

Genotip, Variant		NAD-MDH-in aktivliyi(A-xüsusi aktivlik mM/mq zülal)					
		Xloroplast		Sitozol		Mitoxondri	
		A	%	A	%	A	%
Amarant-Çiçəkləmə mərhələsi							
MH	K	21,6±0,93	10,6	56,6±1,68	28,0	125,5±3,2	61,6
	Q	26,1±1,30	13,3	46,3±1,43	23,6	123,4±4,1	63,1
ÖTH	K	19,0±1,01	7,6	79,5±1,71	31,8	152,0±4,4	60,6
	Q	12,4±0,91	6,1	51,1±0,99	25,1	140,0±3,8	69,0
Buğda/Çiçəkləmə mərhələsi							
Bərəkətli-95	K	0,9±0,84	1,2	7,9±0,62	24,0	24,4±1,22	74,9
	Q	0,7±0,42	1,1	8,4±0,66	23,5	26,6±1,31	75,3
Qaraqılçiq-2	K	1,2±0,63	3,0	8,0±0,53	20,2	30,4±0,97	76,8
	Q	1,0±0,43	3,1	10,8±0,71	33,3	20,7±0,88	63,6

Qeyd: K-kontrol, Q-quraqlıq, MH-mezofi hüceyrələri, ÖTH-örtük topa hüceyrələri.

Torpaq quraqlığının təsirindən Bərəkətli-95 genotipinin SMDH-nın 82 kDa, hər iki genotipin mitoxondri fraksiyasında isə 66 kDa m.k. induktiv izoforma əmələ gəlmişdir.

Beləliklə, buğdanın aktiv inkişaf mərhələlərində MDH-ın aktivliyində baş verən dəyişməni məhsuldarlıq, izoferment spektrində və labilliyində baş verən dəyişkənlikləri isə davamlılıq əlaməti hesab etmək olar. Amarant və buğda yarpaqlarında NAD-MDH-nın molekulyar kütləsinə, subhüceyrə

paylanması və $R_f(0,28-0,50)$ qiymətlərinə görə bir-birindən fərqlənən izoforma müxtəlifliyinə malik olması onun polifunksional və adaptasiya-edici ferment olduğunu söyləməyə imkan verir.

Ədəbiyyat nəticələrində göstərilir ki, MDH-lar heyvan, bitki və əksər bakteriyalarda homodimer olub subvahidlərin m.k. 32-37 kDa arasında dəyişir. Bitki mənşəli MDH-lar molekulyar quruluşuna, kofaktor spesifikliyinə, subhüceyrə paylanmasına və funksiyalarına görə bir-birindən fərqlənirlər [Gietl, 1992; Yu Ding, Qing-Hu Ma, 2004; Berkemeyer et al., 1998].

Reaksiyanın sürətinin substratın qatılığından asılılığı. Alınan nəticələr göstərir ki, amarant yarpaqlarında NAD-MDH-nin kataliz etdiyi reaksiyanın oksalasetata (OA) görə K_m -ləri buğda yarpaqlarındakı həmin göstəricilərdən aşağı qiymətə malikdir. Amarant yarpaqlarının ÖTH-də reaksiyanın V_{max} -u buğda yarpaqlarının MH-nin subhüceyrə fraksiyaları ilə müqayisədə 2-5 dəfə yüksəkdir. Quraqlığın təsirindən amarantın ÖTH-də $V_{max}(OA)$ MH-dəki $V_{max}(OA)$ -dan yüksək olması daha da artmışdır. Cədvəldən görüldüyü kimi amarant yarpaqlarında ÖTH-nin sitozol və mitoxondri fraksiyalarında $V_{max}(OA)$ qiyməti MH-nin müvafiq göstəricilərindən 1,5-2,5 dəfə yüksəkdir (cədvəl 3). Alınan nəticələr MDH-nin OA-a qarşı yüksək, malata qarşı aşağı həssaslığa malik olduğunu göstərir. Fermentin malata qarşı aşağı həssaslığa malik olması malatın katalitik çevrilməsi zamanı onun konformasiya dəyişməliyi ilə əlaqədar olması barədə məlumatlar vardır [Сатар и др., 2010].

Buğda genotiplərinin yarpaqlarında NAD-MDH reaksiyasının V_{max} və K_m -nin qiymətlərində torpaq quraqlığının təsirindən adaptiv dəyişikliklər baş vermiş və ferment kontrolla müqayisədə az substrat sərf etməklə reaksiyanı daha sürətlə kataliz etmişdir (cədvəl 3). Cədvəldən görüldüyü kimi buğda genotiplərinin flaq yarpaqlarında reaksiyası zamanı $K_m(OA)$ və $V_{max}(OA)$ Bərəkətli-95 genotipinin sitozolunda $V_{max}(OA)$ kontrol nümunələri ilə müqayisədə ~2, mNAD-MDH-da isə ~5 dəfə artmışdır. Qaraqılçiq-2 genotipinin sMDH-sı üçün bu göstəricilər, uyğun olaraq, ~2 və ~5-ə bərabərdir. Alınan nəticələrin analizi göstərir ki, Qaraqılçiq-2 genotipində MDH reaksiyanın V_{max} -u quraqlıqda kontrol nümunələrindən həmişə yüksək olması onun öz vegetasiyasını tez başa vurmasına səbəb olur.

Reaksiyanın ikinci substratı olan malat OA-a nisbətən aşağı qatılıqlarda reaksiyaya daxil olur. Cədvəldən görüldüyü kimi amarant yarpaqlarının MH və ÖTH-də quraqlığın təsirindən $V_{max}(malat)$ sitozol və mitoxondrilərdə, uyğun olaraq, 7 və 2 dəfə artmışdır. Buğda yarpaqlarında buna oxşar nəticələr alınmışdır. Bu da MDH-nin dönər reaksiyasının amarantda lap yüksək, Qaraqılçiq-2 genotipində isə Bərəkətli-95 genotipi ilə müqayisədə daha sürətlə getdiyini göstərir (cədvəl 3).

Cədvəl 3. Quraqlığın təsirindən amarant və buğda yarpaqlarında NAD-MDH-nin kataliz etdiyi reaksiyaların bəzi kinetik parametrləri (V_{max} mM/mq zülal)

Genotip Toxuma Fraksiya	V_{ar-t}	OA (0,1-10 mM)		Malat (1-50 mM)		MgCl ₂ (1-50 Mm)		ATF (0,1-3 mM)		NADH (0,1-3 mM)		
		K_m	V_{max}	K_m	V_{max}	K_m	V_{max}	K_i	V_{max}	K_m	V_{max}	
Amarant/Çiçəkləmə mərhələsi												
MH	Sit	K	0,7	23,6	0,06	71,4	3,9	47,6	1,50	100,0	8,0	50,0
		Q	0,5	43,4	0,05	333	3,9	100	2,10	20,0	7,81	83,3
	Mit	K	0,4	10,0	0,72	50,0	2,8	192	1,30	125,0	8,47	55,6
		Q	0,3	40,0	0,40	111	4,0	240	1,20	100,0	10,0	167,0
ÖTH	Sit	K	0,5	40,0	0,05	100	4,6	45,5	1,00	83,3	7,52	55,6
		Q	0,6	60,0	0,04	250	5,0	100	2,30	33,3	7,40	125,0
	Mit	K	0,7	25,0	0,19	50,0	4,9	10,0	1,20	100,0	9,00	90,9
		Q	0,5	50,0	0,23	100	6,0	25,0	1,03	66,7	8,00	200,0
Buğda/Çiçəkləmə mərhələsi												
B-95	Sit	K	0,9	5,0	0,06	5,0	5,4	25,0	0,80	10,0	6,5	8,3
		Q	0,5	10,0	0,06	3,33	6,3	16,7	0,75	5,00	6,7	12,5
	Mit	K	0,6	5,0	0,08	2,86	5,0	20,0	0,71	47,6	4,5	8,2
		Q	0,8	25,0	0,05	4,76	3,6	100	0,63	35,7	5,0	16,7
Q-2	Sit	K	1,1	5,0	0,13	3,33	7,7	12,5	0,90	5,88	7,5	8,3
		Q	0,9	10,0	0,2	5,00	8,3	25,0	0,80	5,00	7,8	10,0
	Mit	K	0,5	3,33	0,15	5,00	4,0	167	0,62	33,3	6,3	7,7
		Q	0,6	14,41	0,17	10,0	4,4	143	0,74	25,0	6,1	10,0

Qeyd: Sit-sitozol, Mit-mitoxondri, B-95-Bərəkətli-95, Q-2-Qaraqılçığ-2. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır.

İnhibitorun NAD-MDH aktivliyinə təsiri. Alınan nəticələrdən görüldüyü kimi 3 mM inhibitor (adenozintrifosfat turşusu-ATF) iştirakında amarant yarpaqlarında quraqlığın təsirindən MH-nin sitozol və mitoxondri fraksiyalarında NAD-MDH reaksiyasının V_{max} -u quraqlığın təsirindən sitozolda ~5, mitoxondrilərdə isə ~0,25, ÖTH-də isə, uyğun olaraq, ~2,5 və ~1,5 dəfə azalmışdır. Alınan bu rəqəmlər ATF-in MH-də sMDH-lara ÖTH-i ilə müqayisədə daha çox inhibirləşdirici təsir etdiyini göstərir (cədvəl 3).

Cədvəl 3-dən görüldüyü kimi, K_m (ATF)-in hər 2 buğda genotipinin sitozolunda bir-birinə yaxın olmasına baxmayaraq buğdanın Bərəkətli-95 genotipinin yarpaqlarında sMDH V_{max} (OA) 2,0, mitoxondridə 1,3 dəfə, Qaraqılçığ-2 genotipinin sitozolunda isə, uyğun olaraq, 1,1 və 1,5 dəfə azalmışdır. Alınan nəticələr onu deməyə əsas verir ki, ATF normal fizioloji qatılıqlarda NADH-la fermentin yaxınlığını azaltmaq yolu ilə MDH izoformalarını inhibirləşdirir.

Ferment subhüceyrə fraksiyalarından asılı olaraq öz substratı olan OA qarşı yüksək, malata qarşı isə aşağı həssaslığa malikdir. Müəyyən olunmuşdur

ki, NAD-MDH reaksiyası Mixaelis-Menten qanunauyğunluğuna tabe olub substrata qarşı heç bir allosteriklik göstərmir. Fermentin aktivliyi aralıq substratlar, bir və iki valentli ionlarla ciddi tənzim olunur. ATF-in fermentin bütün izoformalarına inhibirləşdirici təsiri quraqlığın təsirindən daha da artır.

4. Torpaq quraqlığı şəraitində buğda yarpaqlarında NADF-MDH fermentinin tədqiqi

Torpaq quraqlığında buğda yarpaqlarında NADF-MDH-in aktivliyinin, izoferment spektrinin və subhüceyrə paylanması tədqiqi. Alınan nəticələr göstərir ki, torpaq quraqlığı şəraitində buğdanın Bərəkətli-95 genotipində fermentin aktivliyi Qaraqılçiq-2 genotipi ilə müqayisədə daha çox artmışdır. Müəyyən olunmuşdur ki, NADF-MDH-nın ümumi aktivliyinin ~70%-i hər iki buğda genotipində yarpaqların MH-nin xloroplastlarında, 20-25%-i sitozolda, cüzi bir hissəsi isə mitoxondrilərdə lokalizasiya olunur (cədvəl 4).

Qeyd etmək lazımdır ki, quraqlığın ali bitkilərdə fotosintezə və bəzi fizioloji-biokimyəvi proseslərə mənfi təsirinə baxmayaraq, quraqlıq fermentin zülalının nativ quruluşunda, molekul kütləsində ciddi dəyişkənliklər törətmir. Bitkinin fizioloji vəziyyəti, məhsuldarlığı və adaptasiya qabiliyyəti onun məskunlaşdığı mühitdə stres amillərinin təsiri altında formalaşan bəzi bioloji göstəricilərin səviyyəsi ilə tənzim olunur.

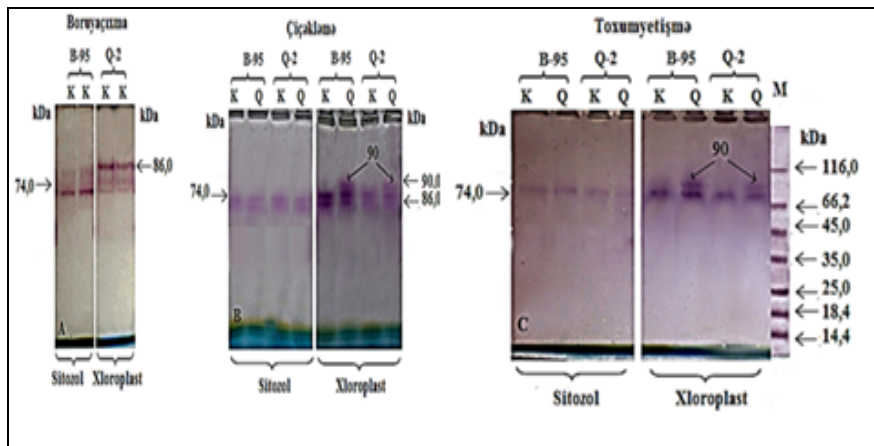
7,5%-li nativ PAA gel-elektroforez üsulu ilə müəyyən olunmuşdur ki, genotiplər quraqlıq verməzdən əvvəl yarpaqların MH-nin sitozolunda fermentin 74, xloroplastlarında isə 74 və 86 kDa m.k. konstitutiv izoformalara malikdir. Bərəkətli-95 genotipinin xloroplast fraksiyasında 86, Qaraqılçiq-2 genotipinin sitozolunda isə 74 kDa m.k. izoformaların zülallarının miqdarı digər izoformalarla müqayisədə yüksəkdir (şəkil 2).

Buğda genotiplərinin ontogenezinin çiçəkləmə mərhələsində yarpaqların MH-nin sitozolunda fermentin izoformalarının sayında heç bir dəyişkənlik baş verməsə də xloroplast fraksiyalarında quraqlığın təsirindən 90 kDa m.k. induktiv izoforma əmələ gəlmişdir.

Ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, bütün NADF-MDH-lar 2, yaxud 4 identik subvahidlərdən ibarətdir [Goward, Nicholls, 1994]. Xromatoqrafiya, ultrasentrifugasiya və başqa üsullardan istifadə edilməklə xloroplast fermentinin molekulu üçün, əsasən, dimer quruluşun xarakterik olduğu müəyyən olunmuşdur [Agostino et al., 1992; İssakiolis et al., 1992; Ocheretina et al., 1993]. Fermentin monomerlərinin m.k. təxminən 42 kDa-a bərabərdir.

Cədvəl 4. Torpaq quraqlığı zamanıbuğda genotiplərinin flaq yarpaqlarında NADF-MDH aktivliyinin subhüceyrə paylanması(A-xüsusi aktivlik mM/mq zülal)

Genotip, Variant	NADF-MDH-in aktivliyi						
	Xloroplast		Sitozol		Mitoxondri		
	A	%	A	%	A	%	
Çiçəkləmə							
Bərəkətli-95	K	19,13±0,40	73,69	6,83±0,1	26,31	-	-
	Q	16,55±0,30	67,40	8,02±0,15	32,60	-	-
Qaraqılçiq-2	K	15,83±0,41	70,20	6,72±0,02	29,80	-	-
	Q	14,84±0,08	65,87	7,69±0,023	34,13	-	-



Şəkil 2. Torpaq quraqlığı zamanıbuğda genotiplərinin yarpaqlarında NADF-MDH-nin izoformalarının gel-elektroforez üsulu ilə təyini. B-95-Bərəkətli-95, Q-2-Qaraqılçiq-2, M-marker zülallar, K-kontrol, Q-quraqlıq

Noxud və qarğıdalı yarpaqlarının xNADF-MDH-sı 150 kDa m.k. malik olub 4 subvahiddən ibarətdir [Ashton, Hatch, 1983; Fickenscher, Scheibe 1988]. Ashton və Hatch, həmçinin Kagawa və Bruno [Kagawa, Bruno, 1988] fermentin redoks-aktiv və qeyri-aktiv formalarının oxşar m.k. malik olduqlarını təsdiq etmişlər. Amma birinci müəlliflər ilk dəfə olaraq yalnız 150 kDa m.k. tetramer, ikinci müəlliflər isə 90 kDa m.k. dimer formaları tapmışlar.

Quraqlıq şəraitində buğda yarpaqlarında NADF-MDH-nin izoformalarının bəzi fiziki-kimyəvi və kinetik xassələrinin tədqiqi. Elektroforetik analizin nəticələri göstərir ki, buğda yarpaqlarının MH-də lokalizasiya olunan sNADF-MDH və xNADF-MDH-ları izoferment spektrinə, izoformaların sayına, molekül kütləsinə və subhüceyrə lokalizasiyasına görə oxşardırlar (cə-

vəl 5). Yeganə fərq hər 2 genotipin xloroplast fraksiyasında quraqlıqda bir ədəd 90 kDa m.k. yeni izoformanın əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır.

Genot Variant	Fraksiya	Mr, kDa	N-sub vahid	Mr-subvahid, kDa
B-95	K	Sit 74 Xlp 74, 86	2 2	37 37, 43
	Q	Sit 74 Xlp 74, 86, +90	2 2	37 37, 43, +45
Q-2	K	Sit 74 Xlp 74, 86	2 2	37 37, 43
	Q	Sit 74 Xlp 74, 86, +90	2 2	37 37, 43, +45

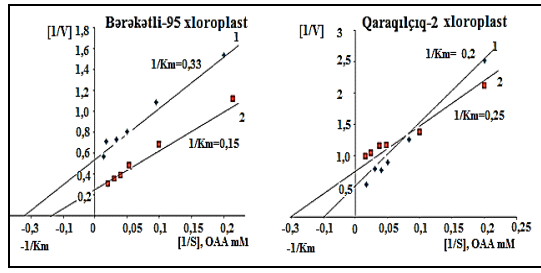
Cədvəl 5. Quraqlıq zamanı buğdanın inkişafının çiçəkləmə mərhələsində flaq yarpaqlarında NADF-MDH fermentinin bəzi fiziki-kimyəvi parametrləri

Qeyd:(+)-induktiv izoforma. N-izoformaların sayı. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır.

Müəyyən olunmuşdur ki, buğda yarpaqlarında reaksiya mühitinin pH-ı optimumdan kənarlaşdıqca NADF-MDH reaksiyasının sürəti aşağı düşür. Fermentlərin pH-a qarşı həssaslığı onların tərkibində olan ionogen qrupların olması ilə əlaqədardır. NADF-MDH-nın izoformaları normal suvarma və su stressi şəraitində daha geniş pH optimumuna malikdirlər (pH 7,5-8,8) və reaksiyanın başlanğıcında reaksiyanın sürəti substratın qatılığından çox asılı olur. Belə ki, reaksiya mühitinin pH-nın aşağı qiymətlərində (6-7,5) substrat (OA) və aktivatorun (Mg^{2+}) normal qatılıqlarında [ES]-in əmələ gəlməsi və reaksiyanın məhsullarına parçalanması çətinləşir, pH-ın 7,7-8,8 intervalında isə [ES]-in əmələ gəlməsi və reaksiyanın məhsullarına parçalanması asanlaşdıqından reaksiyanın sürəti bir neçə dəfə artır ki, bu da aktivatorların və pH-ın fermentin aktiv mərkəzində funksional qrupları əlverişli konformasiya vəziyyətə saxlaması nəticəsində baş verdiyini deməyə əsas verir.

Alınan nəticələr göstərir ki, NADF-MDH-ın kataliz etdiyi reaksiyanın sürətinin mühitin temperaturunun optimum qiymətində (40-50°C) tədricən artması kimyəvi kinetikaya uyğun olaraq substrat və ferment molekulunun kinetik enerjilərinin artmasına və baş verən reaksiyanın sürətlənməsinə gətirib çıxarır. Görünür fermentin temperatura davamlılığı de novo yüksək temperatura davamlı izoformaların sintezi ilə əlaqədardır.

Reaksiyanın sürətinin substratın qatılığından asılılığı. NADF-MDH-ın kataliz etdiyi reaksiyanın kinetik parametrlərinin analizi zamanı müəyyən olunmuşdur ki, torpaq quraqlığı şəraitində Bərəkətli-95 genotipində xNADF-MDH-ın K_m -inin cüzi artmasına baxmayaraq reaksiyanın maksimal sürəti kontrol və təcrübə variantlarında ~2,1 dəfə artmışdır (şəkil 3, cədvəl 6).



Şəkil 3. Torpaq quraqlıqı zamanıbuğda yarpaqlarında (Ç) xNADF-MDH reaksiyanın sürətinin OA qatnıqlıqından asılılıqının kine-tikası. 1-kontrol, 2 - quraqlıq.

Bərəkətli-95 genotipindən fərqli olaraq Qaraqılçıq-2 genotipinin xloroplastında hər iki variantda OA üçün K_m azalmış, ona müvafiq olaraq reaksiyanın maksimal sürəti ~2,3 dəfə artmışdır. Bərəkətli-95 genotipinin xloroplast fraksiyasında fermentativ katalizdə K_m -in aşağı və V_{max} -unyuxarı qiymət alması

Cədvəl 6. Torpaq quraqlıqı zamanıbuğdan genotiplərinin inkişafının çiçəkləmə mərhələsində yarpaqlarda NADF-MDH-in kataliz etdiyi reaksiyanın bəzi kinetik parametrləri (V_{max} -mM·mg⁻¹ zülal)

Genotip, Variant, Fraksiya		OA _s (0,1-10 mM)		NADFH (1-30 mM)		MgCl ₂ (1-30 mM)		ATF, (0,1-3 mM)		
		K_m	V_{max}	K_m	V_{max}	K_m	V_{max}	K_m	V_{max}	
Çiçəkləmə										
B-95	Xlp	K	3,03	1,80	3,70	1,0	3,33	6,67	0,85	4,0
		Q	2,67	4,00	5,00	5,0	3,03	9,09	0,77	2,0
Q-2	Xlp	K	5,00	2,00	0,75	8,3	2,78	5,44	0,94	4,0
		Q	4,00	5,33	0,67	9,2	3,13	5,67	0,78	2,0

Qeyd: Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır.

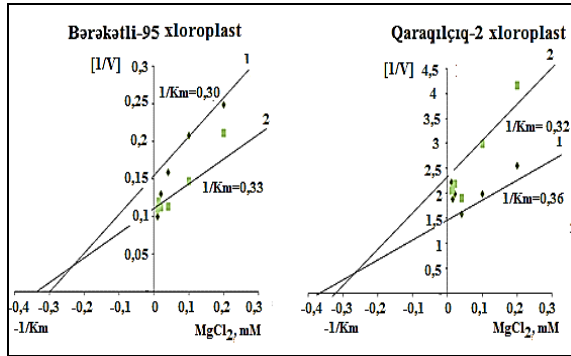
səbəbindən reaksiyanın sürəti Qaraqılçıq-2 genotipinə nisbətən quraqlıqın təsirindən daha çox artmışdır. K_m -in Qaraqılçıq-2 genotipinin xloroplast fraksiyasında az artması, V_{max} -un isə zəif azalması bu genotipin öz vegetasiyasını Bərəkətli-95 genotipi ilə müqayisədə tez başa vurmasına səbəb olan amillərdən biri hesab etmək olar.

Alınan nəticələr göstərir ki, fermentin düzünə və əksinə gedən reaksiyalarının substratları olan OA və malat bir-birinə qarşı rəqəbətli inhibitor rolunu oynayır. NADF-MDH-nin izoformalarının ferment-substrat qarşılıqlı təsiri Mixaelis-Menten mexanizmi ilə baş verir. Düzünə reaksiya zamanı əmələ gələn malat reaksiyanın sürətinə tormozlayıcı təsir göstərir və torpaq quraqlıqının təsir müddəti artdıqca malatın inhibirləşdirici təsiri daha da artmış olur.

Aktivator (MgCl₂) və inhibitorun (ATF) NADF-MDH aktivliyinə təsi-

ri. Bivalent Mg^{2+} ionlarının təsiri zamanı Bərəkətli-95 genotipinin flaq yarpaqlarının xloroplast fraksiyalarında quraqlıqda K_m -lər kontrollə müqayisədə aşağı qiymətə malik olsalar da təcrübə variantlarında reaksiyanın maksimal sürəti kontrollə müqayisədə ~1,5-2 dəfə artmışdır (şəkil 4, cədvəl 6).

Alınan nəticələr göstərir ki, buğda yarpaqlarının MH-nin xNADF-MDH-sının aktivliyinin normal və quraqlıq nümunələrində OA, NADFH və $MgCl_2$ -nin iştirakı şəraitində artması həmin birləşmələrin ferment molekulunun fəza quruluşuna stabilləşdirici təsir etməklə onun molekulunun nativ təbiətinin saxlanması ilə əlaqədardır (şəkil 4). ATF-in fermentə inhibirləşdirici təsiri zamanı Bərəkətli-95 genotipinin xloroplastlarında reaksiyanın maksimal sürəti kontrollə müqayisədə 2 dəfə azalmışdır. Qaraqılıq-2 genotipində buna oxşar nəticələr alınmışdır (şəkil 5, cədvəl 6).



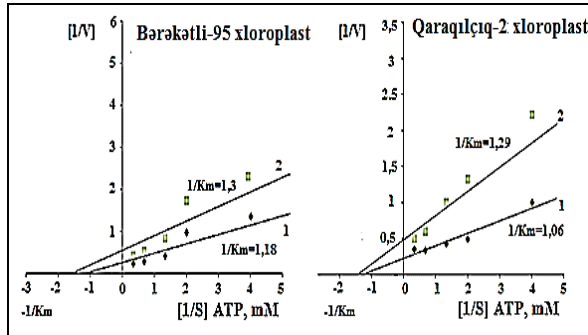
Şəkil 4. Torpaq quraqlığı zamanı buğda genotiplərinin inkişafının çiçəkləmə mərhələsində flaq yarpaqlarının MH-nin xloroplast fraksiyasında $MgCl_2$ -nin müxtəlif qatılıqlarının NADF-MDH-ya aktivləşdirici təsirinə kinetikası. 1-kontrol, 2 - quraqlıq.

Alınan nəticələr onu göstərir ki, ATF-in NADF-MDH aktivliyinə inhibirləşdirici təsiri quraqlığın davam etmə müddətindən, ontogenezin mərhələlərindən, substratın, aktivatorun və kofermentin qatılığından ciddi asılıdır. NADFH, OA və $MgCl_2$ -nin sabit dəyişməz olduğu şəraitdə bitkinin inkişafının boruyaçıxma mərhələsində ATF fermentin kataliz etdiyi reaksiyanın V_{max} -larını ~3 dəfə azaltmış və bu inhibirləşmə bitkinin inkişafının çiçəkləmə mərhələsində hər iki variantda və hər iki genotipdə 2 dəfəyə bərabər olmuşdur. Bundan fərqli olaraq bitkinin inkişafının toxum yetişmə mərhələsində ATF-in təsirindən fermentin aktivliyi nəinki inhibirlənmiş, əksinə onun aktivliyi ~50% artmışdır. Belə bir halın ATF-in NADF-MDH-nin sintezinin inhibitorunu susdurması nəticəsində mümkün ola bilməsi güman olunur.

Fermentin düzünə və əksinə gedən reaksiyalarının substratları olan OA və malatın bir-birinə qarşı rəqabətli inhibitor olması effekti torpaq quraqlığının təsirindən daha da güclənir. Quraqlığın təsirindən Mg^{2+} ionları K_m -

in eyni qiymətlərində reaksiyanın sürətini artırdığı halda ATF fermentin kataliz etdiyi reaksiyaya güclü tormozlayıcı təsir göstərir.

Qaraqılçıq-2 genotipindən fərqli olaraq Bərəkətli-95 genotipində fəal mərkəz aktivator və inhibitorların, pH-ın və temperaturun təsirindən substratı özünə birləşdirmək və onu reaksiyanın məhsuluna çevirmək üçün daha asan əlverişli konformasiya vəziyyəti almaq xassəsinə malik olur.

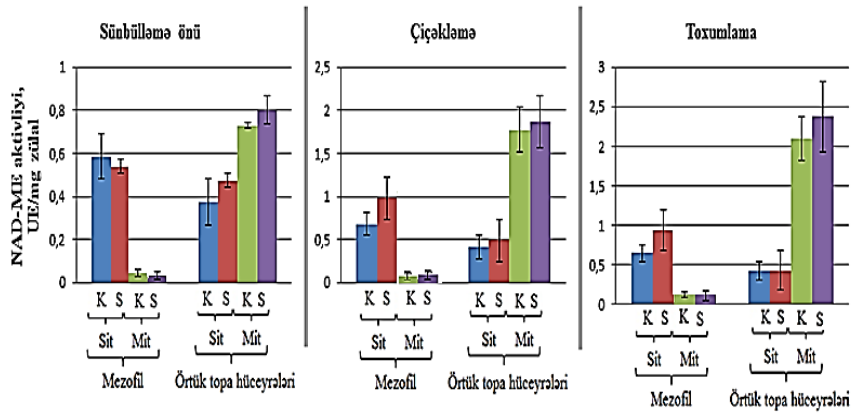


Şəkil 5. Torpaq quraqlığı zamanı buğdanın inkişafının çiçəkləmə mərhələsində flaq yarpaqlarında ATF-nin NADF-MDH-ya inhibirləşdirici təsirinin kinetikası. 1-kontrol, 2-quraqlıq.

5. Torpaq quraqlığının ali bitkilərdə dekarboksilləşdirici MDH-lara təsirinin tədqiqi

Torpaq quraqlığında amarant yarpaqlarında NAD-ME aktivliyinin, izoferment tərkibinin və subhüceyrə lokalizasiyasının tədqiqi. Müəyyən olunmuşdur ki, torpaq quraqlığı şəraitində amarantın ontogenezinin aktiv inkişaf mərhələlərində NAD-ME-in subhüceyrə lokalizasiyasına və aktivliyinə görə fərqlənən bir neçə molekulyar forması vardır. Şəkil 6-dan görüldüyü kimi, bitkinin aktiv inkişaf mərhələlərində MH və ÖTH-nin mNAD-ME-nin aktivliyi sNAD-ME aktivliyindən yüksəkdir və quraqlığın təsirindən bu fərq daha da artmışdır (şəkil 6).

Elektroforetik analizin nəticələri göstərir ki, amarant bitkisinin ontogenezindən və quraqlığın təsirindən asılı olaraq yarpaqların subhüceyrə fraksiyalarında NAD-ME-in izoferment spektrində dəyişkənlik baş verir (şəkil 7). Belə ki, MH və ÖTH-də lokalizasiya olunan sNAD-ME-in 115, ÖTH-də lokalizasiya olunan mNAD-ME-in isə 110 kDa m.k. malik olduğu aşkar olunmuşdur. Quraqlığın təsirindən ÖTH-nin mitoxondri fraksiyalarında 121 kDa m.k. malik olan bir ədəd induktiv izoforma əmələ gəlmişdir. Bitkilər normal suvarılma şəraitinə keçirildikdən 72 saat sonra 121 kDa-luq induktiv izoformanın yox olması onun adaptiv zülal olduğunu sübut edir (şəkil 7 D).

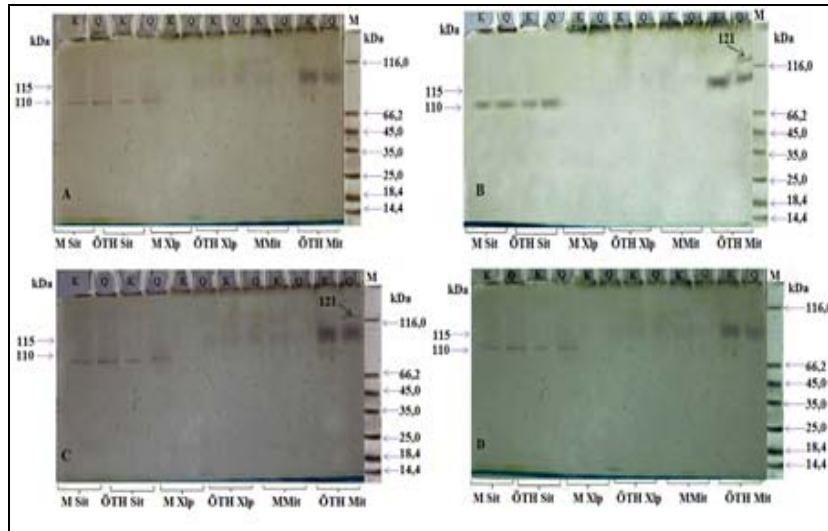


Şəkil 6. Torpaq quraqlığı zamanı amarantın aktiv inkişaf mərhələlərində yarpaqda NAD-ME aktivliyinin dəyişmə dinamikası. Sit-sitozol, Mit-mitoxondri, K-kontrol, S – stres.

Bir çox müəlliflər göstərir ki, lokalizasiyasından asılı olaraq NAD-ME-lər müxtəlif funksiyalar yerinə yetirirlər. Winning və b. NAD-ME-in yalnız mitoxondrilərdə [Winning et al., 1994], Ueno isə *A. viridis* yarpaqlarının ÖTH və vaskulyar parenxim hüceyrələrinin mitoxondrilərində lokalizasiya olduğunu müəyyən etmişdir [Ueno, 2001]. NADF- və NAD-ME-lər C_4 -fotosintezdə və KAM-metabolizmdə iştirak etməklə yanaşı bitkinin müdafiə xarakterli cavabları [Müller et al., 2008], osmotik stresə qarşı davamlılıq [Liu et al., 2007], lipid və liqninin biosintezi [Casati et al., 1997], sitozolik pH-a nəzarət [Martinoia, Rentsch, 1994] və malat tənəffüsü [Tronconi et al., 2008] kimi qeyri-fotosintetik proseslərdə də müəyyən rola malikdirlər.

Amarantın inkişaf mərhələlərində kontrol və təcrübə bitkilərində fermentin ümumi aktivliyinin hamısı MH-nin sitozolunda, 27 və 29%-i ÖTH-nin sitozolunda, 83% və 81%-i isə, uyğun olaraq, ÖTH-nin mitoxondrilərində lokalizasiya olunmuşdur ki, bu da onların yerinə yetirdiyi fizioloji funksiyaları ilə əlaqədar ola bilər (cədvəl 7).

Eprintsev və b. göstərmişlər ki, qarğıdalı yarpaqlarının MH və ÖTH-də NAD-ME-in Rf-i 0,27 olan azhərəkətli izoforması stresin təsiri ilə yaranır və mitoxondrilərdə lokalizasiya olunur [Епринцев и др., 2011].



Şəkil 7. Torpaq quraqlığı zamanı amarant yarpaqlarında NAD-ME-nin izoferment spektrinin elektroforeqramı. A-çiçəkləmə öünü; B-çiçəkləmə; C-toxum yetiştirmə mərhələləri; D-bitki toxum yetiştirmə mərhələsindən sonra yenidən normal suvarma mühitinə qaytarılmışdır.

Quraqlıq şəraitində buğda yarpaqlarında NAD-ME aktivliyinin, izoferment tərkibinin və subhüceyrə lokalizasiyasının tədqiqi. Buğda yarpaqlarında NAD-ME aktivliyi və subhüceyrə paylanması amarant yarpaqlarına oxşar baş vermişdir (cədvəl 7). Bərəkətli-95 genotipində çiçəkləmə mərhələsində NAD-ME aktivliyinin 71 və 64%-i kontrol və təcrübə bitkilərinin mitoxondri, 29 və 36%-i isə, uyğun olaraq, sitozol fraksiyada lokalizasiya olunmuşdur. Quraqlıq-2 genotipində buna oxşar nəticələr alınmışdır. Alınan nəticələr onu göstərir ki, NAD-ME, əsasən, mitoxondri fermenti olmaqla bitkinin energetik statusunun saxlanmasında iştirak edir (cədvəl 7).

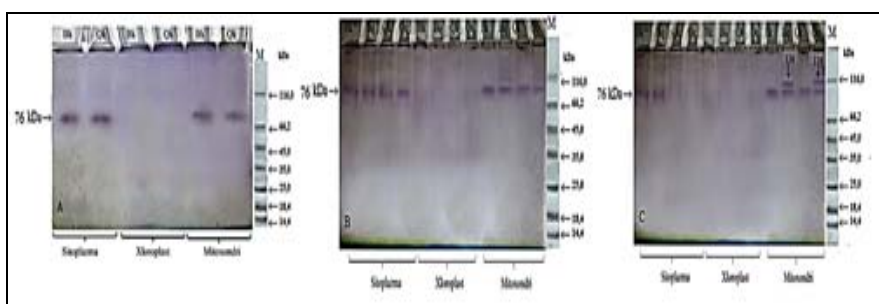
Amarantdan fərqli olaraq buğda genotiplərinin flaq yarpaqlarında sitozol və mitoxondri NAD-ME-inin 76 kDa m.k. bir ədəd konstitutiv izoforması vardır. Torpaq quraqlığının təsirindən çiçəkləmə mərhələsində mNAD-ME-in 116 kDa m.k. bir ədəd induktiv izoforması əmələ gəlmiş və vegetasiyanın sonunadək mövcud olmuşdur (şəkil 8).

Keçən əsrdə müəyyən olunmuşdur ki, FEP-sistemi fermentlərinin (FEPK, NAD-, NADF-MDH, NAD-, NADF-ME, aspartatamintransferaa (AsAT), alaninamintransferaa (AlAT)) aktivliyinin çox hissəsi buğdanın flaq yarpaqlarında və sünbül elementlərində lokalizasiya olunmuşdur. Müəlliflər göstərmişlər ki, buğdanın flaq yarpaqlarında və sünbül elementlərində NAD-ME aktivliyi

NADF-ME aktivliyindən ~6 dəfə yüksəkdir və C₄-turşular Kalvin-Benson dövrünü üçün CO₂ mənbəyi rolunu oynayırlar [Юзбеков, Шматъко, 1994].

Cədvəl 7. Torpaq quraqlığı zamanıbuğda yarpaqlarında NAD-ME və NADF-ME aktivliklərinin subhüceyrə paylanması (A-xüsusi aktivlik mM/mq zülal)

Genotip Variant	NAD-ME				NADF-ME				
	Sitozol		Mitoxondri		Sitozol		Xloroplast		
	A	%	A	%	A	%	A	%	
Amarant/Çiçəkləmə									
MH	K	0,59	100	-	-	-	-	-	-
	Q	0,87	100	-	-	-	-	-	-
ÖTH	K	0,47	26,7	1,29	83,3	-	-	-	-
	Q	0,47	29,2	1,14	80,8	-	-	-	-
Buğda/Çiçəkləmə									
Bərəkətli-95	K	2,56	29,1	6,2	70,5	0,064	4,17	1,38	95,8
	Q	2,90	36,3	5,1	63,7	0,084	6,02	1,25	94,0
Qaraqılçiq-2	K	2,70	36,5	4,7	63,5	0,052	2,78	1,64	97,2
	Q	1,60	34,0	3,1	65,9	0,011	0,90	1,26	99,1



Şəkil 8. Torpaq quraqlığı zamanıbuğda yarpaqlarında NAD-ME-nin izoferment spektrinin gel-elektroforez üsulu ilə tədqiqi. A-Boruyaxıma; B-Çiçəkləmə, C-Dəndolma mərhələləri, Bk-Bərəkətli-95 kontrol, Bq-Bərəkətli-95 quraqlıq, Qk-Qaraqılçiq-2 kontrol, Qq-Qaraqılçiq-2 quraqlıq

Torpaq quraqlığı zamanı amarant və buğda yarpaqlarında NAD-ME izoformalarının bəzi fiziki-kimyəvi xassələri. Şəkillərdən görüldüyü kimi, amarant və buğda yarpaqlarında fermentin subhüceyrə paylanmasına və elektroforetik hərəkətliyinə görə fərqlənən izoformaları molekulyar çəkirlərinə görə də bir-birindən fərqlənilir. Yarpaqlarda NAD-ME-nin konstitutiv və induktiv izoformaları iki ədəd identik subvahidlərdən ibarətdir (şəkil 7, 8).

Ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, fermentin alınma mənbəyindən,

pH-dan və L-malatın qatılığında asılı olaraq bitki NAD-ME-ləri heterodimer, heterotetramer və yaxud heterooktamer ola bilərlər [Wheeler et al., 2005; Saigo et al., 2004]. Lonq və b. qeyd etmişlər ki, *A. hypochondriacus* L. növündə NAD-ME heterodimer olub 65 kDa m.k. iki ədəd α - və 60 kDa m.k. iki ədəd β -subvahiddən ibarətdir. İmmunobloting analiz üsulu ilə α -subvahidlərin ÖTH-nin mitoxondrilərinin matriksində lokalizasiya olunduğu müəyyən olunmuşdur [Long et al., 1994].

Torpaq quraqlığı zamanı amarant və buğda yarpaqlarında NAD-ME izoformalarının katalitik xassələrinin tədqiqi. Amarant yarpaqlarında NAD-ME reaksiya mühitinin pH-nın geniş (6-8) həddlərində katalitik aktivlik göstərməsinə baxmayaraq pH-in 7 qiymətində o daha çox aktivliyə malik olur. Belə hesab etmək olar ki, pH-in 6,8-7,2 qiymətlərində [ES] kompleksinin əmələ gəlməsi və reaksiyanın məhsullarına parçalanması asanlaşır. pH-in 6,0-6,8 və 7,2-8,0 həddlərində isə əksinə K_m artsa da V_{max} getdikcə azalmışdır. Amarantdan fərqli olaraq buğda yarpaqlarının MH-nin sitozol fraksiyalarında NAD-ME reaksiyası üçün mühitinin optimal reaksiyası pH-nın 7,4 qiymətində baş verir (cədvəl 8).

Amarant yarpaqlarının hər iki toxumasının, Qaraqılçiq-2 buğda genotipinin MH-nin sitozol və mitoxondri, Bərəkətli-95 genotipinin isə mitoxondri NAD-MDH-nin optimum temperaturları bir-birinə yaxın olub 40°C-yə bərabərdir. Bərəkətli-95 genotipinin sNAD-ME-nin optimum temperaturu isə 40-50°C həddündədir. Optimal temperaturda fermentin aktivliyinin artması aktiv mərkəzi təşkil edən aminturşuların funksional qruplarının dissosiasiyası, onların substratla birləşmək və onu reaksiyanın məhsuluna çevirmək üçün daha əlverişli konformasiya vəziyyəti alması, yüksək temperaturda onun aktivliyinin itməsini isə ferment zülalının denaturasiyasın ilə izah etmək olar. Alınan nəticələr NAD-ME-in termostabil ferment olduğunu göstərir.

Reaksiyanın sürətinin substratın qatılığında asılılığı. Fermentin kinetik xassələrindən biri də substratlar üçün Mixaelis-Menten sabitinin (K_m) və reaksiyanın maksimum sürətinin (V_{max}) təyiniidir. Hər bir ferment üçün K_m və V_{max} müəyyən şəraitdə sabitdir.

8-ci cədvəldən görüldüyü kimi amarant yarpaqlarında [S_{malat}]-ın miqdarı 10 mM olduqda kontrol və stres nümunələrində V_{max} , uyğun olaraq, 2,4 və 3,9 EU/mg zülal, K_m isə 1,15 və 1,9 mM olmuşdur.

Reaksiya sürətinin substratın qatılığında (L-malat) asılılığı qrafikinə görə amarant və buğda genotiplərində kontrol və su stresində mNAD-ME izoformalarında ferment-substrat qarşılıqlı təsir oxşar olub Mixaelis-Menten mexanizmi ilə baş verir və ferment substrata qarşı heç bir allosteriklik göstərmir.

Aktivatorun (MnCl₂) və inhibitorun (ATF) NAD-ME aktivliyinə təsiri. Müəyyən olunmuşdur ki, amarant yarpaqlarında MH və ÖTH-nin sitozolunda MnCl₂-nin 3,0 mM qatılığında quraqlıq təsirindən reaksiyanın V_{max}-u kontrola nisbətən ~2 dəfə artmışdır. Cədvəl 8-dən görüldüyü kimi bu fraksiyada fermentin V_{max}-u kontrolla müqayisədə ~4,5 dəfə yüksəkdir (cədvəl 8).

Cədvəl 8. Quraqlıq şəraitində amarant və buğda genotiplərinin yarpaqlarında NAD-ME-in kataliz etdiyi reaksiyanın kinetik parametrləri (K_m-mM, V_{max}-EU/mq zülal)

Toxuma, Variant, Fraksiya	NAD, (1-50 mM)		L-malat, (1-50 mM)		MnCl ₂ , (1-50 mM)		ATF, (0,1-3 mM)		pH opt	T, °C opt		
	K _m	V _{max}	K _m	V _{max}	K _m	V _{max}	K _m	V _{max}				
<i>Amaranthus cruentus</i> L.												
MH	K	Sit	4,00	1,66	7,0	1,60	22,2	0,480	1,35	2,56	7,0	40
		Mit	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Q	Sit	3,45	0,80	7,6	1,20	23,8	1,00	1,41	2,22	7,0	40
		Mit	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ÖTH	K	Sit	0,62	2,00	5,5	1,00	20,0	0,90	1,21	4,17	7,0	40
		Mit	4,45	1,67	4,5	1,20	1,25	4,00	1,35	8,33	7,0	40
	Q	Sit	4,50	10,0	7,6	2,00	14,9	2,00	1,28	2,70	7,0	40
		Mit	4,76	3,33	4,5	1,90	15,2	18,9	1,59	5,00	7,0	40
<i>Bərəkətli-95</i>												
MH	K	Sit	0,40	55,5	0,31	2,00	0,31	0,90	5,00	1,54	7,4	40-50
		Mit	0,29	27,1	0,23	1,43	0,25	10,0	2,86	1,25	7,4	40-50
	Q	Sit	0,48	100,0	0,31	2,5	0,33	20,0	4,00	2,04	7,4	40-50
		Mit	0,29	50,0	0,25	3,33	0,22	15,4	2,78	0,90	7,4	40-50
<i>Qaraqılçiq-2</i>												
MH	K	Sit	0,36	5,00	0,25	10,0	0,26	0,90	3,33	3,85	7,4	40-50
		Mit	0,25	25,0	0,31	20,0	0,25	6,25	3,33	10,0	7,4	40-50
	Q	Sit	0,35	2,00	0,33	20,0	0,24	13,3	2,50	6,67	7,4	40-50
		Mit	0,22	13,3	0,27	14,3	0,26	11,8	5,00	6,67	7,4	40-50

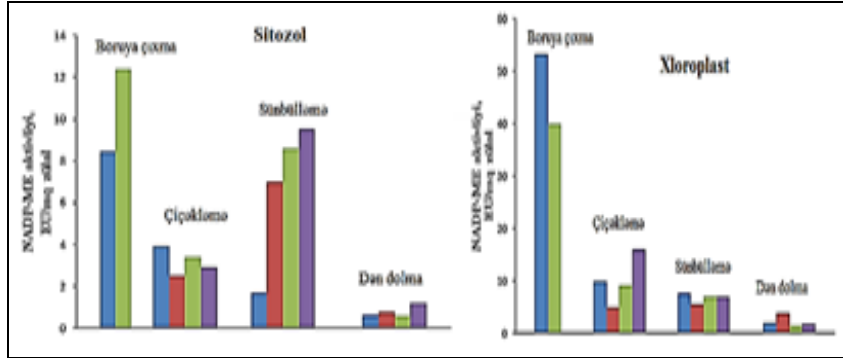
Qeyd: Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən aşağıdır

Amarant yarpaqlarında olduğu kimi buğda genotiplərinin sitozol və mitoxondrilərində də MnCl₂-nin təsiri ilə NAD-ME aktivliyi ~2 dəfə artmış və bu göstərici Bərəkətli-95 genotipində Qaraqılçiq-2 genotipinə nisbətən daha yüksək qiymət almışdır (cədvəl 8).

Həmin cədvəldən görüldüyü kimi amarant və buğda yarpaqlarında ATF 2-3 mM qatılıqlarda NAD-ME aktivliyinə daha çox inhibirləşdirici təsir göstərir. Bitkilərin yarpaqlarının bütün fraksiyalarında ATF-in inhibirləşdirici təsirindən fermentin V_{max}-nin qiyməti ~0,5-2,0 dəfəyədək azalmışdır.

6. Buğda yarpaqlarında NADF-ME-in tədqiqi. Buğda genotiplərinin

flaq yarpaqlarında quraqlıqdan əvvəl xNADF-ME-in aktivliyi sNADF-ME-inin aktivliyindən 3-6, çiçəkləmə mərhələsində isə ~2-4 dəfə yüksək olsa da növbəti mərhələlərdə bərabərləşmiş və sonda azalaraq ən aşağı həddə çatmışdır. Qaraqılçiq-2 genotipində sNADF-ME, Bərəkətli-95 genotipində isə xNADF-ME yüksək katalitik aktivliyə malik olduğu müəyyən olunmuşdur (şəkil 9).



Şəkil 9. Torpaq quraqlığı zamanı buğda genotiplərinin yarpaqlarında NADF-ME aktivliyinin dəyişmə dinamikası. ■ Bərəkətli-95 sitozol kontrol, ■ Bərəkətli-95 sitozol quraqlıq, ■ Qaraqılçiq-2 sitozol kontrol, ■ Qaraqılçiq-2 sitozol quraqlıq, ■ Bərəkətli-95 xloroplast kontrol, ■ Bərəkətli-95 xloroplast quraqlıq, ■ Qaraqılçiq-2 xloroplast kontrol, ■ Qaraqılçiq-2 xloroplast quraqlıq. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır

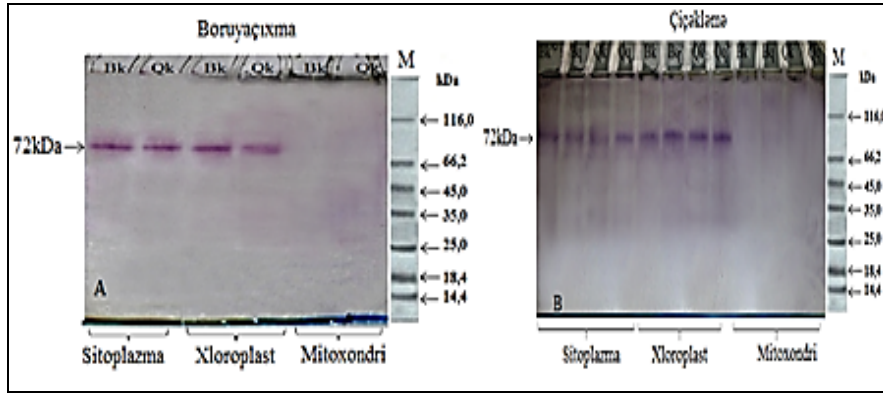
Cədvəl 7-dən göründüyü kimi, buğdanın inkişafının çiçəkləmə mərhələsində NADF-ME-in ümumi aktivliyinin 95-99%-i hər iki buğda genotipinin xloroplast, cəmi 1-5%-i isə sitozol fraksiyasında lokalizasiya olunmuşdur ki, bu da NADF-ME-in buğda genotiplərinin yarpaqlarında əsasən onun qeyri-fotosintez funksiyası ilə bağlı olduğunu göstərir.

Gel-elektroforez üsulu ilə müəyyən olunmuşdur ki, buğda genotiplərinin aktiv inkişaf mərhələlərində yarpağın MH-nin sitozol və xloroplastlarında NADF-ME-in 72 kDa m.k. bir izoforması vardır (şəkil 10).

Torpaq quraqlığı zamanı buğda yarpaqlarında NADF-ME-in bəzi fiziki-kimyəvi və kinetik xassələrinin tədqiqi. Qeyd olunduğu kimi NADF-ME-in Rf-i 0,29 və m.k. 72 kDa olan bir izoforma MH-nin sitozolunda və xloroplastlarında lokalizasiya olunmuş və quraqlığın təsirindən onun izoferment spektrində izoforma dəyişkənliyi baş verməmiş, yalnız zülalların miqdarında nəzərə çarpacaq artım müşahidə olunmuş və buna müvafiq olaraq fermentin aktivliyi də yüksək olmuşdur. Buğdada NADF-ME hər birinin

molekul çəkisi 36 kDa olaniki identik subvahiddən ibarətdir (şəkil 10).

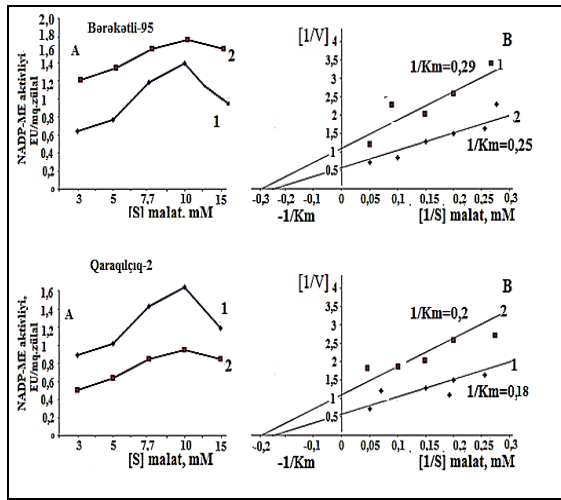
Amarant və buğda genotiplərində NADF-ME-nin kataliz etdiyi reaksiyanın kinetik parametrlərinə (K_m , V_{max}) reaksiya mühitinin pH-nın təsiri tədqiq edilmiş və alınan nəticələr 9-cu cədvəldə göstərilmişdir. Cədvəldən göründüyü kimi fermentin katalitik effektivliyi pH-ın 6,8-7,2 qiymətlərində maksimuma çatmış, pH-ın növbəti artımı zamanı reaksiyanın sürəti azalmışdır.



Şəkil 10. Torpaq quraqlığı zamanı buğda genotiplərinin yarpaqlarında NADF-ME-in izoferment spektrinin gel-elektroforez üsulu ilə tədqiqi. A-Boruyaxıxma; B-Çiçəkləmə, Bk-Bərəkətli-95 kontrol, Bq-Bərəkətli-95 quraqlıq, Qk-Qaraqılçiq- 2 kontrol, Qq-Qaraqılçiq-2 quraqlıq.

Digər MDH sistemi fermentlərində olduğu kimi buğda yarpaqlarında lokalizasiyasından asılı olmayaraq NADF-ME də geniş pH optimumuna malikdir (pH 6,9-7,9). Buna baxmyaraq ferment sitozol fraksiyasında pH-ın 7,1-7,5, xloroplast fraksiyasında isə 6,9-7,5 qiymətlərində optimal aktivliyə malik olur. Fermentin optimal temperatur həddi isə subhüceyrə lokalizasiyasından asılı olaraq 30-50°C hüdudunda olur. Torpaq quraqlığı şəraitində və optimum temperaturda fermentin aktivliyinin artması həmin şəraitdə fermentin lokalizasiyasına, fizioloji funksiyasına və molekul kütləsinə görə tamamilə oxşar olan davamlı izoformalarının sintezi ilə izah oluna bilər (cədvəl 9).

Reaksiyanın sürətinin substratın qatılığından asılılığı. NADF-ME aktivliyinin 95-98%-i xloroplastlarda lokalizasiya olunmuşdur. Şəkil 11 və 9-cu cədvəldən göründüyü kimi malatın aşağı qatılıqlarında reaksiyanın sürəti fermentativ kinetikaya uyğun olaraq artsa da yuxarı qatılıqlarda azalmışdır.



Şəkil 11. Torpaq quraqlığı zamanı buğda yarpaqlarının MH-nin xloroplastlarında NADP-ME aktivliyinin substratın qatılığından asılılığının kinetikasi. 1-kontrol, 2 - quraqlıq, A-Mixaelis-Mentenə, B-Laynuiver-Berkə görə.

Müəyyən olunmuşdur ki, buğda genotiplərində bitkinin inkişafının çiçəkləmə mərhələsində torpaq quraqlığının təsirindən sNADP-ME-in kataliz etdiyi reaksiyanın V_{max} -u $\sim 2,5$ dəfə artır. Bu artıma stres zamanı Bərkətli-95 genotipində çox, Qaraqılıq-2 genotipində isə az substrat sərf etməklə nail olunmuşdur (cədvəl 9). Buğda genotiplərində xNADP-ME-nin aktivliyinin öyrənilməsi zamanı müəyyən olunmuşdur ki, quraqlığın təsirindən K_m -in dəyişməsi sitozol fraksiyaya uyğun baş verir və fermentin aktivliyi ~ 2 dəfə artır.

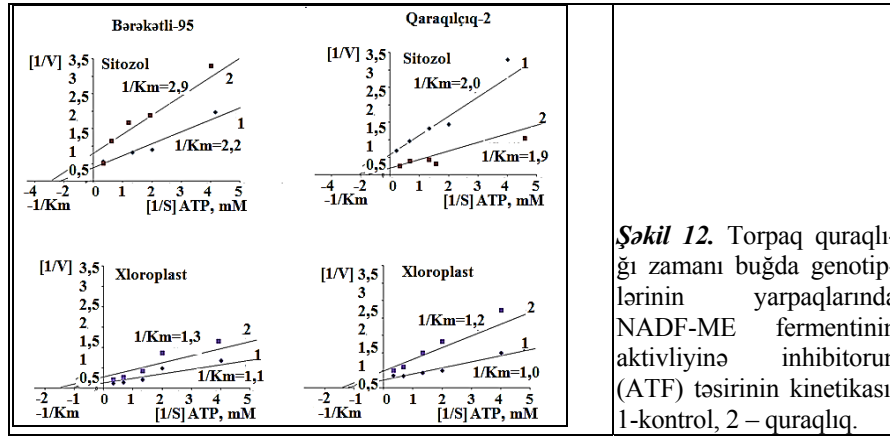
Cədvəl 9. Torpaq quraqlığı zamanı buğda yarpaqlarında NADP-ME-in kataliz etdiyi reaksiyanın bəzi kinetik parametrləri (K_m -mM; V_{max} -mM/mq zülal)

Toxuma, Variant, Fraksiya		NADP		L-malat		MnCl ₂		ATP		
		K_m	V_{max}	K_m	V_{max}	K_m	V_{max}	K_m	V_{max}	
Bərkətli-95/Çiçəkləmə mərhələsi										
MH	K	Sit	7,7	2,0	5,2	0,3	4,6	2,5	0,5	8,0
		Xlp	0,8	5,0	3,5	0,9	2,0	2,7	0,9	2,5
	Q	Sit	4,0	3,3	5,6	0,8	3,7	3,5	0,4	4,0
		Xlp	1,0	6,7	4,0	2,0	1,7	5,0	0,8	1,3
Qaraqılıq-2/Çiçəkləmə mərhələsi										
MH	K	Sit	3,3	1,0	4,9	0,4	5,6	2,7	1,0	5,0
		Xlp	1,4	5,0	5,6	0,8	5,6	3,1	0,5	6,7
	Q	Sit	5,0	3,4	4,4	1,0	5,9	3,3	0,9	2,0
		Xlp	0,6	10,0	5,0	1,8	5,9	3,4	0,8	1,7

Qeyd: Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən aşağıdır.

Şəkil 11-də malatın fermentin aktivliyinə inhibirləşdirici təsirinin əsas səbəblərindən biri kimi quraqlıqda malatın yüksək qatılığının təsirindən xloroplastların parçalanması və bununla da fermentin aktivliyinin zəifləməsi göstərilir. C₃-bitkilərdən fərqli olaraq C₄-bitkilərdə ferment xloroplastlarda malatın dekarboksilləşməsi reaksiyasını daha fəal kataliz edir və fotosintezin ilkin substratlarla təmin edilməsində mühüm rol oynayır.

Aktivatorun (MnCl₂) və inhibitorun NADP-malik enzim aktivliyinə təsiri. Müəyyən olunmuşdur ki, buğda genotiplərində MnCl₂ 0,5-1,0 mM qatılıqlarında NADF-ME aktivliyinə optimal təsir edir. Belə ki, K_m-in aşağı qiymətlərində ferment yüksək V_{max}-a və, əksinə, K_m-in yuxarı qiymətlərində aşağı V_{max}-a malik olmuşdur. Alınan nəticə onu göstərir ki, NADF-ın optimal qatılığında K_m-in aşağı qiymətlərində ferment az substrat sərf etməklə reaksiyanı sürətlə kataliz edir. Reaksiya zamanı daha çox substratın sərf olunması və reaksiyanın V_{max}-nın aşağı qiymət alması metabolizmdə nizam-sızlığın olduğunu göstərir və bu zaman bitki stresin təsirinə qarşı davamsız olur (şəkil 12, cədvəl 9).



Şəkil 12 və cədvəl 9-dan görüldüyü kimi ATF götürülən buğda genotiplərinin yarpaqlarında MH-nin sitozol və xloroplast NADF-ME-nin aktivliyinə güclü inhibirləşdirici təsir edir (~2-4 dəfə) və bu göstərici quraqlığın təsirindən daha da artır. Şəkildən görüldüyü kimi quraqlıq davamlılığından asılı olmayaraq hər iki buğda genotipində ATF NADF-ME aktivliyinə inhibirləşdirici təsiri oxşar olsa da xloroplast lokalizasiyalı ferment inhibitorun təsirinə qarşı daha həssasdır. Bütün bunlar onu göstərir ki, amarant və buğda yarpaqlarında MDH-lar geniş, ME-lər isə aşağı izoferment spektrinə ma-

likdirilər ki, bu da onların subhüceyrə paylanması, fizioloji funksiyaları, adaptiv xassəyə və yüksək növlərərası müxtəlifliyə malik olması ilə bağlıdır.

7. Duz stresinin buğda genotiplərinin yarpaq və kök sistemi hüceyrələrində KA, NAD-MDH, FEPK və H⁺-nasoslarının aktivliklərinə təsiri. Müəyyən olunmuşdur ki, NaCl-un 10-200 mM qatılıqlarında kökdə protonların ayrılma sürəti (ΔV_H^+), aşağıməhsuldar Qırmızı buğda genotipində yüksək sürətlə getsə də NaCl-un 200-300 mM qatılıqlarında hər üç genotipdə ΔV_H^+ -innisbi paralel azalması baş vermişdir. Bu zaman yarpaq və kökdə, NaCl-un 10-200 mM qatılıqlarında KA və FEPK aktivlikləri Qırmızı buğda genotipində Qaraqılçiq-2 və Bərəkətli-95 ilə müqayisədə daha yüksək olsa da 200-300 mM qatılıqlarında Qaraqılçiq-2 genotipi daha çox duza davamlılıq göstərmiş, KA və FEPK fermentlərinin aktivlikləri digər iki genotipdən fərqli olaraq artmışdır (cədvəl 10).

Cədvəl 10. Duz stresinin buğdanın yarpaq və kökündə KA, RBFK, NAD-MDH və H⁺-nasoslarının aktivliyinə təsiri

Növ			NaCl-un qatılığı (mM)						
	Ferment	Orqan	K	10	100	150	200	250	300
Bərəkətli-95	KA	yarpaq	1,7	1,4	1,78	1,84	2,8	2,75	1,11
		kök	1,8	1,6	1,65	1,65	2,5	2,53	1,0
	FEPK	yarpaq	2,6	2,8	3,16	4,16	5,1	1,39	0,91
		kök	1,9	2,0	3,1	3,9	4,2	0,99	0,001
	NAD-MDH	yarpaq	13,6	19,7	25,6	28,2	34,8	46,3	46,2
		kök	4,1	7,0	19,0	18,3	21,1	34,0	42,0
$\Delta H \cdot 10^{-4}$ ekv	kök	0,2	0,14	0,31	0,98	0,8	0,16	0,01	
Qaraqılçiq-2	KA	yarpaq	1,3	1,69	1,72	1,8	1,9	1,9	0,5
		kök	0,7	1,2	1,65	1,65	1,65	1,11	0,4
	FEPK	yarpaq	1,9	2,85	2,93	3,8	4,98	3,2	1,09
		kök	1,9	2,0	2,5	3,5	4,5	3,01	0,6
	NAD-MDH	yarpaq	13,2	23,1	28,9	30,5	33,3	43,9	44,0
		kök	6,9	10,8	21,3	22,0	26,6	37,1	41,0
$\Delta H \cdot 10^{-4}$ ekv	kök	0,2	0,23	0,47	0,92	0,49	0,12	0,01	
Qırmızı buğda	KA	yarpaq	1,9	1,9	2,2	2,5	3,0	1,9	1,0
		kök	1,8	2,1	2,5	3,0	3,0	1,43	0,6
	FEPK	yarpaq	3,2	3,2	3,44	6,3	7,85	2,1	1,2
		kök	1,2	2,4	3,1	4,9	5,7	2,0	0,6
	NAD-MDH	yarpaq	9,2	14,2	25,7	29,3	40,1	45,9	50,0
		kök	4,3	9,8	18,9	23,3	28,4	40,0	40,2
$\Delta H \cdot 10^{-4}$ ekv	kök	0,3	0,24	0,49	0,88	0,51	0,15	0,01	

Qeyd: Bərəkətli-95, Qaraqılçiq-2, Qırmızı buğda genotiplərində, uyğun olaraq, II, V və II bioqrupun cücartilərindən istifadə olunmuşdur. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır.

NAD-MDH aktivliyi Qaraqılçiq-2 genotipinin yarpaq və köklərində du-

zun 10-200 mM qatılıqlarında artsa da 200-300 mM qatılıqlarda Qırmızı buğda və Bərəkətli-95 genotiplərindən fərqli olaraq azalmışdır. Cədvəldən görüldüyü kimi NaCl-un müxtəlif qatılıqlarında kökdə NAD-MDH kontrollerlə müqayisədə təqribən 10, yarpaqda isə kontrollerlə müqayisədə 3-5 dəfə artmışdır (cədvəl 10).

Yüksək duz qatılığının təsirindən buğdanın yarpaqlarında KA aktivliyinin azalması, kök sistemi hüceyrələrində bu fermentlə H^+ -nasoslarının aktivliyinin vegetasiyanın sonuna qədər dəyişməz qalması kök hüceyrələrində H^+ -nasosları ilə KA fermenti uzlaşmış fəaliyyət göstərməklə ali bitkilərin stressə qarşı davamlılığının yaranmasında mühüm rol oynadığını göstərir. Belə ki, stressin təsiri zamanı KA kök hüceyrələrində tənəffüsdə əmələ gələn CO_2 -nin utilizasiyasında iştirak edir. KA reaksiyasının məhsullarından biri olan CO_2 NAD-MDH və FEPK vasitəsi ilə HCO_3^- və üzvü turşular şəklində metabolizmə qoşulursa, reaksiyanın ikinci məhsulu olan protonlar H^+ -nasosları ilə ətraf nühiyə verilməklə kök hüceyrələrində ion mübadiləsinin tənzimində iştirak edir və spesifik rizoferanın yaranmasına səbəb olur. Bununla bərabər kök sisteminə H^+ -nasoslarının aktivliyi ilə karbon metabolizmi fermentlərinin aktivliyi arasında müsbət korrelyasiya müəyyən olunmuşdur.

Belə güman edilir ki, H^+ -nasoslarının aktivliyi və fotosintezin bəzi fermentlərinin aktivliklərinin dəyişmə dinamikası arasında olan əlaqələr yüksək məhsuldar bitki genotiplərinin introduksiyası və seleksiyası zamanı valideyn formaların seçilməsində biokimyəvi marker kimi istifadə oluna bilər.

NƏTİCƏLƏR

1. Müəyyən olunmuşdur ki, torpaq quraqlığı şəraitində quraqlıqadavamlı buğda genotiplərinin inkişafının çiçəkləmə, sünbülləmə və dəndolma mərhələlərində yarpaq və sünbül elementlərində C_4 -tsikli fermentlərinin aktivliyinin intensiv artması, sonrakı mərhələlərdə isə azalması onların ekstremal şəraitə adaptasiyası prosesində iştirakını göstərir.
2. Aşkar olunmuşdur ki, NAD-MDH fermenti quraqlıqadavamlı az məhsuldar buğda genotiplərində ən yüksək, quraqlıqadavamsız yüksəkməhsuldar genotiplərdə orta, quraqlıqadavamlı yüksəkməhsuldar genotiplərdə isə ən aşağı aktivliyə malikdir. İlk dəfə müəyyən olunmuşdur ki, amarant və buğda yarpaqlarında NAD-MDH-in ümumi aktivliyinin $\sim 3/4$ hissəsi mitoxondridə, $1/4$ hissəsi isə sitozolda lokalizə olunmuşdur.
3. İlk dəfə olaraq quraqlığın təsirindən çiçəkləməni mərhələdə amarant yarpaqlarının MH-in mitoxondrilərində NAD-MDH-in 58 kDa, ÖTH-nin mitoxondrilərində 58 kDa və 72 kDa izoformaları, toxumyetişmə mərhə-

- ləsində isə MH-in sitozolunda 72 kDa və 77 kDa, ÖTH-nin sitozolunda isə 68 kDa izoformalarının əmələ gəldiyi göstərilmişdir.
4. Müəyyən edilmişdir ki, quraqlığın təsirindən Bərəkətli-95 və Qaraqılçiq-2 genotiplərinin mitoxondrilərində NAD-MDH-in 66 kDa molekullu izoforması və Bərəkətli-95 genotipinin sitozolunda 82 kDa molekullu izoforması, xloroplastlarında isə NADF-MDH-in 90 kDa molekullu induktiv izoformaları əmələ gəlir.
 5. Aşkar olunmuşdur ki, MDH sistemi fermentlərinin izoformaları geniş pH (6,8-8,5), temperatur optimumuna (40-55°C) və subhüceyrə fraksiyalarından asılı olaraq öz substratı olan oksalasetata qarşı yüksək, malata qarşı isə aşağı həssaslığa malikdirlər. ATF-in fermentin izoformalarına inhibir-ləşdirici təsiri torpaq quraqlığı şəraitində daha da artır. Ferment-substrat qarşılıqlı təsirin Mixaelis-Menten mexanizmi ilə baş verdiyi və fermentlərin öz substratına qarşı heç bir allosteriklik göstərmədikləri müəyyən-ləşdirilmişdir.
 6. Göstərilmişdir ki, amarantın inkişafının çiçəkləmə mərhələsində NAD-ME-in ümumi aktivliyinin orta hesabla 27%-i ÖTH-in sitozolunda, 73%-i isə mitoxondrilərində, MH-in isə yalnız sitozolunda lokalizasiya olunmuşdur. NAD-ME-nin MH və ÖTH-in sitozolunda lokalizasiya olunan 110 kDa, ÖTH-in mitoxondrilərində isə 115 kDa molekullu konstitutiv izoforması vardır və quraqlığın təsirindən ÖTH-in mitoxondrilərində əmələ gələn 121 kDa molekullu induktiv izoformanın normal suvarılma şəraitinə qaytarılan bitkilərdə 72 saat sonra itməsi onun adaptiv zülal olduğunu sübut edir.
 7. Buğda genotiplərinin inkişafının boruyaçıxma mərhələsində NAD-ME-nin 76 kDa molekullu bir ədəd konstitutiv izoformasının ümumi aktivliyinin orta hesabla 63%-i mitoxondridə, 37%-nin isə sitozolda lokalizə olduğu aşkar olunmuşdur. Bitkinin inkişafının çiçəkləmə mərhələsində quraqlığın təsirindən mitoxondridə NAD-ME-in 116 kDa molekullu yeni izoformasının induksiya olduğu müəyyən olunmuşdur.
 8. Göstərilmişdir ki, NADF-ME-in 72 kDa molekullu izoformasının aktivliyinin ~94%-i buğda yarpaqlarının xloroplastlarında lokalizə olunmuşdur.
 9. Müəyyən olunmuşdur ki, amarant bitkisinin reproduktiv orqanlarının formalaşması mərhələlərində quraqlığın təsirindən malat metabolizmində iştirak edən fermentlərin aktivləşməsi və lokalizasiyasına görə fərqlənən izoformaların spektrində baş verən dəyişikliklər MH-də C₄-dikarbon turşularının sintezinin və ÖTH-də Kalvin-Benson dövrünün stimullaşdırılmasına səbəb olur.

10. İlk dəfə olaraq duz stresi şəraitində buğda bitkisinde karbon və malat metabolizmi fermentlərinin aktivliyi ilə kök hüceyrələrində H^+ -nasoslarının aktivliyi arasında korrelyasiyanın olduğu aşkar olunmuşdur.

TÖVSIYYƏLƏR

1. Quraqlığa davamlılığına və məhsuldarlığına görə fərqlənən, müxtəlif stres şəraitlərində yetişdirilən buğda genotiplərində KA, Rubisco, malat metabolizmində iştirak edən fermentlərin və H^+ -nasoslarının tədqiq olunması zamanı müşahidə olunan qanunauyğunluqlar yüksək məhsuldar və davamlı genotiplərin seleksiyasında marker kimi istifadə oluna bilər.
2. Yüksək məhsuldar genotiplər almaq üçün valideyn forma olaraq məhsuldar genotipin II və V, aşağı məhsuldar genotipin isə I bioqrupuna aid olan bitkilər, stresə davamlı genotiplərin seleksiyası zamanı isə məhsuldarlığından asılı olmayaraq IV və V bioqruplara aid olan bitkilər valideyn forma kimi götürülməlidir.
3. Yüksək məhsuldar və stresə davamlı genotiplərin seleksiyası zamanı I, II və V bioqrupa aid olan bitkilərin IV və V bioqruplara aid olan bitkilərlə çarpazlaşmasından alınan bitkilərdən istifadə olunması məqsədəuyğundur.

Dissertasiya mövzusu üzrə dərc olunan elmi işlərin siyahısı

1. Бабаев Г.Г., Новрузова З.М., Дашдамирова Г.М., Гулиев Н.М., Алиев Д.А. Анатомо-морфологические особенности вегетативных органов и ключевые ферменты фотосинтеза листьев *Amaranthus cruentus* L. / Мат. IX Междунар. Симпозиума “Нетрадиционное растениеводство. Этология, Экология и Здоровье”. Алушта: 2000, с. 403-404.
2. Bayramov Sh.M., Abdullayeva E.B., Babayev H.G., Allahverdiyev T.I., Guseynova S.A., Guliev N.M. and Aliev J.A. Photosynthetic enzymes in different wheat genotypes grown under drought conditions // PPB (An official Journal of the Federation of European Societies of Plant Physiology (FESPP). 12th Congress of the Federation of European Societies of Plant Physiology (FESPP), 2000, v. 38, S.11-63
3. Бабаев Г.Г., Алиев Д.А. H^+ -насосы корневой системы пшениц Азербайджанской селекции и сортовые различия / Труды IV Междунар. Симп. “Новые и нетрадиционные растения и

- перспективы их использования”. Москва: 2001, т. III, с. 413-415
4. Бабаев Г.Г., Идаятов Р.Б. Активность КА, РБФКО и ФЕПК в генотипах пшеницы различной продуктивности // Известия НАН Азербайджана, сер. биол. наук. 2002, №1-6, с. 108-117
 5. Гулиев Н.М., Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М., Алиев Д.А. Очистка, свойства и локализация двух форм карбоангидразы листьев *Amaranthus cruentus* L. // Физиология растений, 2003, т. 50, №2, с. 238-245
 6. Babayev H.Q., Bayramov Ş.M., Quliyev N.M. Amaranat yaprakları karboanhidrazasının izoenzimleri ile kataliz olunan CO₂-nin hidratasyon reaksiyonunun kinetikası / Türkiye XIII Biyoloji Kongresinin Toplumu. Çanakqale: 2003, s. 212-217
 7. Бабаева З.Б., Бабаев Г.Г., Аскерова Р.Г. Новый адвентивный вид рода *Amaranthus* L. во флоре Азербайджана и анатомические строение его вегетативных органов // Доклады НАН Азербайджана, 2003, т. LIX, №1-2, с. 225-229.
 8. Zeynalov S.E., Bayramov Ş.M., Babayev H.Q., Quliyev N.M. Təbii şəraitdə becərilmiş müxtəlif buğda genotiplərinin yarpaqlarında karbonun ilkin fiksasiyasında iştirak edən fermentlərin aktivliklərinə quraqlığın təsiri // AMEA-nın Xəbərləri,biolo. elm. seriyası, 2005, №1-2, s. 3-9
 9. Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М., Бабаева З.Б., Касумова Г.Дж., Халыгзаде М.Н., Касумова Ф.И., Гулиев Н.М. Экологическая характеристика, содержания пигментов и активность некоторых ферментов ФЕП-метаболизма в листьях двух видов амаранта / Сборник Научных Трудов. „Химия, Технология. Медицина “. М.: 2006, т. XVII, с. 247-251
 10. Балакишиева Г.Ш., Бабаев Г.Г., Гулиев Н.М. Активность ферментов, участвующие в первичных реакциях фиксации CO₂ в фотосинтезирующих органах C₄-растений амаранта / Мат. Междунар. Конференции “Актуальные проблемы Ботаники, Экологии и Биотехнологии”. Киев: 2006, с. 131-132
 11. Бабаев Г.Г., Зейналова М.Г., Байрамов Ш.М., Халыгзаде М.Н., Гулиев Н.М. Активность некоторых ферментов C₃- и C₄-цикла углерода в различных органах амаранта и нута // Известия НАН Азербайджана, сер. биол. наук, 2006, №5-6, с. 13-22
 12. Babayev H.Q. Quraqlıq stressi zamanı bəzi birləpəli və ikiləpəli C₃-və C₄-bitkilərin ontogenezinə karbon metabolizmi fermentlərinin müqayisəli tədqiqi // Azərbaycan MEA Botanika İnstitutunun Elmi

Əsərləri, 2007, XXVII cild, s. 240-244

13. Мехвалыева У.А., Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М. Зависимость активности ферментов метаболизма углерода от стрессовых условий внешней среды в листьях генотипов пшеницы при фотосинтезе / Мат. II Междунар. Конфер. Молодых ученых “Биология: от молекулы до биосферы”. Харьков: 2007, с. 241-242
14. Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М., Новрузов Е.А., Балакишиева Г.Ш., Гулиев Н.М. Стабилизирующие действие NaCl и ДТТ на активность карбоангидразы и субклеточная распределения этого фермента в листьях амаранта // Труды Института Ботаники НАН Азербайджана, 2008, т. XXVIII, с. 213-217
15. Guliev N., Bayramov Sh., Babayev H. Effect of water deficit on Rubisco and carbonic anhydrase activities in different wheat genotypes / Proc. of the 14th International Congress of Photosynthesis “Photosynthesis. Energy from Sun”. Scotland: Glasgow, 2007 (2008), v. II, p. 1465-1468
16. Мехвалыева У.А., Гулиев Н.М., Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М., Халыгзаде М.Н. Некоторые эколого-физиологические особенности и функционирование ферментов метаболизма углерода у двух видов амаранта / Сборник Научных Трудов III Междунар. Научной Конференции” Теоретические и Прикладные аспекты Биохимии и Биотехнологии Растений “. Минск: 2008, с. 455-458.
17. Бабаев Г.Г. Влияние ингибирующих агентов и факторов внешней среды на активность карбоангидразы листьев *Amaranthus cruentus* L. / Сборник Научных Трудов III Междунар. Научной Конференции” Теоретические и Прикладные аспекты Биохимии и Биотехнологии Растений “. Минск: 2008, с. 494-497.
18. Бабаев Г.Г. Карбоангидраза у водорослей и микроорганизмов // Труды Инс-а Микробиол. НАНА, 2008, т. VI, с. 119-129.
19. Мехвалыева У.А., Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М., Халыгзаде М.Н., Гулиев Н.М. Влияние засухи на активность, содержания белка и изоформ малатдегидрогеназы листьев пшеницы в онтогенезе / Мат. Междунар. Конф. Мол. ученых „Актуальные проблемы Ботаники и Экологии “. Украина: Каменец-Подольская, 2008, с. 235-236.
20. Гулиев Н.М., Бабаев Г.Г., Мехвалыева У.А., Сулейманов С., Халыгзаде М.Н. Влияние засоленности среды на работу H⁺-насосов корневой системы и на активность карбоангидразы листьев *Amaranthus cruentus* L. / Материалы XVII Междунар. Симпозиума „Нетрадиционное растениеводство. Селекция. Охрана природы. Эниология. Экология и Здоровье”. Симферополь, Алушта: 2008, с.

546-551.

21. Бабаев Г.Г., Мехвалыева У.А. Выделения ассимиляционных тканей и их субклеточных фракций листьев амаранта / Материалы VIII Междунар. Симпозиума „Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования”. Москва: 2009, т. III, с. 23-26.
22. Бабаев Г.Г., Мехвалыева У.А., Байрамов Ш.М., Гулиев Н.М. Биохимические аспекты ингибирования гидратазной активности КА субклеточных фракций листьев *Amaranthu scruentus* L. // Вестник Киев. Нац. Унив. им. Т. Шевченко, сер. „Интродукция и сохранение растительного разнообразия” (Киев), 2009, №25-27, с. 23-25.
23. Бабаев Г.Г., Мехвалыева У.А., Байрамов Ш.М., Гулиев Н.М. Влияние солевого стресса на работу H^+ -насосов корней и на активность ферментов ассимиляции CO_2 при фотосинтезе листьев *Amaranthus cruentus* L. / Матер. II Междунар. Научной Конф. „Интродукция, Селекция и Защита растений”. Донецк: 2009, т. 1, с. 47-53.
24. Мехвалиева, У.А., Бабаев Г.Г. Адаптивная роль некоторых ферментов малатдегидрогеназного комплекса ассимиляционных тканей листьев амаранта в условиях солевого стресса // Аграрная Наука Азербайджана, 2009, №5 (215), с. 39-41.
25. Рустамова С.М., Сулейманов С.Ю., Бабаев Г.Г., Гусейнова И.М. Динамика функционирования антиоксидантных ферментов у различных генотипов пшеницы при дефиците воды // Доклады НАН Азербайджана, 2009, т. LXV, №5, с. 79-86.
26. Бабаев Г.Г. Роль структурно-функциональных и количественных изменений изоформ МДГ-ы в адаптации микроорганизмов и эукариотов к факторам внешней среды // Труды Института Микробиологии НАН Азербайджана, 2009, т. VII, с. 87-96.
27. Osmanov H.M., Süleymanov S.C., Babayev H.Q., Bayramov Ş.M., Mehvaliyeva U.Ə. İnsan və heyvan mənşəli karboanhidrazaların və onların izofermentlərinin müqayisəli biokimyəvi xüsusiyyətləri // Azərbaycan Tibb Jurnalı, 2010, №2, с. 159-163.
28. Bayramov Sh.M., Babayev H.G., Khaligzade M.N., Guliev N.M., Raines Ch.A. Effect of water stress on protein content of some Calvin cycle enzymes in different wheat genotypes // Proceedings of Azerbaijan NAS (series of biological sciences), 2010, v. 65, №5-6, p. 106-111
29. Бабаев Г.Г., Бабаева З.Б., Мехвалиева У.А., Новрузов Е.А. Амарант-

моделное растение для исследования влияния стрессоров внешней среды на растений. Биологические особенности и полезные свойства // Труды Азерб. Нац. Комитета “Человек и Биосфера (MaB, ЮНЕСКО)”. Экологическая цивилизация, устойчивое развитие, окружающая среда. Ежегодные издания, 2010, т. 6, с. 239-251.

30. Бабаев Г.Г., Гасымова Ф.И., Мехвалиева У.А., Гулиев Н.М. Сравнительная характеристика фотосинтетических особенностей C₄-растения амаранта и C₃-растения нута // Научные Труды Института Ботаники НАНАзербайджана, 2011, т. XXXI, с. 369-376.
31. Babayev H.G., Mehvaliyeva U.A., Aliyeva M.N., Guliyev N.M. Comparative investigation of dynamics of changes in H⁺-pumps in roots and CO₂ metabolism enzyme activities in leaves of different wheat genotypes under high salt concentrations / Abstracts of Internat. Confer. Photosynthesis Research for Sustainability. Azerbaijan: Baku, 2011, PS 36, p. 84.
32. Мехвалиева У.А., Бабаев Г.Г., Алиева М.Н., Гулиев Н.М. Активность ключевых ферментов фотосинтеза у C₃- и C₄-растений в условиях водного стресса // Известия НАН Азербайджана, сер. биол. наук, 2011, т. 66, №3, с. 91-96
33. Мехвалиева У.А., Бабаев Г.Г., Новрузов Е.А., Гулиев Н.М. Влияние почвенной засухи на активность и изоформ НАДФ-зависимой малатдегидрогеназы листьев *Amaranthus cruentus* L. / Материалы X Междунар. Научно-практической конфер. студентов, аспирантов и молодых ученых „Шевченковская весна 2012: Биологические науки”. Киев: Киев. Нац. Универ. им. Т.Шевченко, 2012, с. 216-217
34. Бабаев Г.Г., Мехвалиева У.А., Халилова Х.Дж., Алиева М.Н., Гулиев Н.М. Активность НАД-МДГ в митохондриях, выделенных из ассимиляционных тканей листьев амаранта (*Amaranthus cruentus* L.) / Мат.Х Междунар. Науч-метод. Конфер. „Интродукция нетрад, и редких растений”. Ульяновск: 2012, т. 1, с. 144-152
35. Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М., Мехвалиева У.А., Алиева М.Н., Гулиев Н.М. Эволюционные признаки C₄-синдрома и появления функци-ональных особенностей C₄-фотосинтеза // Научные Труды Института Ботаники НАН Азербайджана, 2012, т. XXXII, с. 279-289.
36. Мехвалиева У.А., Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М., Алиева Д.Р., Гулиев Н.М. Влияние продолжительной почвенной засухи на активность ферментов, участвующие в метаболизме CO₂ в

- фотосинтезирующих органах C_4 -растения амаранта (*Amaranthus cruentus*L.). / Материалы VIII Междунар. Научно-прак. конфер. „Актуальные проблемы экологии-2012”. Польша, Белоруссия: Гродно, 2012, т. 1, с. 170-171.
37. Бабаев Г.Г., Байрамов Ш.М., Мехвалиева У.А., Гулиев Н.М., Гусейнова И.М., Алиев Д.А. Активность ферментов C_4 -фотосинтеза у различных генотипов пшеницы в условиях продолжительной почвенной засухи // Известия НАН Азербайджана, сер. биол. и мед. наук, 2012, т. 67, №3, с. 14-23
38. Бабаев Г.Г. Влияние засоленности среды на активность H^+ -насосов корневой системы и на этом основе сравнительный анализ устойчивости и потенциальной продуктивности сортов озимой пшеницы Азербайджанской селекции // Научные труды НИИ Земледелия, 2013, т. XXIV, с. 138-146
39. Rustamova S.M., Babayev H.G., Suleymanov S Y., Huseynova I.M. Antioxidant defence system and photochemical characteristics of chloroplasts in wheat genotypes subjected to mater stress / Photosynthesis Research for Food, Fuel and Future. Articles of 15th International Congress of Photosynthesis. Beijing, China: Springer, 2013, p. 568-571.
40. Bayramov Sh.M., Orujova T.Y., Babayev H.G., Guliyev N.M. Some physico-chemical properties of carbonic anhydrase in *Mesembryanthemum crystallinum* leaves / Photosynthesis Research for Food, Fuel and Future. Articles of 15th International Congress of Photosynthesis. Beijing, China: Springer, 2013, p. 324-327.
41. Babayev H.G., Bayramov Sh.M., Mehvaliyeva U.A., Aliyeva M.N., Guliyev N.M., Huseynova I.M., Aliyev J.A. Activities of C_4 -photosynthetic enzymes in different wheat genotypes under continuous soil drought conditions // Journal of Biochemistry Research, 2013, v. 1, p. 7-16
42. Мехвалиева У.А., Бабаев Г.Г., Новрузов Е.А., Гулиев Н.М. Влияние почвенной засухи на активность и изоформ НАД-зависимой малик энзима листьев *Amaranthus cruentus* L. / X Межд. Симп. „Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования”. Россия: Москва-Пушино, 2013, т. I, с. 221-224.
43. Guliyev N.M., Mehvaliyeva U.A., Babayev H.G., Bayramov Sh.M., Aliyeva M.N., Feyziyev Y. Localization, physical, chemical and kinetic properties of NADP-Malate dehydrogenase izoforms in wheat leaves under drought / Abstracts of International Conference Photosynthesis Research for Sustainability. Azerbaijan: Baku, 2013, PS 33, p. 101.

44. Babayev H., Aliyeva M., Mehvaliyeva U., Guliyev N. Effect of high salt concentrations on H^+ -pumps in root system and NADP-malate dehydrogenase activity in leaves of different wheat genotypes / Abstract Book of Inter. Plant Breeding Congress (IPBC). Turkey: Antalya, 2013, p. 360.
45. Бабаев Г.Г., Мехвалиева У.А., Байрамов Ш.М., Халыг-заде М.Н., Гулиев Н.М. Влияние солевого стресса на адаптивную реакцию растения амаранта: H^+ -насос и ферменты метаболизма углерода / Матер. XXII Межд. Научного Симп. Симферополь, Алушта: 2013, с. 405-410.
46. Бабаев Г.Г., Мехвалиева У.А., Алиева М.Н. Влияние засухи на параметры газового обмена, количества интермедиатов и малик энзимов в листьях C_4 -растения амаранта / Материалы III Междунар. Научной конфер. студентов, аспирантов и молодых ученых „Фундаментальные и прикладные достижения в биологии”. Украина: Донецк, 2014, с. 73.
47. Quliyev N.M., Babayev H.Q., Mehvaliyeva U.Ə., Əliyeva M.N., Feyziyev Y. Quraqlığın amarant yarpaqlarında qaz mübadiləsi parametrlərinə və dekarboksilləşdirici malatdehidrogenazalara təsiri // AMEA-nın Məruzələri, 2014, Cild LXX, №1, s. 46-50.
48. Gurbanova U., Babayev H., Aliyeva M., Feyziyev Y., Guliyev N. Effects of drought on mitochondrial NAD-malate dehydrogenase in *Amaranthus cruentus* L. during ontogenesis / Abstracts and Programme of Inter. Conf. Photosynthesis Research for Sustainability (in honor of Vladimir Shuvalov). Russia: Moscow, 2014, S7.13, p. 109.
49. Бабаев Г.Г., Мехвалиева У.А., Бабаева З.Б., Алиева М.Н., Гулиев Н.М. Филогенетическое развитие ассимиляционных тканей и ферменты C_4 -пути фотосинтеза в органах C_4 -растений (ОБЗОР) // Труды Азерб. Нац. Комитета “Человек и Биосфера”. Экологическая цивилизация, устойчивое развитие, окружающая среда. Ежегодные издания, 2013/14, т. 9, с. 200-217.
50. Babayev H.Q. Amarantın ontogenezində dekarboksilləşdirici NAD-Malat dehidrogenazanın bəzi fiziki-kimyəvi və kinetik xassələrinə quraqlığın təsiri // Труды Азерб. Нац. Комитета “Человек и Биосфера”. Экологическая цивилизация, устойчивое развитие, окружающая среда. Ежегодные издания, 2013/2014, т. 9, с. 162-179.
51. Babayev H., Mehvaliyeva U., Aliyeva M., Feyziyev Y., Guliyev N. The study of NAD-malate enzyme in *Amaranthus cruentus* L. under drought // Plant Physiology and Biochemistry, 2014, v. 81, p. 84-90.

52. Мовсумова Ф.Г., Бабаев Г.Г., Зейналова М.Г., Фейзиев Я.М. Таксономический состав семейства *Chenopodiaceae* Vent. во флоре Абшерона и его экологический анализ // Известия НАН Азербайджана, сер.биол. и мед. наук, 2014, т. 69, №1, с. 27-35.
53. Qurbanova U.Ə., Babayev H.Q., Quliyev N.M. Quraqlığın təsirindən buğda yarpaqlarında NAD-malatdehidrogenazanın kataliz etdiyi reaksiyanın kinetik parametrlərinin müqayisəli tədqiqi // AMEA Botanika İnstitutunun Elmi Əsərləri, 2014, XXXIV cild, s. 191-197.
54. Бабаев Г.Г., Алиммаммадзаде И.М., Оруджова Т.Я., Курбанова У.А. Влияние почвенной засухи на активность, локализацию и регуляцию активности карбоангидразы, некоторых ферментов C₃- и C₄-цикла в онтогенезе листьев амаранта // Вестник Бакинского Гос. Университета, сер. естественных наук, 2014, №4, с. 65-75.
55. Бабаев Г.Г., Курбанова У.А., Гусейнов Т.Г. Общая характеристика ферментов малатдегидрогеназной системы живых организмов // Труды Института Земледелия, 2015, т. XXVI, с. 137-150.
56. Babayev H., Mehvaliyeva U., Aliyeva M., Guliyev N., Feyziyev Y. NADP-malate dehydrogenase isoforms of wheat leaves under drought: their localization and some physicochemical and kinetic properties // Journal of Stress Physiology and Biochemistry, 2015, v. 11, No 3, p. 13-25.
57. Babayev H.G. The study of NADP-Malate dehydrogenase in amaranth leaves under drought // Reports of Azerbaijan NAS, 2015, v. LXXI, No 3, p. 69-72
58. Bayramov Sh., Orujova T., Gurbanova U., Babayev H., Aliyeva M., Guliyev N., Feyziyev Y. Diurnal changes in photosynthetic enzyme activities and their regulation in some C₄ species of *Chenopodiaceae* family / Abstracts of International Conference Photosynthesis Research for Sustainability. Greece: Crete, 2015, S8.23, p. 116.
59. Huseynova I.M., Allahverdiyev T.I., Babayev H.G., Aliyeva D.R., Rustamova S.M., Aliyev J.A. Wheat: approaches to improve under water stress // Chapter. Water stress and crop plants: A sustainable approach. UK: John Wiley, 2015, p. 506-542
60. Huseynova I.M., Rustamova S.M., Aliyev D.R., Babayev H.G., Aliyev J.A. Photosynthesis, antioxidant protection and drought tolerance in plants // Chapter in Life Sciences, Drought Tolerance in Plants, Physiology and Biochemistry, 2015, v. 1, p. 349-378.
61. Бабаев Г.Г. Характерные особенности филогенетического и эволюционного развития C₄-фотосинтеза высших растений //

- Труды Института Земледелия Азербайджана, 2016, т. XXVII, с. 141-147.
62. Babayev H.G. Effect of high salt concentration on the H⁺-pumps in root system and activities of CO₂-metabolism enzymes in leaves of different wheat genotypes // Reports of Azerbaijan NAS, Baku, Elm, 2017, v. LXXIII, No 1, p. 67-72.
 63. Babayev H.G., Gurbanova U.A., Guliyev N.M. Effects of drought on the kinetic properties of NADP-malic enzyme in wheat leaves // Proceedings of the Institute of Molecular Biology and Biotechnology of ANAS, 2017, v. 1, p. 101-106.
 64. Babayev H.G., Gurbanova U.A., Azizov I.V., Guliyev N.M., Feyziyev Y.M. The study of NAD-malic enzyme in leaves of wheat genotypes under soil drought condition // Sylwan Journal, 2017, v. 12 (in print)
 65. Orujova T.Y., Bayramov S.M., Gurbanova U.A., Babayev H.G., Aliyeva M.N., Guliyev N.M., Feyziyev Y.M. Diurnal temperature-related variations photosynthetic enzyme activities of two C₄ species of *Chenopodiaceae* grown in natural environment // Photosynthetica, 2018, v. 56, p. (in print).

**BIOCHEMICAL PROPERTIES OF DROUGHT AND SALT
RESISTANCE OF WHEAT AND AMARANTH PLANTS**

The presented dissertation is devoted to the study of biochemical mechanisms of the tolerance to the environmental stress (drought, salt) factors in a C₄ plant amaranth and C₃ wheat genotypes with contrasting drought tolerance. The enzymes of carbon and malate metabolism were studied after the isolation and purification of assimilating tissues and subcellular fractions of amaranth leaves.

Activities of CA, RBPC, PEPC and enzymes of malate metabolism were found to change differently depending on the stages of ontogenesis, amounts of photosynthetic pigments and proteins, parameters of water and gas exchange. High CA, RBPC and NADP-MDH activities were detected in leaves and scales and CA, PEPC and NAD-MDH in unmaturing seeds. Only CA and NAD-MDH could partly fulfill their function until the end of the vegetation.

Contradictory opinions about the existence of CA in the root system of higher plants were resolved and CA, NAD-MDH and H⁺-pumps were found to function in concert. It is assumed that CA is involved in the utilization of a part of CO₂ formed during the respiration in the root system, and NAD-MDH participates in the energy generating process through converting the rest CO₂ into C₄-dicarbonic acids. H⁺ pumps are involved in the formation of species-specific acidity through releasing protons, which are the second final production of the reaction, to rhizosphere and the regulation of mineral nutrition through regulating ion-exchange in roots under soil drought.

Enzymes of malate metabolism are known to respond to environmental stress factors by the synthesis of new isoforms. Therefore, dynamics of MDH and ME activities, isoenzyme spectrum, physicochemical and kinetic properties, and subcellular localization of isoenzymes were studied under soil drought. MDHs were found to have more extensive isoenzyme spectra compared with ME. The isoforms of these enzymes are localized in cells according to their physiological and biochemical functions.

It was established that there is directly proportional dependence between MDH and ME activities in leaves of amaranth and wheat during the active growth stages of these plants and these enzymes are thermostable and have a wide range of pH optimum in the mentioned plants.

It was found that cytosolic NAD-MDHs more actively catalyze the reaction of OA conversion into malate, while chloroplast NAD-MDHs catalyze

the malate conversion into OA in leaves of amaranth and wheat under soil drought. An isoform localized in mitochondria of mesophyll cells more actively catalyzes the reaction of malate conversion into OA and the isoform localized in BSC the reaction of the conversion of OA into malate.

Native PAGE electrophoresis has revealed inductive isoforms of NAD-MDH with molecular weights of 58, 72 and 77 kDa, synthesized in amaranth leaves in the flowering stage of the plant. 75% of the total activity of these isoforms is localized in mitochondria of both tissues, and 25% in cytosol. Under drought conditions inductive isoform of 82 kDa was formed in the cytosol fraction of Barakatli-95 and 66 kDa isoform in the mitochondrial fractions of both genotypes. Contrary to NAD-MDH, 70% of the total NADP-MDH is localized in the chloroplasts of wheat leaf cells, while 30% is localized in cytosol and one inductive isoform of 90 kDa is formed under drought. NAD-MDH activity changes faster than NADP-MDH and ME activities and NAD-MDH manifests more functional lability in MC than in BSC.

In leaves of amaranth 100% of NAD-ME activity was localized in cytosol of mesophyll cells, 17% of the enzyme in cytosol of BSC and 83% in mitochondria. In leaves of wheat 63% of NAD-ME activity is localized in mitochondria of mesophyll cells, and the rest of the activity in cytosol. The isoform of 121 kDa is formed in mitochondria of BSC under soil drought conditions, which disappears when normal watering is resumed. This confirms that this isoform is an inductive protein. In the flowering stage inductive isoform of 116 kDa is formed in wheat plants exposed to drought. Among the studied enzymes only NADP-ME did not form a new isoform and the main part of the total activity of the enzyme was localized in the chloroplasts of mesophyll cells of wheat.

The obtained data show that although the enzymes of carbon metabolism do not have a complex isoenzyme content, they participate in stress response by changing their activities. Contrary to them, enzymes of malate metabolism have a complex isoenzyme spectrum and they play a significant role in the formation of adaptive processes in plants. The general influence mechanism of these enzymes is related to their roles in the function of the carbon concentrating mechanism.

Although amaranth and wheat belong to different systematic groups, the dynamics of changes of their NAD-MEs are similar under drought.

The correlation between morpho-physiological properties of wheat seeds and activities of H^+ pumps and there by mineral nutrition through roots has also been detected. The complex research of photosynthesis has been performed for understanding molecular mechanisms of the adaptation to various stress factors, regulation and organization of cell metabolism, and developing methods for the enhancement of plant productivity and tolerance to

stress.

Г.Г.Бабаев

БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАСУХО- И СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ И АМАРАНТА

Представленная работа посвящена изучению биохимических механизмов толерантности к стрессовым факторам окружающей среды (засухи, соли) у C_4 растения амаранта, и у генотипов C_3 растения пшеницы с различной устойчивостью к засухе. Ферменты метаболизма угле-рода и малата изучались после выделения и очистки ассимилирующих тканей и субклеточных фракций листьев амаранта. Было обнаружено, что активность КА, РБФК, ФЕПК и ферментов метаболизма малата меняется по-разному в зависимости от стадий онтогенеза, количества фотосинтетических пигментов и белков, показателей обмена воды и газа. Высокая активность КА, РБФК и НАДФ-МДГ была обнаружена в листьях и чешуях, а высокая активность КА, ФЕПК и НАД-МДГ в незрелых семенах. Только КА и НАД-МДГ частично выполняли свои функции до конца вегетации.

Противоречивые мнения о существовании КА в корневой системе высших растений были разрешены, и было установлено, что КА, НАД-МДГ и H^+ -насосы функционируют согласованно. Предполагается, что КА участвует в утилизации части CO_2 , образующейся при дыхании в корневой системе, а НАД-МДГ участвует в процессе образования энергии за счет превращения оставшегося CO_2 в C_4 -дикарбоновые кислоты. Водородные насосы участвуют в формировании специфической по отношению к виду кислотности посредством высвобождения протонов, которые являются вторым конечным продуктом реакции, в ризосферу и в регуляции минерального питания путем регулирования ионного обмена в корнях в условиях почвенной засухи.

Известно, что ферменты метаболизма малата реагируют на стрессовые факторы окружающей среды путем синтеза новых изоформ. Поэтому, динамика изменения активности МДГ и МЭ, изоферментного спектра, физико-химических и кинетических свойств, а также субклеточной локализации изоферментов изучали при почвенной засухе. Было установлено, что МДГ-ы обладают более широкими изоферментными спектрами по сравнению с МЭ. Изоформы этих ферментов локализируются в клетках в соответствии с их физиологическим и биохимическим функциям. Установлено, что существует прямо пропорциональная зависимость между активностью МДГ и МЭ в листьях амаранта и пшеницы на стадиях активного роста этих растений, эти ферменты являются термостабильными и имеют широкий диапазон оптимального значения рН в указанных растениях.

Было обнаружено, что цитозольные НАД-МДГ более активно катализи-

руют реакцию превращения ОА в малат, а хлоропластные НАД-МДГ превращение малата в ОА в листьях амаранта и пшеницы при почвенной засухе. Изоформа, локализованная в митохондриях клеток мезофилла, более активно катализирует реакцию превращения малата в ОА, а изоформа, локализованная в клетках обкладки, реакцию превращения ОА в малат.

С помощью нативного гель-электрофореза были обнаружены индуктивные изоформы НАД-МДГ с молекулярными массами 58, 72 и 77 кДа, синтезированные в листьях амаранта на стадии цветения растения. 75% общей активности этих изоформ локализован в митохондриях обеих тканей и 25% в цитозоле. В условиях засухи индуктивная изоформа 82 кДа образуется в цитозольной фракции генотипа Баракатли-95, а 66 кДа изоформа в митохондриальной фракции обоих генотипов. В отличие от НАД-МДГ, 70% общего количества НАДФ-МДГ локализуется в хлоропластах листьев пшеницы, тогда как 30% локализуется в цитозоле и индуктивная изоформа 90 кДа образуется при засухе. По сравнению с НАДФ-МДГ и МЭ, активность НАД-МДГ меняется быстрее, и НАД-МДГ является более функционально лабильной в мезофильных клетках, чем в клетках обкладки.

В листьях амаранта 100% НАД-МЭ-а локализован в цитозоле мезофильных клеток, 17% в цитозоле обкладочных клеток и 83% в митохондриях. В листьях пшеницы 63% активности НАД-МЭ локализуется в митохондриях клеток мезофилла, а остальная часть в цитозоле. Изоформа 121 кДа образуется в митохондриях обкладочных клеток в условиях почвенной засухи, и исчезает при возобновлении нормального полива. Это подтверждает, что эта изоформа является индуктивным белком. На стадии цветения индуктивная изоформа 116 кДа образуется у растений пшеницы, подвергнутых засухе. Среди изученных ферментов образование новой изоформы не наблюдали только у НАДФ-МЭ, и основная часть общей активности фермента была локализована в хлоропластах мезофильных клеток пшеницы.

Полученные данные показывают, что хотя ферменты углеродного обмена не обладают комплексным изоферментным составом, они участвуют в реакции стресса, изменяя свою активность. В отличие от них, ферменты метаболизма малата имеют сложный изоферментный спектр и играют важную роль в формировании адаптивных процессов в растениях. Общий механизм влияния этих ферментов связан с их ролью в функционировании углерод-концентрирующего механизма.

Хотя амарант и пшеница принадлежат к разным систематическим группам, динамика изменения активности НАД-МЭ аналогична в условиях засухи. Также была выявлена корреляция между морфо-физиологическими свойствами семян пшеницы и активностью насосов H^+ и вследствие этого минеральным питанием через корни. Проведено комплексное исследование фотосинтеза для выяснения молекулярных механизмов адаптации к различным стрессовым факторам, регуляции и организации клеточного

метаболизма, а также разработки методов повышения продуктивности растений и устойчивости к стрессу.

Format: 60x84 16/¹
Tiraj: 100
AMEA-nın mətbəəsində çap olunub

ГАСАН ГАРИБ ОГЛУ БАБАЕВ

**БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАСУХО-
И СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ
И АМАРАНТА**

2406.02–«Биохимия»

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

**диссертации на соискание ученой степени
доктора наук по биологии**

