

**AZƏRBAYCAN MİLLİ ELMLƏR AKADEMİYASI  
BOTANİKA İNSTİTUTU**

---

*Əlyazması hüququnda*

**ƏLİ ƏYYUB OĞLU BƏŞİRZADƏ**

**TEMPERATUR STRESİ ŞƏRAİTİNDƏ QARĞIDALI VƏ  
ARPA BİTKİLƏRİNDƏ *IN VIVO* FOTOİNGİBİRLƏŞMƏ**

**2406.01-Biofizika**

Biologiya üzrə fəlsəfə doktoru elmi dərəcəsi  
almaq üçün təqdim olunmuş dissertasiyanın

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

**Bakı - 2013**

Dissertasiya işi Bakı Dövlət Universitetinin Biofizika və molekulyar biologiya kafedrasında yerinə yetirilmişdir.

**Elmi rəhbərlər:** Biologiya elmləri doktoru  
**X.D.Abdullayev**

Biologiya elmləri namizədi  
**Z.M.Mahmudov**

**Rəsmi opponentlər:** Fizika-riyaziyyat elmləri doktoru,  
professor **E.Ə.Məsimov**  
Biologiya elmləri doktoru **T.M.Hüseynov**

**Aparıcı təşkilat:** AMEA-nın Radiasiya Problemləri  
İnstitutunun Radiobiologiya laboratoriyası

Dissertasiyanın müdafiəsi «08» 01 2014-cü il saat\_\_\_ AMEA Botanika İnstitutunun nəzdində fəaliyyət göstərən D.01.061 Dissertasiya Şurasının yığıncağında aşağıdakı ünvanda keçiriləcəkdir.

Ünvan: AZ1073, Bakı, Badamdar yolu 40

Dissertasiya işi ilə AMEA Botanika İnstitutunun kitabxanasında tanış olmaq olar.

Avtoreferat «6» dekabr 2013-cü ildə göndərilmişdir.

**Dissertasiya Şurasının  
elmi katibi, b.e.d., prof.**

**S.C.İbadullayeva**

## İŞİN ÜMUMİ XARAKTERİSTİKASI

**İşin aktualığı.** Fotoingibirləşmə işıq enerjisinin məhsul enerjisinə çevrilmə qabiliyyətinin və müvafiq olaraq bitkilərin böyümə qabiliyyətinin qismən itməsi nəticəsində fotosintetik reaksiyaların effektivliyinin azalmasına gətirib çıxaran, fotosintetik aparatın zədələnməsinə səbəb olan və fotosintez prosesinə lazım olan işıqdan artıq işıqla fotosintezin ingibirləşməsi kimi müəyyən olunur (Krause et al. 1995, Laing et al. 1995). Bitki yarpaqları soyuq və qeyri-əlverişli iqlim zonalarında tez-tez aşağı temperatur şəraitində güclü işığın təsirinə məruz qalır. Belə şəraitdə fotosintezin fotoingibirləşməsi güclənir (Krause 1994).

Müəyyən olunmuşdur ki, donmaya həssas və ya aşağı temperatura davamsız bitkilərdə fotoingibirləşmə effekti artır (Greer 1990, Smillie et al. 1988). Göstərilmişdir ki, (Krause et al. 1990) izolə edilmiş xloroplastlarda (*Spinacia oleracea*), protoplastlarda (*Valerianella locusta*) 4°C temperatur şəraitində ikinci fotosistem (FSII) hüdudunda elektron daşınmasında fotoingibirləşmə baş verir. Bununla yanaşı sonrakı tədqiqatlarda (Sonoike 1990) göstərilmişdir ki, şaxtaya həssas bitkilər həmçinin güclü işığın təsirinə qarşı da həssas olur. Bu zaman belə bitkilərdə daha çox həssas FSII-yə nisbətən daha böyük dərəcədə FSI fotoingibirləşməyə məruz qalır. Beləliklə, FSI və FSII-nin aşağı temperaturalarda fotodavamlılığı haqqında məsələ açıq olaraq qalır. Təbiətdə yüksək temperatur və yüksək insolyasiya bir qayda olaraq həmişə eyni vaxtda rast gəlinir. Temperatur optimal səviyyədən artıq olduqda bitkilərdə fotosintez və onun reaksiyaları zəifləyir (Armond və b. 1980; Gounarus 1984; Berry and Bjorkman 1980; Nash və b. 1985; Thompson və b. 1989; Bukhov və b. 1990).

Yüksək temperatur bir sıra termik induksiya olunmuş proseslər vasitəsilə, məsələn, 1) FSII nüvəsindən və sərhədlərin toqquşduğu hissədən periferik xlorofil-zülal antenasının dissosiasiyalı yolu ilə (Armond və b. 1980; Gounarus 1984); 2) qeyd edilən kompleks-oksigen ayıran kompleksdə oksigenin inaktivləşməsi ilə (Berry and Bjorkman 1980; Nash və b. 1985; Thompson və b. 1989); 3) FSII-nin akseptor tərəfində  $Q_A \rightarrow Q_B$  elektron nəqlinin qarşısının alınması ilə (Bukhov və b. 1990) və s. proseslərdə fotosintetik funksiyaları zədələyir.

Ümumiyyətlə, FSII fotosintetik aparatın ən zəif təsirə daha çox məruz qalan yeridir (Al-Khatib and Paulsen 1989; Srivastava və b. 1997; Allahverdiyeva və b. 1999). FSII-dən fərqli olaraq, FSI yüksək temperatur artımına daha dayanıqlıdır (Thomas və b. 1980; Boucher and Carpenter 1993).

Müəyyən edilmişdir ki, oksigen ayıran kompleks (OAK) FSII-nin digər fotosintetik reaksiyaları ilə müqayisədə daha tez ingibirləşir (Allahverdiyeva və b. 2000). Fotosintetik aparatın termoinaktivləşməsi mexanizmi haqqında əldə edilən nəticələr, əsasən izolə olunmuş xloroplastlar və tilakoidlərdə aparılmış tədqiqatlara əsaslanaraq söylənilmişdir. Lakin ətraf mühitdə in vitro şəraitində temperatur artımı ilə əlaqədar yaranan və yuxarıda qeyd edilən zədələnmələrin nə dərəcədə, hansı ardıcılıqla və necə baş verə bilməsi hələ də müzakirə mövzusu olaraq qalır.

Əlbəttə, izolə olunmuş xloroplastlarda, bütöv bitkinin fotosintetik aparatında baş verən zərif zədələnmə proseslərini müşahidə etmək, görmək üçün xüsusi alətin-üsulün olması vacib şərtlərdən biridir.

Bu məqsədlə təqdim olunmuş işdə həmin dəlilləri diqqət mərkəzində saxlamaqla stressedici temperatur şəraitində fotosintezin fotoingibirləşməsi öyrənilmişdir. Tədqiqat zamanı millisaniyə hüdudunda xlorofil a gecikmiş işıq emissiyası metodu tətbiq edilmişdir. Bu metod (Gasnov R. and Govindjee 1974; Gasnov et.al. 2007; Motorin et al., 1978; Mahmudov et al. 2005) FS II-nin və onun yaxın ətrafının öyrənilməsi üçün geniş istifadə olunmuşdur.

**Tədqiqatın məqsədi və qarşıya qoyduğu məsələlər.** Dissertasiya işinin əsas məqsədi təbiətdə yüksək insolyasiya ilə müşahidə olunan stress amillərin təsiri zamanı fotosintezin in vivo fotoingibirləşmənin mexanizminin aydınlaşdırılması olmuşdur. Qarşıya qoyulan məqsədin reallaşması üçün konkret məsələlər müəyyənləşdirilmişdir:

1. Aşağı müsbət temperaturun təsiri zamanı FSII-nin zədələnmə saytlarının müəyyənləşdirilməsi;
2. Yüksək və böhran temperatura yaxın temperatur şəraitində FSII-nin zədələnmə saytlarının müəyyənləşdirilməsi;
3. Aşağı müsbət və yüksək böhran temperatura yaxın temperaturda FSII-nin fotoingibirləşmə dərəcəsinin təyin edilməsi;
4. Temperatur stresi və fozozədələnmənin iştirakı ilə fotoingibirləşmə və FSII-nin bərpa tsikli prosesləri arasında tarazlığın müəyyənləşdirilməsinə cəhd edilməsi.

**Elmi yeniliklər.** İşdə in vivo şəraitdə ikili stress amillərin - temperatur və yüksək intensivlikli işığın geniş hüdudunda zədələyici təsirinin mexanizmlərini sübut edən bir sıra əsaslandırılmış yeni nəticələr əldə edilmişdir. İlk dəfə müəyyənləşdirilmişdir ki, yüksək böhran temperaturuna yaxın temperatur FSII-nin oksigen ayıran kompleksində ehtimal ki,  $Mn_4O_5Ca$ -klasteri səviyyəsində və ya  $Y_z$ -nin yaxın ətrafında zədələnməyə səbəb olur.

Müəyyən edilmişdir ki, FSII-nin reaksiya mərkəzi və onun yaxın ətrafı yüksək temperatura qarşı daha davamlıdır. Bununla yanaşı, cücərtildə xlorofil  $a$  ms-GİE-nin yüksək temperatura qarşı cavab reaksiyasının xarakteri göstərir ki,  $Q_A/Q_B$ -yə yaxın saytlar da zədələnməyə məruz qala bilər. Aydınlaşdırılmışdır ki, aşağı müsbət temperatur FSII reaksiya mərkəzinin yaxın ətrafının böyük ehtimalla donor tərəfinə təsir etsə də, fotosintetik komponentlərin *de novo* formalaşması prosesini pozaraq fotosintetik funksiyanın bərpasını ləngidir.

İkili stress - böhran temperatura yaxın yüksək temperatur fonunda yüksək intensivlikli işıq - fotoingibirləşmənin güclənməsinə səbəb olur. Bu fakt ilk dəfə təqdim olunan işdə müəyyən olunmuşdur və göstərilmişdir ki, hər iki stress FSII ətrafında funksional əhəmiyyətli yaxın saytları zədələyir. Alınmış nəticələrə uyğun olaraq, donor tərəfdə yerləşən saytlar -  $Mn_4O_5Ca$ -klaster və  $Y_z$  - böyük ehtimalla ikili stressin - böhran temperaturuna yaxın yüksək temperatur fonunda yüksək intensivlikli işıq - təsiri zamanı zədələnmə üçün hədəfidir.

Yüksək temperaturun və yüksək intensivlikli işıqla kombinasiyanın təsirinin əksinə olaraq, aşağı müsbət temperatur fonunda güclü işığın ingibirləşdirici təsiri artır. İlk dəfə müəyyən edilmişdir ki, aşağı müsbət temperatur şəraitində yüksək intensivlikli işığın təsiri altında ingibirləşən sayt aşağı temperatur şəraitində zədələnən saytdan uzaqda yerləşir.

Aşağı temperaturun təsiri altında strukturu pozulan fotosintetik komponentlərin "bərpa tsikli"ndə *de novo* sintezin ləngiməsi, "görünən" fotoingibirləşmənin artmasının səbəbi olması fərziyyəsi tərəfimizdən təsdiqlənmişdir. Bitki cücərtilərində temperatura qarşı davamlılığa görə fərqlənən – arpa və qarğıdalı bitkilərinin seçilmiş stresslərə qarşı cavab reaksiyası göstərir ki, xlorofil  $a$  ms-GİE-nin induksiya əyrisinin akseptor tərəfini xarakterizə edən fazasının aşağı temperaturun təsiri altında təsir müddətinin artması şəraitində termoingibirləşməsi azalır və qarğıdalı ilə müqayisədə arpa cücərtilərinin adaptasiya imkanları daha çoxdur.

**İşin praktiki əhəmiyyəti.** Müəyyən olunmuşdur ki, istisvən qarğıdalı və soyuqadavamlı arpa cücərtilərində təsiri tədqiq olunan stresslərə cavab reaksiyasında FSII nəzərə çarpacaq dərəcədə fərqlənir. Qarğıdalı bitkisində stress amillərə qarşı FSII daha həssasdır. Bu dəlil müxtəlif bitki nümunələrinin yarpaqlarında xlorofil  $a$  ms-GİE ekstremal amillərə qarşı davamlılıq dərəcəsinin üzə çıxması, ilkin skrininq və seleksiya işlərində proqnoz üçün istifadəsinin mümkünlüyü haqqında fikir söyləməyə imkan verir.

**İşin aprobeiası.** Tədqiqat işinin əsas nəticələri ölkədaxili və

Beynəlxalq konfranslarda təqdim və müzakirə edilmişdir. Dissertasiya materialları AMEA Botanika İnstitutunun və BDU-nun Biofizika və molekulyar biologiya kafedrasının seminarlarında müzakirə olunmuşdur. Tədqiqatın əsas nəticələri aşağıdakı Respublika və Beynəlxalq elmi konfranslarda müzakirə edilmişdir: "Biologiyada elmi nailiyyətlər" (Bakı 2006), "Tətbiqi biologiyanın problemləri" (Bakı 2007), "Biologiyanın müasir problemləri" (Bakı 2008), BDU-nun 90 illiyi (Bakı 2009), "XXI əsrdə Biologiyanın aktual problemləri" (Bakı 2010), "Müasir biologiyanın nəzəri və tətbiqi problemləri" (Bakı 2011), "Актуальные проблемы биоэкологии" (Москва 2008, 2010), European Biophysics Journal with Biophysics letter 7th EBSA European Biophysics Congress (Genova 2009), 2nd International Biophysics Congress and Biotechnology at GAP (Southeastern Anatolian Project) & the 21st National Biophysics Congress (Turkey 2009) Poster Presentations, European Biotechnology Congress, (Turkey 2011), Second national conference on Biotechnology, bioinformatics and bioengineering (India 2012).

**İşin nəşri.** Tədqiqat materialları dissertasiyanın əsas müddəalarını özündə əks etdirən 22 elmi əsərdə (9 məqalə, 13 tezis) dərc olunmuşdur.

**Dissertasiyanın quruluşu və həcmi.** Dissertasiya işi giriş, ədəbiyyat xülasəsi, material və metodlar, eksperimental hissəyə aid olan 5 fəsil və ədəbiyyat siyahısından ibarət olmaqla 135 səhifə həcmindədir. Ədəbiyyat siyahısına 221 adda, əsasən, xarici mənbələr daxildir. Dissertasiyanın materiallarının illüstrasiyası 24 şəkil və 2 cədvəldən ibarətdir.

## EKSPERİMENTAL HİSSƏ

### TƏDQIQATIN OBYEKTİ VƏ METODLARI

Tədqiqat obyektini kimi 7 günlük arpa (*Hordeum vulgare*) və qarğıdalı (*Zea mays*) cücərtilərindən istifadə edilmişdir. Cücərtildən millisaniyə gecikmiş işıq emissiyasının fazalarının tədqiq olunması üçün istifadə olunmuşdur.

**1. Fotosintetik aparatın in vivo fotodestruksiyanın yaradılması üsulu.** Arpa və qarğıdalı cücərtilərində fotosintetik aparatın *in vivo* fotodestruksiyanın yaradılması məqsədilə xüsusi qurğudan istifadə olunmuşdur. Fotodestruksiyaedici işıq mənbəyi ( $320 \text{ W/m}^2$ ) kimi közərmə lampasından istifadə olunmuşdur. Arpa və qarğıdalı cücərtiləri üzvi şüşədən hazırlanmış xüsusi köynəklər arasında yerləşdirilmişdir. Bu köynəklər termostatla əlaqələndirilərək  $25^{\circ}\text{S}$  temperatur şəraitini təmin etmiş və

eksperiment müddətində sabit saxlanmışdır. Linza vasitəsilə fokuslanmış güclü işığın uzunmüddətli təsirindən tədqiqat obyektinin qızmasının qarşısını almaq üçün üzvi şüşədən hazırlanmış xüsusi köynək əksətdirici folqa ilə təhciz edilmişdir. Bitki cücərtiləri yerləşdiyi oyuqda temperatur, havanın qaz tərkibi və rütubət xüsusi tənzimləyici vasitəsilə sabit saxlanmışdır. Həmin kamerada nümunəyə müxtəlif müddətli (3-30 dəq.) ingibirləşdirici işıqla təsir edilmişdir. Stress işıqla işıqlanmadan dərhal sonra cücərti yarpaqlarının 5×10 mm ölçüdə eyni hissəsindən təcrübə məqsədilə istifadə edilmişdir.

**2. Gecikmiş işıq emissiyasının millisaniyə komponentlərinin (ms-GİE) qeyd olunması.** Arpa və qarğıdalı cücərtilərində ms-GİE-nin ölçülməsi zamanı millisaniyə hüdudunda bu şüalanmanın induksiya ayrılmasını qeyd etməyə imkan verən qurğudan istifadə edilmişdir (Mahmudov et al. 2005).

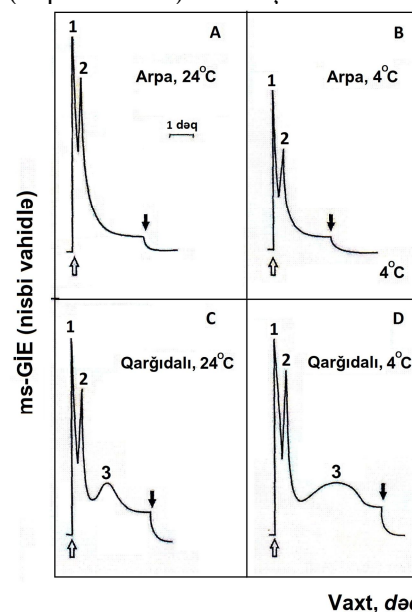
## TƏDQIQATIN NƏTİCƏLƏRİ VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

### 1. Arpa və qarğıdalı cücərtilərində xlorofilin millisaniyə gecikmiş işıq emissiyası ilə nəticələnən in vivo reaksiyalarının aşağı temperaturdan asılılığı

7 günlük arpa və qarğıdalı cücərtiləri yarpaqlarında fotosistem II-nin hüdudlarında müxtəlif reaksiyaları əks etdirən ms-GİE induksiya fazalarının dəyişmə xüsusiyyətləri normal (20-25°C) və aşağı (14°C, 4°C) temperaturlarda tədqiq edilmişdir (şəkil 1). Bu şəkildə 24°C-də və aşağı temperaturda (4°C) arpa və qarğıdalı cücərtilərində ms-GİE induksiya ayrılması təsvir olunmuşdur. Şək.1-də flüoressensiya yaradan həyəcanlandırıcı işığın yanması anından sönməsi anına qədər keçən müddət ərzində ms-GİE iki fazalarının - sürətli faza (SF), yavaş faza (YF) və stasionar səviyyənin (SS) təsvirini aydın sürətdə görmək olar. 24°C və 4°C temperaturda arpa bitkisi cücərtilərinin ms-GİE-nin induksiya ayrılmasını (şək.1 A və B), müqayisə etsək, onlar arasında əsaslı fərq olmadığını görürük. Lakin 24°C və 4°C temperatur şəraitində qarğıdalı bitkisi cücərtilərində ms-GİE induksiya ayrılması arasında fərqlər nəzərə çarpır. Bu xüsusilə qarğıdalı bitkisi üçün xarakterik olan ms-GİE ikinci yavaş fazasının (YF<sub>2</sub>) təsvirində qabarıq şəkildə özünü göstərir (bu fazaya arpa bitkisinde rast gəlinməmişdir). Belə ki, 24°C ilə müqayisədə 4°C də ms-GİE YF<sub>2</sub> intensivliyində genişlənmə getdiyini açıq-aşkar görmək olur. Arpa və qarğıdalı cücərtilərində müxtəlif temperatur şəraitinin ms-GİE induksiya

kinetikasına təsirdə fərq müşahidə olunsada, temperaturun aşağı salınması induksiya əhəmiyyətli təsir göstərir. Arpa cücərtisində ms-GİE kinetik göstəricilərinin intensivliyi 4°C temperatur şəraitində nəzərə çarpacaq dərəcədə azalmışdır. Qarğıdalı bitkisi cücərtilərində induksiya ayrılmasının kinetikasında da müəyyən dəyişikliklər müşahidə olunur. Qarğıdalı bitkisi cücərtilərində müşahidə olunan ikinci yavaş fazanın kinetikasının davam etmə müddəti 4°C temperatur şəraitində iki dəfə artmışdır. 24°C temperatur şəraitində ikinci yavaş fazanın əmələ gəlmə müddəti bir dəqiqə ərzində başa çatırdısa, 4°C temperatur şəraitində bu müddət 2 dəqiqəyə qədər davam etmişdir (şəkil 1).

Aşağı müsbət temperaturda hətta 5 dəqiqə təsirdən sonra arpa cücərtilərində xlorofil a ms-GİE induksiya ayrılmasının SF intensivliyi kəskin (təqribən 75%) azalmışdır.



**Şəkil 1.** 24°C və 4°C temperaturlarda arpa və qarğıdalı cücərtilərində ms-GİE induksiya ayrılması

- GİE<sub>SF</sub> - Sürətli faza (SF)
- GİE<sub>YF1</sub> - Yavaş faza 1 (YF1)
- GİE<sub>YF2</sub> - Yavaş faza 2 (YF2)
- GİE<sub>SS</sub> - Stasionar Səviyyə (SS)

Lakin cücərtilərin 10 dəqiqə və daha çox saxlanma müddətlərində xlorofil a ms-GİE SF intensivliyinin tədricən artması müşahidə olunmuşdur. Arpa cücərtilərində YF intensivliyində oxşar asılılıq müşahidə olunmuşdur. Arpa cücərtiləri üçün ms-GİE induksiya ayrılmasının daha çox bağlı (əlaqəli) fazası sürətli fazadır: onun intensivliyi 4°C-də kəskin azalır.

Bununla yanaşı bu fazanın verilmiş aşağı temperatura kifayət qədər tez uyğunlaşması müşahidə olunur və verilmiş temperaturun (4°C) təsir müddətinin artması zamanı SF intensivliyinin artması və yoxlama nümunələrinin səviyyəsinə yaxınlaşması müşahidə olunur. Qarğıdalı cücərtiləri üçün aşağı müsbət temperatura qarşı meylli olan faza YF<sub>2</sub>-dir. 4°C-də bu fazanın davam etmə müddəti iki dəfədən çox artır. Bundan başqa qarğıdalı cücərtilərində xlorofil a ms-GİE induksiya ayrılmasının SS intensivliyinin artması da qarğıdalının aşağı temperaturlarda zəif olduğunun göstəricisidir.

## 2. İkili stressin – aşağı müsbət temperatur və ingibirləşdirici işığın FSII-yə təsiri.

Cədvəldə ümumiləşdirilmiş nəticələrə əsasən müəyyən edilmişdir ki, işıqlanmanın SS istisna olmaqla ms-GİE bütün fazaları yüksək intensivlikli işığın ilk 30 dəqiqə müddətində təsirindən müxtəlif vaxt hüdudu ilə kəskin azalmışdır. Bu zaman yalnız qarğıdalı cücərtisi yarpaqlarında müşahidə olunan ms-GİE YF<sub>2</sub> 4<sup>0</sup>C temperatur şəraitində intensiv işığın 3 dəqiqəlik təsir müddətindən sonra kəskin azalmışdır. Bununla bərabər arpa və qarğıdalı cücərtilərində bütün ms-GİE fazalarının azalma dinamikasında ciddi fərqlər müşahidə olunmuşdur. Bir qayda olaraq, qarğıdalı cücərtisi yarpaqlarının ms-GİE induksiya əyriləri fazalarının aşağı temperatur şəraitində yüksək intensivlikli işığın təsirinə qarşı arpa yarpaqlarına nisbətən daha həssas olmuşdur.

### Cədvəl

24<sup>0</sup>C və 4<sup>0</sup>C temperaturda arpa və qarğıdalı cücərtilərinin yarpaqlarında yüksək intensivlikli işıqla təsiretmə müddəti funksiyası kimi ms-GİE induksiya əyrisinin fazalarının nisbəti

Nümunə	t (°C)		24°C						4°C	
	Fotoingibirləşmə (dəq)		0	10	20	30	0	10	20	30
Hordeum vulgare	ms-GİE SF/SS		19,5	12,0	2,9	-	11,4	3,9	-	-
	M ± m		±0,78	±0,48	±0,15		±0,45	±0,17		
Zea mays	ms-GİE YF/SS		15,8	6,6	-	-	10,1	-	-	-
	M ± m		±0,79	±0,33			±0,40			
Zea mays	ms-GİE SF/SS		8,7	5,5	3,2	1,4	4,2	2,4	3,8	1,9
	M ± m		±0,34	±0,26	±0,15	±0,07	±0,17	±0,09	±0,15	±0,09
	ms-GİE Y <sub>1</sub> F/SS		3,2	1,7	-	-	3,0	-	-	-
	M ± m		±0,16	±0,08			±0,12			
Zea mays	ms-GİE Y <sub>2</sub> F/SS		0,3	-	-	-	0,5	-	-	-
	M ± m		±0,02				±0,03			

**Qeydlər:** 1. İngibirləşdirici işıq kimi 320 W/m<sup>2</sup> intensivlikli işıqdan istifadə olunub; 2. İngibirləşdirici işıq dedikdə fotosintez təmin edən işıqdan artıq işıq intensivliyi nəzərdə tutulur; 3. Kontrol variantda işıqlanma olmamışdır; 4. 24<sup>0</sup>C temperatur şəraiti eksperimentin aparıldığı ingibirləşdirici oyuqda yaradılmışdır; 5. SF- sürətli faza, YF-yavaş faza, SS-stasionar səviyyə.

## 3. Yüksək temperaturun təsirindən *in vivo* şəraitində FSII-nin zədələnmə nöqtələrinin tədqiqi

P<sub>680</sub> vəziyyətini əks etdirən SF 10 dəqiqə termiki işlənilmə müddəti

ərzində hətta 45<sup>0</sup>C temperaturda belə elektronların Q<sub>B</sub> sayına daşınma qabiliyyətini 50% qoruyub saxlaya bilər. Eyni zamanda reaksiya mərkəzinin Y<sub>Z</sub> və yaxud Mn klasterinin vəziyyətlərindən biri ilə rekombinasiyanı əks etdirən yavaş faza 42,5<sup>0</sup>C-də tamamilə inaktivləşmişdir. Bu zaman yarpaqların 10 dəqiqə ərzində 40<sup>0</sup>C-də işlənilməsi YF aktivliyini əhəmiyyətli dərəcədə dəyişdirmir. 30 dəqiqə ərzində yüksək temperaturla təsir edilən zaman SF daha davamlıdır. 40<sup>0</sup>C temperaturda SF intensivliyi dəyişmir. 42,5<sup>0</sup>C-də isə onun intensivliyi 50% azalır. SF intensivliyinin tam itməsi 45<sup>0</sup>C-də baş verir. Eyni zamanda YF 30 dəqiqə ərzində yüksək temperaturun təsirinə qarşı nisbətən az davamlıdır. 42,5<sup>0</sup>C-də isə YF qeyd olunmur. Bu zaman arpa cücərtisi yarpaqlarının 30 dəqiqə müddətində 40<sup>0</sup>C-də işlənilməsi YF intensivliyində demək olar ki, heç bir dəyişiklik əmələ gətirməmişdir.

Arpa və qarğıdalı yarpaqlarına ekstremal temperaturun təsir effektində nəzərə çarpacaq fərqlər təsir edən temperaturun 40<sup>0</sup>C-dən çox artması zamanı üzə çıxmağa başlayır. Belə ki, arpa kulturası üçün təsir temperaturunun 40<sup>0</sup>C-dən çox (42,5<sup>0</sup>C) olması xlorofil a ms-GİE YF intensivliyini kəskin azaltmışdır. Bu azalma 42,5<sup>0</sup>C temperaturun 10 dəqiqə təsirindən sonra üzə çıxır. Beləliklə, arpa yarpaqlarında xlorofil a FSII-nin YF intensivliyi 40<sup>0</sup>C-dən çox temperaturun qısa müddətli təsirindən tamamilə itir. Qarğıdalı yarpaqlarında xlorofil a ms-GİE YF intensivliyinin dəyişməsi arpa bitkisinin göstəricilərindən fərqlənmişdir.

Qarğıdalı bitkisi yarpaqlarında ms-GİE induksiya əyrisinin YF intensivliyi nəzərə çarpacaq dərəcədə aşağıdır, həmçinin bu göstərici 25<sup>0</sup>C-40<sup>0</sup>C temperatur hüdudunda az dəyişilir, temperatur artdıqca intensivliyin azalması müşahidə olunur və 45<sup>0</sup>C temperatur şəraitində isə 10 dəqiqə ərzində tamamilə itir.

Beləliklə, daha çox istisəvən qarğıdalı nümunələri suyun fotoparçalanma sistemlərinin daha davamlı olması ilə, yəni, yüksək temperaturun təsirinə qarşı FSII-nin donor tərəfinin daha tolerant olması ilə fərqlənir.

FSII-nin akseptor tərəfində baş verən prosesləri əks etdirən SF-nin yüksək temperaturdan asılılığı yüksələn temperaturun təsiri altında reaksiya mərkəzi zülallarının zədələnməsini göstərir. Belə fərz etmək olar ki, bu FSII D<sub>1</sub> zülalının Q<sub>B</sub> saytının zədələnməsi ilə əlaqədardır.

Deiyənləri nəzərə alıb inamla deyə bilərik ki, donor tərəf - yəni Mn klasterin (S<sub>i+1</sub>) vəziyyətlərindən biri - ekstremal yüksək temperatur zamanı zədələnməyə məruz qalan daha çox ehtimalı saytdır. Bununla belə, termozədələnməyə məruz qalan akseptor tərəf isə donor tərəfə nisbətən daha yüksək temperaturda termozədələnməyə məruz qalır. Görünür ki, zədələnməyə D<sub>1</sub> zülalın Q<sub>B</sub> saytı məruz qalır.

#### 4. Yüksək temperatur və fotoingibirləşmə

Şəkil 2 (A,B,C)-də arpa və qarğıdalı yarpaqlarının ingibirləşdirici işıqla işıqlanması zamanı və eyni zamanda cücərtiləri böhran temperaturda (40°C) saxlama şəraitində xlorofil a ms-GİE induksiya əyrisinin YF dəyişməsinə xarakterizə edən nəticələr verilmişdir.

Tədqiq olunan bitkilərin yarpaqlarını əvvəlcədən 10 dəqiqə 40°C temperatur şəraitində saxladıqda, ingibirləşdirici işıqla işıqlanma zamanı YF intensivliyi kəskin azalmışdır. Qeyd etməliyik ki, qarğıdalı üçün 5 dəqiqə və arpa üçün 10 dəqiqə sonra bu faza tam itir.

40°C temperatur şəraitində öncədən 20 dəqiqə termotəsir qarğıdalı yarpaqlarında ms-GİE YF xeyli yavaş fotoingibirləşməsinə gətirib çıxarmış, nəticədə 5 dəqiqə güclü işıqla işıqlanma hər iki bitki yarpaqlarında bu fazanın tam zəifləməsi üçün kifayət etməsini göstərmişdir.

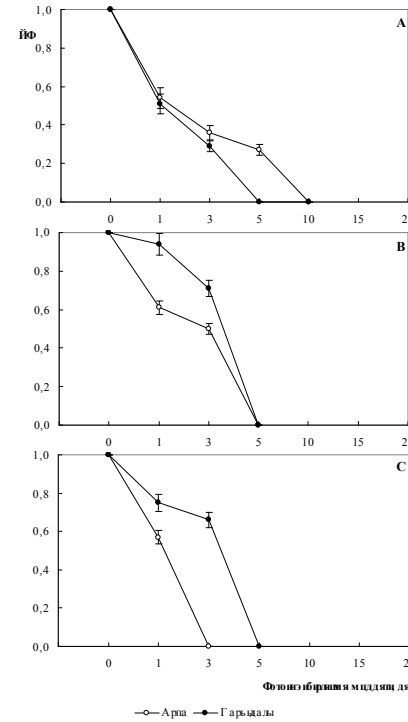
30 dəqiqə termiki təsir zamanı (şəkil 2) 3 dəqiqə yüksək intensivlikli işıqla təsir etdikdən sonra arpa yarpaqlarında ms-GİE induksiya əyrisinin YF tamamilə itmiş, qarğıdalı yarpaqlarında isə bu müddət 5 dəqiqə təşkil etmişdir.

Təcrübələrimizdən aldığımız nəticələr göstərir ki, SF daha davamlıdır və daha yüksək temperaturda zədələnir. Bununla əlaqədar olaraq, ms-GİE həmin fazasının fotoingibirləşməsinin tədqiqini hər iki kultura yarpaqlarının öncədən termiki işlənməsindən sonra yüksək temperatur şəraitində, daha dəqiq desək 42,5°C-də müxtəlif vaxt (10, 20 və 30 dəqiqə) şəraitində aparmışdır.

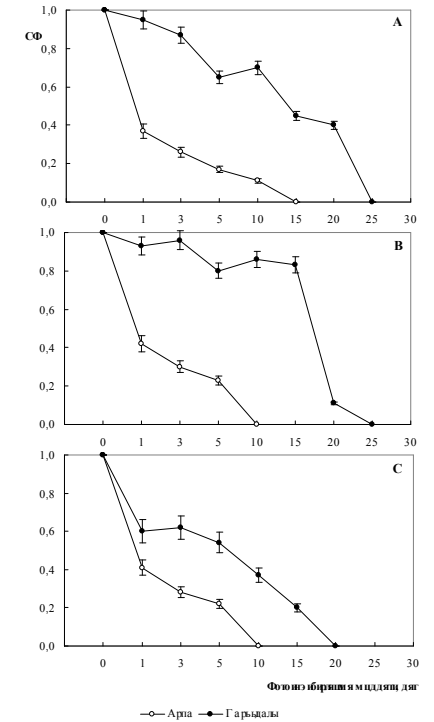
Aydın olmuşdur ki, qarğıdalı yarpaqlarında ms-GİE induksiya əyrisinin SF 42,5°C temperaturda 10 dəqiqə öncədən işləndikdən sonra 25 dəqiqə intensiv işıqla təsir etməklə ingibirləşmişdir.

Arpa yarpaqlarının öncədən termoişlənməsi analoji olaraq, intensiv işıqla 15 dəqiqə işıqlanmadan sonra SF fotoingibirləşməsinə gətirib çıxarır. Əgər öncədən termotəsirin müddətini 20 dəqiqəyə qədər artırıqda xlorofil a ms-GİE induksiya əyrisinin SF fotoingibirləşməsinə qarğıdalı yarpaqları üçün intensiv işıqla işıqlanmanın həmin müddətində, arpa yarpaqları üçün isə 10 dəqiqə fototəsirindən sonra müşahidə edilmişdir (şəkil 3B).

42,5°C temperatur şəraitində termotəsirin müddətini 30 dəqiqəyə qədər artırıqda qarğıdalı yarpaqlarında ms-GİE SF tam itmə müddəti qısalmış və həmin faza 20 dəqiqədən sonra praktik olaraq itmişdir. Arpa cücərtilərində SF tam itməsi 10 dəqiqədən sonra baş vermişdir. Bu nəticə həmçinin hər iki nümunə yarpaqlarında ms-GİE SF/SS nisbətində ədədi qiymətinin həmin asılılığının öyrənilməsi əsasında da fotoingibirləşməsinin sürətinin öncədən termoişlənmədən asılılığının təhlili zamanı da öz təsdiqini tapır.



**Şəkil 2.** Böhran temperatura yaxın temperaturda (40°C) 10 dəq (A), 20 dəq (B) və 30 dəq (C) saxlanma müddətlərində arpa və qarğıdalı cücərtilərində xlorofilin ms-GİE yavaş fazasının (YF) intensivliyinin ədədi qiymətinin fotoingibirləşməsi.



**Şəkil 3.** Böhran temperatura yaxın temperaturda (42,5°C) və müxtəlif saxlanma müddətlərində (10 dəq (A), 20 dəq (B) və 30 dəq (C)) arpa və qarğıdalı cücərtilərində xlorofilin ms-GİE sürətli fazasının (SF) intensivliyinin ədədi qiymətinin fotoingibirləşməsi.

Beləliklə, tədqiqatlarımızda arpa və qarğıdalı cücərtiləri yarpaqlarının xlorofil a ms-GİE induksiya əyriliyinin təhlil edilməsi vasitəsi ilə yüksək temperaturun təsiri altında FSII-nin zədələnmə saytlarının aydınlaşdırılmasına cəhd göstərildi. Məlumdur ki, oksigen ayrılması xloroplast tilakoidlərinin 32°C-45°C temperaturda bir neçə dəqiqə müddətinə inkubasiyası şəraitində inaktivləşir və oksigen ayıran kompleksin 33, 24 və 17 kDa periferik zülalları və Mn ionlarının özünü mobilizəsi ilə müşayiət olunur. Bu məsələ ilə əlaqədar müxtəlif izahlar nəzərdən keçirilir. Ancaq onların hamısı belə bir fikrə gətirib çıxarır ki, 33 kDa zülalın özünü mobilizə etməsi, eləcə də, Mn ionlarının çıxması – məhz tilakoidlərin termiki işlənməsinin və bir qayda olaraq, oksigen ayrılması fotosintetik

reaksiyalarının termoinaktivləşməsinin nəticəsidir.

Gounaris (1983,1992) və b. göstərmişlər ki, yüksək qatılıqlı saxaroza 33 kDa zülalın FSII-nin nüvəsi ilə əlaqəsinin sabitləşməsinin köməyi ilə oksigen ayrılmasının termosabitliyini artırır. Məlumdur ki, Mn klasterin vəziyyəti də həmçinin tilakoidlərin termiki işlənilməsi zamanı əhəmiyyətli dərəcədə pozulmaya məruz qalır.

FSII-nin xlorofil *a* ləngimiş işıq emissiyası metodu, xüsusilə, ms-GİE induksiya əyrisindəki YF FSII-nin Mn klasterinin inaktivləşməyə məruz qalıb-qalmaması haqqında fikir yürütməyə imkan verir (Gasnov et al. 2007). Bu faza bir qayda olaraq, FSII-nin donor tərəfini əks etdirir. Biz bu komponenti müşahidə etmədiyimiz vaxt və yaxud intensivliyinə görə onun azalmasının qeydə alındığı hallarda Mn klaster fotooksidləşməsinin vəziyyətlərindən birinin inaktivləşməsi haqqında nəticəyə gələ bilərik.

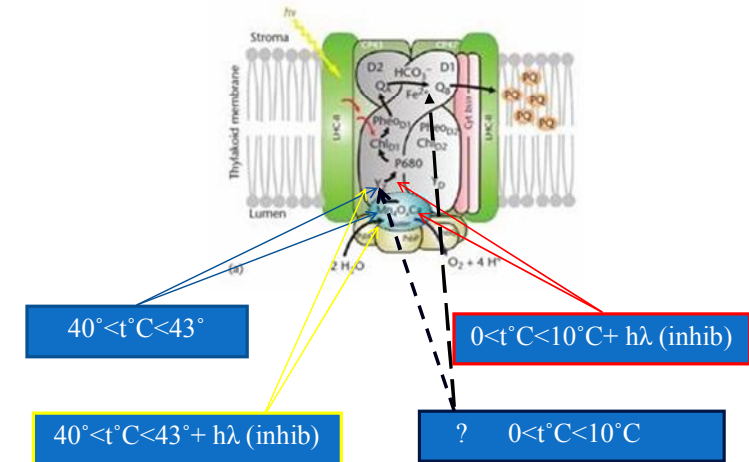
Əldə etdiyimiz nəticələr şəkil 4-də sxem formasında əks etdirilmişdir.

Sxemdən görüldüyü kimi, öyrənilən stress amillərinin təsiri, daha dəqiq: (i) aşağı müsbət temperatur ( $0^{\circ}\text{C} < t^{\circ}\text{C} < 10^{\circ}\text{C}$ ) (ii) öyrənilən nümunə üçün yüksək kritik temperatur ( $40^{\circ}\text{C} < t^{\circ}\text{C} < 45^{\circ}\text{C}$ ), hətta ikiqat stresin təsiri (iii) aşağı temperatur fonunda fotoingibirləşmə və (iv) yüksək böhran temperatur fonunda fotoingibirləşmə göstərir ki, yüksək böhran temperatur, əsasən, FSII-nin donor tərəfində zədələnmələrə səbəb olur.

Arpa cücərtiləri yarpaqlarında olduğu kimi, qarğıdalı yarpaqlarında da xlorofil *a* ms-GİE-nin xarakterik dəyişiklikləri göstərir ki, yüksək temperaturun təsiri altında induksiya əyrisinin YF daha kəskin azalır (bax. şəkil 2). Ms-GİE YF intensivliyinin yüksək temperaturun təsir müddətindən asılılığının təhlili guman etməyə imkan verir ki, termozədələnmə saytı  $\text{Mn}_4\text{O}_5\text{Ca}$  klasterə yaxın və ehtimal ki,  $\text{Y}_z$ -ə yaxın hissədə lokallaşır. Bununla yanaşı, alınmış nəticələrdən belə qənaətə gəlmək olar ki, yüksək böhran temperaturun suyun oksidləşmə prosesini və ya bu prosesin mərhələlərini zədələyir. Ədəbiyyat məlumatlarına əsaslanaraq nəzərə alaq ki, yüksək böhran temperaturlarda bizim tədqiqatlarımızda göstərilən yavaş fazanın intensivliyinin azalması sübut edir ki, bu stress suyun oksidləşməsi prosesinin  $\text{S}_{i+1}$  mərhələsini və ya  $\text{Y}_z$  zədələyir. Bu da ms-GİE YF təzahürünün göstəricisi olaraq P680 ilə  $\text{S}_{i+1}$  vəziyyətinin  $[\text{P680} + \text{S}_{i+1}]^*$  və ya  $\text{Y}_z$ -nin  $\text{P680} + \text{Y}_z$  rekombinasiyasının azalmasıdır. Deməli, böhran temperatur ya  $\text{S}_{i+1}$  vəziyyətini ya da  $\text{Y}_z$ -ni zədələyir.

Bundan başqa tədqiqatlarımız göstərir ki, yüksək böhran temperatur intensiv işıqla birlikdə zədələnmə effektini gücləndirmir (şəkil 2-3). Bu onu göstərir ki, yüksək temperatur fotosintez üçün lazım olan intensivlikdən artıq işıqlanma (şəkil 4 sol tərəf) FSII-nin donor tərəfinin eyni saytına təsir edir. Beləliklə, arpa və qarğıdalı cücərtiləri yarpaqlarında yüksək böhran

temperaturu fonunda fotoingibirləşmə tərəfimizdən alınmış nəticələri təsdiq edir ki,  $40^{\circ}\text{C}$ -dən çox artan temperatur kimi, fotosintez üçün lazım olan intensivliyi aşan ağ işıq da FSII-nin donor tərəfində eyni saytı zədələyir (şəkil 4). İndi aşağı müsbət temperatur üçün xarakterik olan digər mənzərəyə nəzər salaq. Belə ki, arpa və qarğıdalı cücərtilərində xlorofil *a* ms-GİE intensivliyi  $0^{\circ}\text{C} < t^{\circ}\text{C} < 10^{\circ}\text{C}$  temperaturun uzunmüddətli təsiri zamanı azalmışdır. Gecikmiş işıq emissiyasının induksiya əyrisinin SF və YF təhlili və dəyişmə xarakteri, həmçinin emissiyanın SS dəyişməsinin təhlilindən belə qənaətə gəlmək olar ki, FSII-nin soyuqdan zədələnməsi əsasən FSII-nin akseptor tərəfində üstünlüklə baş verir.



Şəkil 4. Müxtəlif temperatur şəraitində fotosistem II-nin zədələnmə saytları.

Şəkil 4-dən görüldüyü kimi, aşağı temperaturlarda ingibirləşmə saytını  $\text{Q}_A\text{-Q}_B$  nöqtələrində yerləşdirmişik. Soyuqdan zədələnmə saytının belə yerləşməsi ms-GİE induksiya əyrisinin SF/SS və eləcə də YF/SS nisbətlərinin ədədi qiymətinin öyrənilməsi əsasında həm təsir nüddətinin funksiyası kimi, həm də ədəbiyyat üzrə təhlil əsasında tərəfimizdən alınan nəticələrə əsaslanır.

Aşağı müsbət temperatur ( $0^{\circ}\text{C}$ ,  $4^{\circ}\text{C}$ ,  $14^{\circ}\text{C}$ ) fonunda fotoingibirləşmə göstərir ki, stresslərin belə birləşməsi fotosintetik prosesin zədələnməsi effektinin güclənməsinə gətirib çıxarır. Bu göstərir ki, həqiqətən soyuq stressi saytı fotoingibirləşmə saytından kənarında lokallaşır. Göstərdiyimiz kimi, nəticələrimizə əsaslanaraq, in vivo ingibirləşdirici işıq stressinin zədələnmə nöqtəsi FSII-nin donor tərəfində yerləşir, bu soyuq stressin lokallaşmasından fərqlənir.



Stress amillərin (aşağı müsbət temperatur, yüksək böhran temperatur, intensiv işıq) və onların kombinasiyalarının təsiri zamanı FSII-nin vəziyyətinin ardıcıl təhlili aşağıdakı yekun nəticələrə gəlməyə imkan verir.

FSII-nin reaksiya mərkəzi hətta cücərti yarpaqlarının 10 dəqiqə ərzində 45°C-də yuxarı temperaturda işlənməsi zamanı daha çox davamlıdır, başqa sözlə, ms-GİE YF üçün böhran səviyyədən yuxarı temperaturda FSII-nin reaksiya mərkəzinə əks etdirən SF qalır və onun intensivliyi cəmi 50% aşağı düşür. Təbii ki, bitki yarpaqlarının termiki işlənmə müddətinin artırılması zamanı yarpaqların ms-GİE dəyişikliklərinin aşkarlanması daha əyani baş verir və termoinaktivləşmənin müşahidə olunan ardıcılığı temperatur və vaxtın təsiri ilə ekranlanır (ötürülür). Bununla bərabər biz, bütöv bitkinin termiki işlənməsi zamanı ən labil saytın Mn klasterin oksidləşməsi vəziyyətlərindən biri olduğunu tam əsasla təsdiq edə bilərik.

Beləliklə, arpa və qarğıdalı cücərtiləri yarpaqlarında yüksək böhran temperatur fonunda fotoingibirləşmə tərəfimizdən alınan nəticələri təsdiq edir ki, 40°C-dən çox artan temperatur kimi, fotosintez üçün lazım olan intensivliyi artıran ağ işıq da FSII-nin donor tərəfində eyni saytı zədələyərək təsir edir (şəkil 4). Aşağı müsbət temperatur üçün xarakterik olan digər mənzərəyə nəzər salaq. Belə ki, arpa və qarğıdalı cücərtilərində xlorofil a ms-GİE-nin intensivliyi  $0^{\circ}\text{C} < t^{\circ}\text{C} < 10^{\circ}\text{C}$  temperaturun uzunmüddətli təsiri zamanı azalır. Gecikmiş işıq emissiyasının induksiya əyrisinin SF və YF təhlili və özünü aparma xarakteri, həmçinin emissiyanın SS özünü aparması deməyə imkan verir ki, FSII-nin soyuqdan zədələnməsi əsasən FSII-nin akseptor tərəfində üstünlüklə baş verir.

Stress amillərin (aşağı müsbət temperatur, yüksək böhran temperatur, intensiv işıq) və onların kompozisiyalarının təsiri zamanı FSII-nin vəziyyətinin ardıcıl təhlili aşağıdakı yekun nəticələrə gəlməyə imkan verir.

## NƏTİCƏLƏR

1. Temperatura qarşı davamlılıqlarına görə fərqlənən arpa (*Hordeum vulgare*) və qarğıdalı (*Zea mays*) cücərtilərində fotoingibirləşməsinin (idarəolunan aerasiya və rütubət şəraitində yüksək intensivlikli ( $320 \text{ W/m}^2$ ) polixromatik işıq) müqayisəli tədqiqi göstərmişdir ki, cücərti yarpaqlarında fotosintetik aparatın hər iki stressin təsirindən *in vivo* zədələnməsi xlorofil a ms-GİE induksiya fazalarının ədədi qiyməti və nisbətlərinin dəyişməsinin təhlili əsasında tədqiqi mühüm informasiya verir.

2. Yüksək temperaturunda xlorofil a ms-GİE-nin FSII-nin donor tərəfinə əks etdirən yavaş fazasının qısa müddətdə itməsi  $\text{Mn}_4\text{O}_5\text{Ca}$ -klasterinin

oksidləşmə prosesinin istiliyə həssaslığı ilə əlaqədardır. SF-in bu şəraitdə uzunmüddətli müşahidə olunması isə onun əks etdirdiyi reaksiya mərkəzinin daha davamlı olmasını göstərir. Arpa bitkisindən fərqli olaraq qarğıdalı cücərtilərində yarpaqlarının yüksək temperaturun, həmçinin böhran temperaturun uzun müddətli təsirinə qarşı daha davamlı olması müşahidə edilmişdir.

3. Müəyyən olunmuşdur ki, böhran temperaturuna yaxın temperaturun təsirindən zədələnmə fonunda güclü işığın təsirinə məruz qalmış arpa və qarğıdalı cücərtilərində FSII-nin donor tərəfinə əks etdirən xlorofil a ms-GİE yavaş fazasının qiyməti dəyişmir. Bu nəticə hər iki stressin zədələnmə saytlarının donor tərəfə yaxın olduğunu göstərir.

4. Aşağı müsbət temperatur FSII-nin donor tərəfinə əks etdirən xlorofil a ms-GİE yavaş fazasının, müəyyən qədər dəyişməsinə, o cümlədən stasionar səviyyəsinin qalxmasına səbəb olur. Güman olunur ki, bu hal  $Q_A-Q_B$  hüdudu saytında müəyyən dəyişikliklərin olmasının nəticəsidir.

5. Göstərilmişdir ki, aşağı müsbət temperatur ( $4^{\circ}\text{C}$ ,  $14^{\circ}\text{C}$ ), yüksək intensivlikli işığın birgə və qısa müddətli təsiri müxtəlif zaman hüdudunda intensivliyinə görə fərqlənən ms-GİE induksiya əyrisinin hər iki fazasının kəskin azalmasına səbəb olur.  $4^{\circ}\text{C}$  temperaturda 3 dəqiqə müddətində işığın təsiri zamanı istiliksevən qarğıdalı cücərtiləri yarpaqlarında xlorofil a ms-GİE-nin yavaş fazalarının azalması və itməsi göstərir ki, aşağı temperatur şəraitində yüksək intensivlikli işıq çox güman ki, FSII-də xlorofil a ms-GİE əks etdirən  $Y_z$  və ya  $\text{Mn}_4\text{O}_5\text{Ca}$ -klasteri ilə rekombinasiya olunan hər hansı oksidləşmə halının əmələ gəlməsinin zədələnməsi hesabınadır.

6. İlk dəfə müəyyən edilmişdir ki, aşağı müsbət temperatur fonunda yüksək intensivlikli işığın təsiri nəticəsində alınan fotoingibirləşmə intensivliyi hər iki cücərtildə artır. Bu da hər iki stressin zədələnmə saytlarının ayrı-ayrı kompartmentlərdə yerləşməsinə göstərir. Alınan nəticələr göstərir ki, aşağı müsbət temperatur akseptor tərəfinə ( $Q_A-Q_B$  ətrafını), güclü işıq isə FSII-nin donor tərəfindəki  $Y_z$  və ya  $\text{Mn}_4\text{O}_5\text{Ca}$ -klasterinin ətraflarını zədələyirlər.

7. İstiliksevən qarğıdalı cücərtiləri və soyuq davamlı arpa cücərtiləri müvafiq temperatur təsirinə qarşı müxtəlif cavab reaksiyaları  $\text{Mn}_4\text{O}_5\text{Ca}$ -klasteri və  $Y_z^+$  saytları güclü işığa qarşı bitkilərin həssaslığında mühüm rol oynayır.

8. Xlorofil a-nın bitki cücərtilərində dəyişən flüoressensiyası ilə yanaşı, xlorofil a ms-GİE induksiya fazasının təhlili də dəyişən mühit şəraitində bitkilərin davranışının proqnozlaşdırılmasında və bitki orqanizmlərinin stress şəraitində diaqnostikasında geniş istifadə oluna bilər.



## DİSSERTASIYA MÖVZUSU ÜZRƏ ÇAP OLUNMUŞ ELMİ ƏSƏRLƏRİN SİYAHISI

1. Bəşirzadə Ə.Ə., Abdullayev X.D., Mahmudov Z.M., Həsənov R.Ə., Soyuğa həssas və davamlı olan bitki cücərtilərini xlorofilin gecikmiş işıq emissiyasının müqayisəli təhlili. "Biologiyada elmi nailiyyətlər" Respublika elmi konfransının materialları (28-29 aprel) Bakı 2006, s.116-117
2. Bəşirzadə Ə.Ə., Abdullayev X.D., Mahmudov Z.M., Ocaqverdiyeva S.Y., Arpa və qarğıdalı bitkisi cücərtilərində fotosintez fotoingibirləşməsinin müqayisəli təhlili. "Tətbiqi biologiyanın problemləri" 17-28 aprel, Bakı 2007, s 19
3. Bəşirzadə Ə.Ə., Mahmudov Z.M., Şıxəliyeva S.Ş., Arpa cücərtilərini *in vivo* fotoingibirləşməsinə soyuq stresi dərəcəsinin təsiri. "Biologiyanın müasir problemləri" Respublika elmi konfransının materialları (25-26 aprel). Bakı 2008, s 32-33
4. Mahmudov Z.M., Bəşirzadə Ə.Ə. Arpa cücərtilərində fotoingibirləşmə ilə soyuq stresin qarşılıqlı təsiri. "Biologiyanın müasir problemləri" mövzusunda Respublika elmi konfransının materialları (25-26 aprel). Bakı 2008, s 33-34.
5. Баширзаде А.А., Махмудов З.М., Абдуллаев Х.Д., Гасанов Р.А. Исследование взаимодействия фотоингибирования и низкотемпературного стресса в проростках ячменя. Сборник материалов Международной научно-практической конференции "Актуальные проблемы биоэкологии". Москва 2008. стр. 84-86.
6. Махмудов З.М., Баширзаде А.А., Абдуллаев Х.Д., Гасанов Р.А. Сравнительные исследования фотоингибирования фотосистемы проростков ячменя и кукурузы при воздействии избыточного света и низкой температуры. BDU-nun 90 illik yubileyinə həsr olunmuş Respublika elmi konfransının materialları 22-23 may, Bakı 2009, səh. 67.
7. Bəşirzadə Ə.Ə., Mahmudov Z.M., Abdullayev X.D., Həsənov R.Ə., Şıxəliyeva S.Ş., Bitki sistemlərinin aşağı temperatur şəraitində fotoingibirləşməsi. BDU-nun 90 illik yubileyinə həsr olunmuş Respublika elmi konfransının materialları 22-23 may, Bakı 2009, səh. 68
8. Баширзаде А., Махмудов З., Абдуллаев Х., Гасанов Р. Фотоингибирование *in vivo* реакций приводящих к миллисекундной замедленной эмиссии света (мс ЗЭС) хлорофиллом проростков ячменя и кукурузы при пониженной температуре. Bakı Dövlət

- Universitetinin 90 illik yubileyinə həsr olunmuş Beynəlxalq elmi konfransının materialları. Bakı, 2009, c. 403.
9. Mahmudov Z.M., Abdullayev X.D., Bəşirzadə Ə.Ə., Həsənov R.Ə. Arpa cücərtilərində aşağı temperatur stresi şəraitində fotoingibirləşməsi prosesinin tədqiqi. AMEA Botanika İnstitutunun elmi əsərləri, Bakı 2009, səh. 900-905.
  10. Kh.Abdullayev, S.Aliyeva, S.Bairamova, A.Bashirzadeh, R.Ganiyeva, S.Dadashova, Z.Mahmudov, İ.Kurbanova, R.Gasanov. Ms-Delay Fluorescence (ms-DF) as an İndikator of Stress Faktors Action on Photosistem II. European Biophysics Journal with Biophysics letter 7th EBSA European Biophysics Congress July 11-15 2009, Genova, Italy
  11. Bashirzadeh A., Abdullayev Kh., Bairamova S., Ganiyeva R., Dadashova S., Mahmudov Z., Kurbanova İ., Zarkua M.Z., Gasanov R. Chlorophyl-protein Complexes and Reactions of Photosistem II under Stress. 2nd International Biophysics Congress and Biotechnology at GAP (Southeastern Anatolian Project) & the 21st National Biophysics Congress Poster Presentations (Poster bildiriləri (P 48) 05-09 October, 2009
  12. Bəşirzadə Ə.Ə., Mahmudov Z.M., Məmmədova M.A., Əşrəfova L.Ə. Müxtəlif temperatur stresi şəraitində arpa cücərtiləri yarpaqlarında gecikmiş işıq emissiyasının millisaniyə komponentlərinin dəyişməsi. Akademik A.Qarayevin anadan olmasının 100 illik yubileyinə həsr olunmuş "XXI əsrdə Biologiyanın aktual problemləri" Respublika elmi konfransının materialları, Bakı 2010, s.389-390
  13. Баширзаде А., Махмудов З., Абдуллаев Х., Гасанов Р. Фотоингибирование *in vivo* реакций, приводящее к миллисекундной замедленной эмиссии света (мс-ЗЭС) хлорофиллом проростков ячменя и кукурузы при пониженной температуре. AMEA xəbərləri 2010 № 3-4, c. 93-96
  14. Баширзаде А., Махмудов З., Абдуллаев Х., Гасанов Р. Исследование взаимодействия фотоингибирования и высокотемпературного стресса на листьях проростков ячменя. Сборник материалов II Международной научно-практической конференции, Актуальные проблемы биоэкологии. 26-28 октября, Москва 2010, стр. 143-147
  15. Bəşirzadə Ə.Ə., Mahmudov Z.M., Abdullayev X.D., Həsənov R.Ə. Fotosistemlərin formalaşması zamanı *in vivo* fotoingibirləşmənin saytları. Bakı Universitetinin xəbərləri təbiət elmləri seriyası 2010, №1, səh. 68-76

16. Bəşirzadə Ə.Ə., Məmmədova M.A. Arpa və qarğıdalı cücərtilərini yarpaqlarında FSII-nin yüksək temperatur şəraitində fotoingibirləşməsinin müqaisəli tədqiqi. Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyi BDU Gənc alimlərin və tədqiqatçıların müasir biologiyanın nəzəri və tətbiqi problemləri mövzusunda Beynəlxalq Elmi Konfransın Materialları (29-30 Aprel) Bakı 2011, s. 60-61.
17. Aliyeva S., Ganiyeva R., Dadasheva S., Novruzov E., Bəşirzadə Ə., Shikhiev A., Abdullayev X., Mahmudov Z., Gasanov R. Responses and protection of photosynthetic reaction under stress. European Biotechnology Congress, 28 September-1 October, 2011, Istanbul, Turkey
18. Alizadeh G., Bashirzadeh A., Mahmudov Z., Hasanov R. The productivity and stability of plant cell for biotechnology purposes. Second national conference on Biotechnology, bioinformatics and bioengineering, 24-25 february, 2012, p.24-25 Kolhapur, Maharashtra
19. Alizadeh G., Bashirzadeh A., Mahmudov Z., Hasanov R. The productivity and stability of plant cell for biotechnology proses. Biotechnology, bioinformatics and bioengineering, 2011, Vol.1, issue 4, p.537-541
20. Bəşirzadə Ə., Mahmudov Z., Fotosistem II-də xlorofil *a*-nin millisaniyə gecikmiş işıq emissiyasının termoinaktivləşməsi. Journal of Qafqaz University an International Journal, №: 32, 2011, Fizika, p.75-80
21. Bəşirzadə Ə., Mahmudov Z., Abdullayev X., Həsənov R. Enhancement of barley and maize seedlings photosystem II *in vivo* photoinhibition by low temperature. Journal of Qafqaz University an International Journal, №: 32, 2011, Fizika, p.69-74
22. Баширзаде А.А., Махмудов З.М., Абдуллаев Х.Д., Гасанов Р.А. Исследование сайтов повреждения фотосистемы II фотосинтеза *in vivo* при экстремально высокой инсоляции и температуре. Фундаментальные исследования, №6, ч. 2, ИД «Академия естествознания», 2012, стр. 314-318

**Али Аюб оглы Баширзаде**  
**Фотоингибирование растений кукурузы и ячменя *in vivo***  
**при температурном стрессе**  
**Резюме**

В работе исследовано фотоингибирование фотосистемы II фотосинтеза *in vivo* в листьях проростков кукурузы (*Zea mays*) и ячменя (*Hordeum vulgare*) в норме и при высокотемпературном и низкотемпературном (положительные низкие температуры) стрессах.

Исследованы сайты повреждения фотосистемы II как при действии температурного стресса, так и сайты фотоингибирования на фоне температурного стресса. Сайты повреждения определяли на основе исследования и анализа индукционной картины развития замедленной эмиссии света (мс-ЗЭС) хлорофиллом *a* в миллисекундном диапазоне.

Установлено, что высокие критические температуры и низкие положительные температуры существенно изменяют природу развития процесса фотоингибирования.

Низкие температуры усиливают развитие процесса фотоингибирования фотосистемы II, в результате торможения образования продуктов, участвующих в реакциях рекомбинационного излучения хлорофилла *a* приводящего к мс-ЗЭС.

Установлено, что сайты фотоингибирования ФС II на фоне низкой температуры (4<sup>0</sup>С) локализуются на донорной стороне ФС II, вероятно на стадии фотоокисления воды или на Y<sub>z</sub>, в то время как только холодной стресс понижает перенос электрона на уровне Q<sub>A</sub> → Q<sub>B</sub> на акцепторной стороне ФС II. Предполагается, что пониженные температуры могут также нарушать баланс в скорости процесса синтеза белка D1 ФС II *de novo* и деградацией его в результате действия интенсивного освещения.

Показано, что фазы мс-ЗЭС хлорофилла *a* листьев кукурузы более чувствительны к интенсивному свету при пониженной температуре.

Установлено, что на донорной стороне ФС II сайт термоповреждения при критической для исследуемых культур высокой температуре (42<sup>0</sup>С- 45<sup>0</sup>С) совпадает с сайтом фотоингибирования и локализуется в области Mn<sub>4</sub>O<sub>5</sub>Ca кластера или на Y<sub>z</sub>. На акцепторной стороне ФС II основным сайтом фотоингибирования является пункт близкий к реакционному центру ФС II. Листья кукурузы характеризуются большей устойчивостью различных фаз индукционной кривой мс-ЗЭС хлорофилла *a* при воздействии двойного стресса.

Полученные данные расширяют представления о механизме ингибирования в условиях одновременного повреждающего действия температуры.

**Ali Ayyub Bashirzadeh**  
**Photoinhibition of maize and barley plants *in vivo* under**  
**the temperature stresses**

**Summary**

In the work has been investigated the photoinhibition of photosystem II photosynthesis *in vivo* in leaves of maize growth (*Zea mays*) and barley (*Hordeum vulgare*) in normal and under high temperature and low temperature (positive low temperature) stresses.

The sites of photosystem II (PSII) damage as well as under the influence of temperature stress and also the photoinhibition sites on the phone of temperature stress have been studied. The sites of damage have been determined on the phone of investigation and analyses of induction curves of the development of delayed light emission (ms-DLE) chlorophyll a in millisecond range.

It was determined that, high critical temperatures and low positive temperatures considerably change the nature of development of photoinhibition process.

Low temperatures increase the development of photoinhibition process in photosystem II on the base of delayed product forming, presenting in the recombinative irradiation reactions of chlorophylla *a* leading to ms-DLE.

It was determined, that the sites of photoinhibition of PS II on the phone of temperature (4°C) are located on the donor site of PSII, perhaps, on the region of water photooxidation or on  $Y_z$ , at that time as soon as cold stress decreases the transferring of electrons on the level  $Q_A-Q_B$  on acceptor site of PSII. It is supposed that the decreased temperature may also interrupt the balance in speed of process in the D1 protein synthesis of PSII *de novo* and its degradation on the base of intensive irradiation influence.

It was presented that maize leaves are more sensitive to intensive light under low temperature.

It was also determined that on donor side of PSII site of the thermo-damage under critical high temperature (42°C -45°C) for investigating culture coincides with the photoinhibition site and is located in the area  $Mn_4O_5Ca$  cluster or on  $Y_z$  on acceptor side of PSII, with the main site of photoinhibition is the close to PSII reaction centre. The maize leaves are characterized by a large stability of various phases of induction curve of ms-DLE chlorophylla *a* under double stress influence.

The obtained data extend of knowledge on photoinhibition mechanisms in conditions of simultaneous influences of temperature.

*На правах рукописи*

**БАШИРЗАДЕ АЛИ АЮБ ОГЛЫ**

**ФОТОИНГИБИРОВАНИЕ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ  
И ЯЧМЕНЯ *IN VIVO*  
ПРИ ТЕМПЕРАТУРНОМ СТРЕССЕ**

**24 06.01 - Биофизика**

**АВТОРЕФЕРАТ**

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

**БАКУ- 2013**