

**RADİASIYA VƏ DUZ STRESLƏRİNİN LOBYA BİTKİSİNDƏ ENERGETİK
MÜBADİLƏ FERMENTLƏRİNİN FƏALLIĞINA TƏSİRİ**

İxtisas: 2418.01 - Radiobiologiya

Elm sahəsi: 24- Biologiya elmləri

Fəlsəfə doktoru elmi dərəcəsi almaq üçün təqdim edilmiş

D İ S S E R T A S İ Y A

İddiaçı: _____ **Nərmin Rafiq Qızı Quliyeva**

Elmi rəhbər I: _____ biologiya elmləri doktoru, professor
Elimxan Süleyman oğlu Cəfərov

Elmi rəhbər II: _____ biologiya elmləri doktoru, dosent
Həsən Qərib oğlu Babayev

M Ü N D Ə R İ C A T

GİRİŞ	5
I FƏSİL. ƏDƏBİYYAT XÜLASƏSİ	13
1.1. Stres amillərinin təsirinin fizioloji-biokimyəvi və ekoloji əsasları	13
1.2. Radiasiya və onun canlılara təsiri.	16
1.3. Duzun artan qatılıqlarının bitkilərə təsiri	20
1.4. Duz stresinin bitkilərdə energetik mübadilə yollarına təsiri..	25
1.5. Fotosintezin piqmentləri. Karotinoidlər və xlorofillər.....	26
1.6. Bitkilərdə antioksidant müdafiə sistemi və onun bioloji əhəmiyyəti	30
1.7. Antioksidant müdafiə sistemin əsas fermentləri.....	36
1.8. Prolin və malondialdehid	39
1.9. Bitkilərdə metabolik yolların fermentləri.....	41
1.9.1. Bitki orqanlarında PK fermentinin yayılması və biokimyəvi funksiyaları.....	42
1.9.2. Bitki orqanlarında NAD-MDH fermentinin yayılması və biokimyəvi funksiyaları	43
1.9.3. Bitki orqanlarında OAD fermentinin yayılması və biokimyəvi funksiyaları	45
1.10. Ekstremal mühitdə köklərin fəaliyyəti	50
1.11. Duz stressi, mineral qidalanma və H ⁺ -nasoslar.....	51
1.12. Ali bitkilərdə adaptasiyanın populyarlaşmasının qısa elmi anlamı	54

E K S P E R İ M E N T A L H İ S S Ə

II FƏSİL. TƏDQIQATIN MATERIAL VƏ METODLARI	58
2.1. Tədqiqatın obyektini və tədqiqat materialının hazırlanması	58
2.2. Tədqiqatın metodları	60

2.2.1. Biometrik göstəricilərin təyini	60
2.2.2. Toxumların cücərmə faizinin hesablanması	61
2.2.3. Piqmentlərin miqdarının təyini.....	61
2.2.4. Fermentlərin aktivliyinin təyini.....	61
2.2.5. Aralıq metabolitlərin miqdarının təyini.....	66
2.2.6. H ⁺ -nasosların aktivliyinin təyini.....	68
2.2.7. Adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarının təyini.....	68
2.2.8. Zülalların miqdarının təyini	70
2.2.9. Alınan nəticələrin statistik işlənməsi.....	70
III FƏSİL. ALINAN NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ.....	71
3.1. Radiasiya və duz streslərinin lobya bitkisinin biometrik göstəricilərinə təsiri	71
3.2. Lobya yarpaqlarında bəzi fizioloji proseslərin və aralıq metabolitlərin miqdarının radiasiya və duz stresləri şəraitində tədqiqi.....	84
3.3. Lobya yarpaqlarında antioksidant sistemin və metabolik yolların bəzi fermentlərin tədqiqi üçün optimal şəraitin seçilməsi.....	91
3.4. Radiasiya və duz streslərinin lobya yarpaqlarında KAT aktivliyinə təsiri	97
3.5. Radiasiya və duz streslərinin lobya yarpaqlarında metabolik yolların bəzi fermentlərinin aktivliyinə təsiri	101
3.6. Radiasiya və duz streslərinin lobya yarpaqlarında adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarına təsiri	112
3.7. Radiasiya və duz streslərinin lobya yarpaqlarında KAT, metabolik yolların bəzi fermentlərinin aktivliyinə və kökdə ion mübadiləsinə təsiri	116
3.8. Radiasiya və duz (NaCl) streslərinin kombintiv təsirindən lobya yarpaqlarında bir sıra fizioloji-biokimyəvi proseslərin müqayisəli tədqiqi	122

YEKUN.....	136
NƏTİCƏLƏR	141
TÖVSÜYƏLƏR.....	143
ƏDƏBİYYAT SİYAHISI	144
ƏLAVƏLƏR.....	173
İXTİSARLARIN SİYAHISI	178

GİRİŞ

Mövzunun aktuallığı. Məlumdur ki, bu gün ekoloji böhranın kəskinləşdiyi bir şəraitdə ətraf mühitin müxtəlif stres amillərinin bitkilərin boyatma və inkişafına, onların keyfiyyət göstəricilərinə, məhsuldarlığına təsirinin öyrənilməsinə, həmçinin də bitkilərin belə təsirlərə uyğunlaşma mexanizmlərinin araşdırılmasına böyük zərurət vardır.

Bitkilərin stres faktorlarının təsirinə uyğunlaşma qabiliyyətinin öyrənilməsi, artan antropogen yük və xüsusilə qeyri-stabil, əsasən, radiasiya şəraitində işləyən ekosistemin davamlılığının proqnozlaşdırılması üçün vacib problemlərdən biridir [72, c.23, s.75; 114, c.43, s.580; 157, s.192; 175, s.263; 222, s.28].

Beynəlxalq ekoloji təşkilatların hesabatlarında göstərilir ki, yalnız quraqlıq və şoranlıq amilləri biomüxtəlifliyə ciddi ziyan vurmaqla yanaşı, həm də mədəni bitkilərin məhsuldarlığının kəskin (~30-35%) azalmasına səbəb olmuşdur [110, s.443]. Bu baxımdan, bu istiqamətdə aparılan tədqiqat işləri aktual olmaqla yanaşı, həm də adı çəkilən proseslərə məqsədyönlü təsir imkanlarının tapılması yolunda geniş perspektivlər açır.

Quraqlıq və şoranlıq kimi amillərin yaratdığı ekoloji problemlər bizim ölkəmiz üçün də aktualdır. Belə ki, torpaqşünas alimlərin verdikləri məlumatlara əsasən Respublikamızda 2002-ci ildə şoranlaşan düzənlik torpaqların sahəsi 521,7 min ha olmuş, 2007-ci ildə isə artaraq 661,9 min ha çatmışdır ki, bu da ümumi ərazimizin ~46,6%-i deməkdir [5, s.29; 7, s.321]. Hal-hazırda ərazi torpaqlarımızın ~50.0% -dən çoxu əkin prosesindən kənar qalmışdır. Kafi isə göstərir ki, müasir dövrdə dünyada əkinə yararlı torpaqların ~20%-i şoranlaşmışdır [36, c.50, s.174]. Göstərilən statistik məlumatlar bu problemin bizim ölkəmiz üçün də aktual olmasını söyləməyə əsas verir.

Şoranlaşmanın qlobal problem olması bu gün bu sahədə çalışanların ciddi narahatlığına səbəb olmuşdur. Bu səbəbdən də ayrı-ayrı ölkələrdə təkcə şoranlıq

deyil, ümumiyyətlə ətraf mühitin müxtəlif ekstremal təsirləri şəraitində yetişib məhsul verə bilən bitki genotiplərinin alınmasına dair geniş tədqiqat işləri aparılır.

Hesablamalara görə 2025-ci ildə dünya əhalisinin sayı ~10 milyarda çatacaq [132, s.204]. Qlobal miqyasda yaxınlaşan təhlükəni hiss etmək və qabaqleyici tədbirlər görmək üçün alimlərin qarşısında duran əsas vəzifələrdən biri seleksiya yolu ilə şoranlığa və quraqlığadavamlı bitkilər yaradaraq quraq və şoran torpaqları yüksək məhsul verən mühüm kənd təsərrüfatı obyektlərinə çevirməkdən ibarətdir [132, s.203; 210, s.1]

Məlumdur ki, bitki metabolizmi bir-birindən və xarici mühitin abiotik amillərindən asılı olan fizioloji-biokimyəvi proseslərin mürəkkəb bir sistemidir. Bu sistem hesabına metabolik reaksiyaların sürəti və istiqaməti dəqiq əlaqələndirilərək maddələr mübadiləsinə xas olan sabitlik və hərəkətlilik təmin edilir. Canlı orqanizmlərin ətraf mühitin ekstremal amillərinin təsirinə qarşı uyğunlaşma mexanizmlərini anlamaq üçün onların stresə qarşı verdikləri cavab reaksiyaları populyasiyadan başlayan və molekularda başa çatan müxtəlif ierarxik səviyyələrdə öyrənmək lazımdır [100, s.127].

Məlumdur ki, toxum bitkinin metabolik proseslərin, yəni maddələr və enerji mübadiləsinin tamamilə dayandığı orqanıdır. Toxumlarda metabolik proseslərin dayanmasına baxmayaraq, onlarda sonrakı nəsillərə ötürmək üçün nəzərdə tutulmuş genetik inkişaf proqramı saxlanılır. Metabolik reaksiyalarda su mühüm rol oynadığı üçün toxumların nəmlənməsi ilə bu proqramın hesabına inkişaf prosesi başlayır. Metabolik reaksiyaların işə düşməsi üçün isə, məlum olduğu kimi, enerji tələb olunur və bu enerji mənbəyi rolunu qlükoliz və tənəffüs prosesləri oynayır. Son nəticədə fotosintez zamanı udulan $h\nu$ -kvant enerjisinin hesabına yağlar, zülallar, polisaxaridlər kimi yüksəkenerjili qida maddələrin sintezi başlayır.

Bitki toxumlarının inkişafının stimullaşdırılması üçün bu günə qədər müxtəlif kimyəvi, bioloji və fiziki vasitələrdən istifadə olunmuşdur. Kimyəvi vasitələrdən istifadənin özündən sonra müxtəlif fəsadlar yaratması, bioloji preparatlardan istifadənin isə kifayət qədər baha başa gəlməsi ekoloji cəhətdən təmiz, təhlükəsiz və

ucuz başa gəlməsi ilə fərqlənən fiziki üsullardan istifadəyə üstünlük vermişdir. Son illərin tədqiqatları göstərir ki, bu baxımdan kiçik stimullaşdırıcı dozalarda γ -şüalardan istifadə əvəzolunmazdır. Belə ki, kiçik dozalarda γ -şüalanma enerjisi embrionu həyacanlandıra və fermentativ aktivliyi artırır ki, bu da hüceyrənin bölünmə sürətini artırmaqla, yalnız cücərmənin deyil, həm də vegetativ böyümənin sürətini artırır.

Ədəbiyyat materiallarının təhlili göstərir ki, radiasiya texnologiyalarından istifadəyə əsaslanan üsullar son illər daha geniş tətbiq olunan yeni fiziki üsullardandır. Buna səbəb kiçik dozalarda radioaktiv şüalanmadan istifadənin həm də bəzi üstünlüklərə (stimullaşdırıcı effektin olması, əkin materialının yüksək dərəcədə zərərsizləşdirilməsi, əkin materialı üçün letal sonluğun olmaması, emal zamanı toxumların zədələnməsinin minimuma endirilməsi, induksiya olunmuş mutasiyanın olmaması, enerji sərfinin azaldılması) malik olmasıdır.

Bu günə qədər aparılmış tədqiqat işlərinin nəticələrindən aydın olur ki, kənd təsərrüfatı bitkilərinin toxumlarının səpindən əvvəl stimullaşdırıcı dozalarda γ -şüalarla işlənməsi genetik inkişaf proqramını dəyişdirə bilməsə də, bu şüalanmanın enerjisi requlyator sistemlərinə təsir etməyə kifayət edə bilər. Bu isə inkişaf proqramının reallaşmasını sürətləndirə bilər. Nəticədə ontogenezin ilkin fazalarının keçməsi sürətlənir, bitkinin yetişmə müddəti qısalar, əlverişli şəraitlərdə isə məhsuldarlıq artır, onların keyfiyyət göstəriciləri yaxşılaşa bilər. Son illərin tədqiqatları göstərir ki, sadəliyi və ucuz başa gəlməsi ilə seçilən toxumların γ -şüalarla işlənməsi şəkər çuğundurunda şəkərin, dənli bitkilərdə zülalın, kartofda nişastanın, dərman bitkilərində alkaloidlərin, tərəvəz bitkilərində vitaminlərin miqdarının artmasına səbəb ola bilər [37, s.87; 73, s.80; 113, s.42; 115, c.61, s.73; 177, s.18; 262, s.641].

Mitotik aktivlikdə baş verən dəyişikliklərdə [51, s.70; 52, s.106] hüceyrə membranlarının rolu, canlı orqanizmlərə aşağı dozalı radiasiyanın təsiri ilə bağlı aparılan tədqiqatlar da nəzərə alınmalıdır. Şüalanmış hüceyrələrdə radiohəssaslığın və

gen ekspressiyasının tənzimlənməsi mexanizmlərinin öyrənilməsi də həlli vacib olan problemlərdəndir [3, s.328; 114, c.43, s.580; 269, c.91, s.13].

Toxumların səpindən əvvəl γ -şüalarla işlənməsinin duz stresi də daxil olmaqla, müxtəlif stres amillərinin zərərli təsiri şəraitində inkişafını stimullaşdırma bilməsinə dair də məlumatlar vardır.

XX əsrin 80-ci illərinin əvvəllərində bitkilərin γ -radiasiyanın yüksək dozaları ilə şüalanmasından sonra, yüksəkmolekullu polipeptidlərin parçalanma məhsulu hesab olunmayan kiçik molekullu zülalların *de novo* sintezinin baş verməsi sonuncunun yüksək radioaktivlik səviyyəsinə malik olduğunu göstərir. Müəyyən edilmişdir ki, pomidor bitkisinin hüceyrələrinin γ -şüalanmasından sonra, xüsusilə, sitoplazmada sintez olunan 15 və 17 kDa, mitoxondrilərdə isə 22 kDa molekul çəkili polipeptidlər qoruyucu funksiya nümayiş etdirirlər [101, s.519].

Müasir elmin qarşısında duran əsas məsələlərdən biri də kənd təsərrüfatında ionlaşdırıcı şüalanmanın istifadəsinin praktik prioritetlərinin müəyyən edilməsindən və elmi əsaslandırılmasından ibarət olmalıdır [67, s.110]. Radiasiya və duz streslərinin stimullaşdırıcı təsirlərinin olub-olmaması, radiobioloji təsirlərin əmələ gəlməsi mexanizmlərinin təfərrüatlı təhlili, modifikasiya edən amillərin və stimullaşdırma effektinin dəyişkənliyinin səbəblərinin müəyyənləşdirilməsi və qiymətləndirilməsi də elmin qarşısında duran başlıca mövzulardan biridir.

Məlumdur ki, müxtəlif təbiətli abiotik stres amillərinin təsirindən bitki orqanizmlərində superoksid radikalı (O_2^-), hidrogenperoksid (H_2O_2) və hidroksid ionu (OH) kimi aktiv oksigen radikalları (AOR) yaranır. Yaranan AOR orqanizm üçün zərərli olduğundan orqan və toxumaların strukturunun dağılmasına səbəb olur [121, s.27]. Duz stresində AOR-nın yaranması hüceyrə membranlarında lipidlərin peroksid oksidləşməsinə (LPO), zülalların oksidləşməsinə, nuklein turşularının dağılmasına və fermentlərin inhibirləşməsinə səbəb olduğu üçün sonda hüceyrə metabolizminin pozulması ilə nəticələnir [226, c.196, s.273].

Təqdim olunan işdə radiasiyanın müxtəlif şüalanma dozalarında və müxtəlif duz qatılıqlarında becərilmiş lobya bitkisinin yarpaqlarında LPO məhsulu olan

malondialdehidinin (MDA) miqdarı, H₂O₂-nin zərərsizləşdirilməsi [256, s.221] funksiyasını yerinə yetirən KAT fermentinin aktivliyi metabolik yolların fermentlərinin aktivliyi ilə birgə öyrənilmişdir.

Ədəbiyyat materiallarından görünür ki, yüksək duz qatılıqlarında ali bitkilərdə suyun mənimsənilməsinin çətinləşməsi duz stresi yaradır ki, bu da hüceyrə membranlarının kimyəvi tərkibinin və fermentlərin aktivliklərinin dəyişməsinə səbəb olmaqla yanaşı, həm də zülal sintezinə və genlərin ekspressiyasına mənfi təsir edə bilər [86, c.36, s.; 275, c.67, s.2].

Fotosintez yaşıl bitkilərin əsas funksiyalarından olub hüceyrənin energetik vəziyyətini təmin etməklə, onları intermediatlar və plastik maddələrlə təchiz edir. Bitkilərin yaşama imkanları və davamlılığı, ilk növbədə, fotosintezlə bağlı olan fiziki-kimyəvi və fizioloji-biokimyəvi mexanizmlərin labilliyindən, həmçinin, bitkilərin topladıqları ehtiyat maddələrin miqdarından asılıdır [164, c.1, s.381]. Məlumdur ki, bitki orqanizmlərində xloroplastların əsas funksiyası sudan və karbon qazından günəş şüalarının enerjisi hesabına üzvü maddə sintez etməkdən ibarətdir.

Məlumdur ki, lipidlərin və bəzi amin turşularının biosintezində substrat olaraq piruvat və onun törəmələri iştirak edir [21; 48]. Bir çox tədqiqatçılar göstərir ki, piruvat C₃-bitkilərin xloroplastlarına diffuziya yolu ilə daxil olurlar. Xloroplastlarda piruvatın metabolizmində mühüm rol malik olan piruvatdehidrogenaza multiferment kompleksi aşkar edilmişdir.

Məlumdur ki, hüceyrə metabolizmində stressə uyğunlaşma əlamətlərinin yaranmasında C₄ üzvi dikarbon turşularının çevrilməsini təmin edən ferment sistemləri mühüm rol oynayır. Bu nöqtəyi-nəzərdən C₃-bitkilərin metabolizmində fəal rolunu olan və C₄-dikarbon turşularının metabolizmini həyata keçirən piruvatkinaza (PK), oksalasetatdekarboksilaza (OAD) və NAD-malatdehidrogenaza (NAD-MDH) fermentlərinin böyük əhəmiyyətini nəzərə alaraq lobya bitkisinde onların aktivliyinin dəyişmə dinamikasının tədqiqi də qarşıya qoyulan məsələlərdəndir.

İşin məqsədi və vəzifələri. İşin əsas məqsədi səpindən əvvəl stimullaşdırıcı dozalarda γ -şüallarla işlənmiş lobya toxumlarının duz stresi şəraitində

becərilməsindən alınan bitkilərin yarpaqlarında energetik mübadilə fermentlərinin, eyni zamanda kiçik və irimolekulyar antioksidantların tədqiqi əsasında onların adaptiv proseslərdə rolunu öyrənməkdən ibarətdir.

Məqsədə çatmaq üçün qarşıya aşağıdakı vəzifələrin yerinə yetirilməsi qoyulmuşdur:

- duz və radiasiyanın ayrılıqda və birgə təsiri şəraitində yetişən lobya cücərtilərində morfo-biometrik dəyişkənliklərin öyrənilməsi;

- duz və radiasiyanın ayrılıqda və birgə təsiri şəraitində yetişən lobya bitkisinin yarpaqlarında fotosintezin piqmentlərinin və MDA-nın miqdarının tədqiqi;

- duz və radiasiyanın ayrılıqda və birgə təsiri şəraitində yetişən lobya bitkisinin yarpaqlarında KAT, PK, NAD-MDH, OAD fermentlərinin aktivliyinin tədqiqi;

- duz və radiasiyanın ayrılıqda və birgə təsiri şəraitində yetişən lobya bitkisinin yarpaq toxumalarında adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarının tədqiqi;

- duz və radiasiyanın ayrılıqda və birgə təsiri şəraitində yetişən lobya bitkisinin yarpaqlarında mübadilə yollarının fermentləri ilə kök hüceyrələrində H⁺-nasosların aktivliyinin müqayisəli tədqiqi;

- duz stresi şəraitində şüalanmış toxumlardan inkişaf edən lobya bitkisinin yarpaqlarında energetik mübadilə fermentlərinin yüksək aktivliyini müəyyən edən radiasiya dozalarının və duz qatılıqlarının optimal həddlərinin müəyyənləşdirilməsi.

İşin elmi yenilikləri. İşdə, ilk dəfə olaraq, lobya bitkisində:

- vegetasiyanın ilkin dövrlərində, radiasiya, duz streslərinin ayrılıqda və birgə təsirləri şəraitində biometrik göstəricilərin, yarpaqlarda aralıq metabolitlərin, adenin nukleotidlərin və nikotin kofermentlərin, fotosintez piqmentlərinin miqdarının, antioksidant müdafiə sistemi və metabolik yolların fermentlərinin və kök sistemlərində H⁺-nasosun aktivliyinin dəyişməsinə əsasən bitkinin stres şəraitinə adaptiv reaksiyaları müqayisəli öyrənilmişdir;

- ontogenezin ilkin dövrlərində antioksidant sistemin və metabolik yolların fermentlərinin aktivliyinin dəyişməsinə əsasən fotosintez və tənəffüs kimi energetik proseslərin intensivliyinin ikili stres şəraitində dəyişməsinə dair fikir söylənilmişdir;

- duz stresi şəraitində kök hüceyrələri membranlarında lokalizasiya olunan H⁺-nasoslarının aktivliyi ilə yarpaqlarda metabolik yolların fermentlərinin aktivliyinin dəyişməsi arasında korrelyasiyanın mövcudluğu aşkar olunmuşdur..

Tədqiqatın metodları. Tədqiqatlarda homogenizasiya, sentrifüqasiya, filtrasiya, pH-metriya, kalorimetrik, spektrofotometrik, bir sıra analitik metodlardan, riyazi-həndəsi və nəticələrin analiziində statistik üsullardan istifadə olunmuşdur.

İşin elmi yenilikləri. İşdə, ilk dəfə olaraq, lobya bitkisinde:

- vegetasiyanın ilkin dövrlərində, radiasiya, duz streslərinin ayrılıqda və birgə təsirləri şəraitində biometrik göstəricilərin, yarpaqlarda aralıq metabolitlərin, adenin nukleotidlərin və nikotin kofermentlərin, fotosintez pıqmentlərinin miqdarının, antioksidant müdafiə sistemi və metabolik yolların fermentlərinin və kök sistemlərində H⁺-nasosun aktivliyinin dəyişməsinə əsasən bitkinin stres şəraitinə adaptiv reaksiyaları müqayisəli öyrənilmişdir;

- ontogenezin ilkin dövrlərində antioksidant sistemin və metabolik yolların fermentlərinin aktivliyinin dəyişməsinə əsasən fotosintez və tənəffüs kimi energetik proseslərin intensivliyinin ikili stres şəraitində dəyişməsinə dair fikir söylənilmişdir;

- duz stresi şəraitində kök hüceyrələri membranlarında lokalizasiya olunan H⁺-nasoslarının aktivliyi ilə yarpaqlarda metabolik yolların fermentlərinin aktivliyinin dəyişməsi arasında korrelyasiyanın mövcudluğu aşkar olunmuşdur.

İşin nəzəri və praktik əhəmiyyəti. Alınmış nəticələrdən bitkilərin stressə adaptasiyası mexanizmlərinin tədqiqində məlumat bazası kimi istifadə edilə bilər.

Alınan nəticələrdən toxumların səpindən əvvəl γ -şüalarla işlənməsinin duz stresi şəraitində bitkilərin böyümə və inkişafının stimullaşdırılması kimi praktiki işlərdə istifadə edilə bilər.

Alınan nəticələrdən ətraf mühitin müxtəlif stres amillərinin təsirinə davamlı və məhsuldar bitki sortlarının yaradılması zamanı dəyərli nəzəri mənbə kimi istifadə edilə bilər.

Nəticələrdən universitetlərdə biokimya, fiziologiya üzrə ixtisas kurslarının tədrisində mənbə kimi istifadə etmək olar.

Müdafiyyə çıxarılan əsas müddüəlar:

1. Radiasiya və duzun ayrılıqda və birgə təsiri ilə lobya bitkisinin tam və vegetativ orqanlar səviyyəsində biometrik göstəricilərində baş verən dəyişikliklərlə doza həddləri və şüalanma-duz rejimləri arasında müəyyən əlaqə vardır.
2. Ontogenezin ilkin mərhələlərində lobya bitkisinin radiasiya və duz streslərinə adaptasiyasında antioksidant müdafiə sistemi ilə energetik mübadilə fermentləri uzlaşdırılmış fəaliyyət göstərir.
3. Radiasiya və duzun müxtəlif kombinasiyalarında lobya köklərində mineral qidalanma ilə yarpaqlarda baş verən fizioloji-biokimyəvi proseslər arasında adekvat qanunauyğunluq vardır.
4. Şüalanma dozası və NaCl-un 50 Qr + (10-50) mM kombinasiyasında yaratdığı stimullaşdırıcı təsir effekti lobya bitkisinde fotosintetik piqmentlər, adenin nukleotidləri, nikotin kofermentləri, MDA, zülalların miqdarı və KAT, PK, NAD-MDH, OAD, H⁺-nasosların aktivlikləri səviyyəsində induktiv mexanizmlər yaradır.
5. Şüalanmış toxumlardan yüksək duz qatılığında yetişən bitkilərdə fotosintezin intensivliyində baş verən dəyişikliklər xloroplastların miqdarının azalması, xlorofillazanın hidrolitik aktivliyinin artması və xlorofil-zülal kompleksinin parçalanması ilə əlaqədardır.

İşin aprobeasiyası. Dissertasiya işinin əsas nəticələri aşağıda göstərilən bir neçə beynəlxalq və respublika konfranslarında müzakirə olunmuşdur: Akademik C.Ə.Əliyevin 90 illik yubileyinə həsr olunmuş “Innovations in Biology And Agriculture to Solve Global Challenges” konfransı (Bakı, 2018); Межд. Конф. “Эколог. Промышл. и Энергетич. безопасность” beynəlxalq konfransı (Sevastopol, 2019); VIII съезд по Радиобиологии (Moskva 2021); “Modern

Information, Measurement And Control Systems: Problems And Perspectives” konfransı (Bakı, 2020), “Biologiyada elmi nəaliyyətlər və çağırışlar” mövzusunda X Beynəlxalq konfrans (Bakı, 2021); International Scientific-Practical Conference “Soil-ecological problems of agrocenoses and ways to solve them” (Baku,2021), IV межд. научно-практ. Конф. «Совр. проблемы радиобиологии, радиоэкологии и агроэкологии» (Обнинск 2021). İş həmçinin də AMEA Radiasiya Problemləri və Genetik Ehtiyatlar İnstitutlarında keçirilən elmi seminarlarda müzakirə olunmuşdur.

İşin nəşri. Yerli və beynəlxalq jurnallarda dissertasiya işinin yekun nəticələrini özündə əks etdirən 15 elmi əsər nəşr olunmuşdur.

Dissertasiyanın quruluşu və həcmi. Dissertasiya işi giriş – 17745, 3 fəsil - ədəbiyyat icmal - 88570, tədqiqatın material və metodları - 23824, alınan nəticələr və onların müzakirəsi – 93172, yekun - 9859, nəticələr - 2894, tövsiyələr - 1331, istifadə edilmiş ədəbiyyatların siyahısından, əlavələr və ixtisarların siyahısı da daxil olmaqla 181 çap səhifəsindən (237393) ibarətdir. İşdə 3 sxem, 7 şəkil, 4 qrafik, 17 cədvəl və 11 diaqram verilmişdir. Alınan nəticələrin analizi zamanı 9 azərbaycan, 74 rus və 214 xarici ədəbiyyat mənbəyinə istinad olunmaqla 296 mənbədən istifadə edilmişdir. 2005-2021-ci illəri əhatə edən ədəbiyyatlar istinad olunan ümumi ədəbiyyatların ~59.6%-ni əhatə edir.

I FƏSİL. ƏDƏBİYYAT XÜLASƏSİ

1.1. Stres amillərinin bitkilərə təsirinin fizioloji-biokimyəvi və ekoloji əsasları

Stres nəzəriyyəsi dünyada ilk dəfə olaraq Hans Selye [251, c.122, s.625; 252] tərəfindən verilmiş və müxtəlif elm sahələrində bu gün də istifadə olunmaqdadır. Müasir dövrdə ingilis dilində “gərginlik” mənasını verən “Stres” termininin radiasiya, su, duz, temperatur və s. kimi formaları vardır. Təbiətdə bu və ya digər dərəcədə stres yaratmaq xassəsinə malik olan amillərinin hər birini ayrı-ayrılıqda “*stressor*” adlandırmaq qəbul olunmuşdur. Stres, eyni zamanda, orqanizmlərin stressorlara qarşı cavab reaksiyası formalaşdıran zaman düşdükləri fizioloji-biokimyəvi vəziyyətdir. Stres reaksiyaları zamanı orqanizmlər stressorların təsirinə qarşı adaptiv əhəmiyyət kəsb edən fizioloji-biokimyəvi mexanizmlər formalaşdırırlar. Bütün bu əlamətlərini nəzərə alaraq Selye stresi “*ümumi adaptasiya sindromu*” adlandırmışdır [1, s.9; 245, c. 15, s. 472].

Bitkilərin xarici mühitin stres amillərinə qarşı reaksiyası - *ilkin induktiv stres reaksiyası*-“həyacan siqnalı” ilə başlayır, *adaptasiya-rezistentlik fazası ilə davam edir, tükənmə fazası* ilə başa çatır. Birinci fazada orqanizmlərin metabolizmində mühüm kənarlanmalar və səhvlər əsasında müdafiə reaksiyaları formalaşır. Formalaşan müdafiə reaksiyaları, adətən, zədələnmələri neytrallaşdırmaq istiqamətində baş verir. Əgər stres amilinin təsiri həddən artıq güclü olarsa, orqanizm elə birinci fazada məhv olur. Bu baş verməsə, onda, reaksiya ikinci fazaya keçir. Bu fazada hüceyrə səviyyəsində membran keçiriciliyinin artması, H^+ -ATP-azanın fermentinin aktivliyinin inhibirləşməsi və sitoplazmanın pH-nın azalması, zülal sintezinin ləngiməsi, zülalların konformasiya dəyişkənliyinə uğraması, polisomların dezinteqrasiyası, transkripsiya prosesinin tormozlanması, sitoplazmanın özlülüyünün azalması, fotosintez prosesinin intensivliyinin aşağı düşməsi, tənəffüs prosesinin əvvəlcə artması, sonra inhibirləşməsi, sərbəst radikal reaksiyalarının sürətlənməsi və s. baş verir [12;76, s. 67].

Bundan sonra başlayan stresin ikinci fazasında orqanizmlər ya yeni şəraitə daha yaxşı uyğunlaşırlar, ya da, mənfi təsirlər nəticəsində baş verən pozulmalar getdikcə güclənir. Stressorun təsiri tədricən baş verdikdə orqanizmlər onun neqativ təsirinə asanlıqla adaptasiya olunurlar. Bu fazanın sonunda orqanizmlərdə adaptiv mexanizmlər yarandığından əlverişsiz mühitə uyğunlaşaraq, çətin də olsa, öz vegetasiyalarını sona çatdırırlar. Məhz bu fazada bitkilərin adaptasiyası zamanı anabolik reaksiyalar katabolik reaksiyalar üzərində üstünlük təşkil edir. Hüceyrələrdə suyun miqdarı artır, fitoaleksinlərin sintezi intensivləşir və bitkilər infeksiya stresləyə yaxşı uyğunlaşırlar. Bununla yanaşı membranlarda ion mübadiləsi sabitləşir, LPO aşağı düşür, mitoxondri və xloroplastların aktivliyi yüksəlir, AOR-nın əmələ gəlməsi tormozlanır. Adaptasiya zamanı bitkilərdə generativ orqanların miqdarı azalır, yaşlı orqanlar öz enerjisini cavan orqanlara ötürərək onların inkişafını təmin edirlər [9;68].

Stresin üçüncü-tükənmə fazasında hüceyrənin stressə qarşı mübarizə aparmaq qabiliyyətini itirməsi-tükənmə və ölüm baş verir, hidroliz prosesləri güclənir, katalitik və sintetik reaksiyalar zəifləyir, orqanizmin homeostazı pozulur. Stresin yaratdığı gərginliyin səviyyəsi orqanizmin yaşamaq potensialından artıq olarsa orqanizm məhv olar. Əgər bu fazada stresin təsiri baş verməzsə və mövcud şərait stabilləşməyə doğru gedərsə reparasiya mexanizmləri işə düşür və bunun təsirindən pozulmalar bərpa olunaraq aradan qaldırılır. Məlumdur ki, bitkilərdə adaptasiya prosesləri onun fərdi inkişafının bütün mərhələlərində baş verir və bunun da hesabına bitkilər xarici mühitin dəyişən amillərinə qarşı hazırlıqlı olurlar [88, c.6, s.151].

Bəllidir ki, təbii mühitdə orqanizmlər bir neçə stressorun təsirinə eyni zamanda məruz qalırlar. Məsələn, yüksək temperatur və intensiv duzlaşma quraqlıq, aşağı temperatur və zəif işıqlanma isə nəmlik yaradır. Işıq və digər rejimlərin dəyişməsi zamanı fotosintez, tənəffüs, transpirasiya, bitkilərin çiçəkləməsi, qocalması və meyvələmə zamanı metabolizmdə baş verən sürüşmələr adi ritmik dəyişmələrdir və onları stres adlandırmaq düzgün olmazdı. Buna baxmayaraq bitkilərin fərdi inkişafının sonunda metabolizmdə müşahidə olunan dəyişmələr stres halını xatırladır.

Stres-reaksiyalar fonunda bitkilərin dəyişən şəraitə fizioloji-biokimyəvi

uyğunlaşması kompleks xarakter daşıyır və bitkilərin ətraf mühitə adaptasiya olunmasında mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Bitkilərin müxtəlif növ stressorlarının təsirinə qarşı dəyişmələri qeyri spesifik və spesifik ola bilər. Müxtəlif növ stressorlara qarşı bitkinin eyni tip reaksiyaları və ya müxtəlif növ bitkilərin eyni bir stressorun təsirinə qarşı eyni cavabı qeyri spesifik reaksiyalardır. Bundan fərqli olaraq spesifik reaksiyalar stressorun təbiətindən və bitkilərin genotipindən asılı olan cavab reaksiyalarıdır. Bitki hüceyrələrinin stressorların təsirinə qarşı qeyri spesifik reaksiyalarına xüsusi növ zülalların sintez olunmasını misal göstərmək olar. Hələ XX əsrin 80-90-cı illərində streslə bağlı sintez olunan stres zülalları haqqında elmi tədqiqat məlumatları var idi [42, c.300, s.1277]. Müəyyən edilmişdir ki, bu zülalları kodlaşdıran genlərin özləri stres amillərinin təsirindən ekspressiya olunurlar. Alınan nəticələr davamlılığa cavabdeh olan genlərin müəyyən olunmasında mühüm rol oynayır. Şok zülalları bitkilər stressə düşdükdə və stres amilinin təsiri şok yaradacaq səviyyədə olduqda sintez olunurlar. Məsələn, aneorobioz, yüksək və aşağı temperatur, quraqlıq, duz stresləri, ağır metallar, ultrabənövşəyi və γ -şüalar stres zülallarının sintezinə səbəb olurlar. Müəyyən edilmişdir ki, stres zülalları ümumi və spesifik olmaqla yüksək və aşağı molekulyar çəkili polipeptidlərdir. Bitkilərdə stres zülallarının rolunu aydınlaşdırmaq üçün onların sintezini tormozlayırlar və bu zaman, bitkidə baş verən əlamətləri diqqət mərkəzində saxlayırlar. Bununla yanaşı stres genlərinin strukturunda hər hansı bir dəyişiklik baş versə bitkilər bu və ya digər stressorun təsirinə davamlılığını itirirlər [88, c.6, s.154].

Yüksək və aşağı temperatur, quraqlıq, duz stresləri, ağır metallar, γ -şüalar və ultrabənövşəyi şüalar kimi abiotik stres amillərinin reseptorları plazmatik membranda yerləşir. Bu zaman proteinkinaza, fosfataza fermentlərinin iştirakı ilə siqnal şəbəkəsi yaranır və transkripsiya faktorları formalaşır. Bu faktorlar nüvədə müvafiq genləri aktivləşdirir. Qeyd etmək istəyirəm ki, stres amilinin təsiri dayanan kimi stres zülallarının sintezi dayanır və hüceyrə üçün normal hala uyğun olan zülalların sintezi yenidən başlayır.

Bitkilər müxtəlif yollarla qeyri normal şəraitin təsirindən “*qoruna*” bilirlər.

Məsələn, sukkulentlər özlərində su ehtiyatı toplamaqla quraqlıqdan qorunur, efemerlər isə vegetasiya dövrünü qısaltmaqla mənsub olduqları növün qorunub saxlanmasına nail olurlar. Bitkilərin davamlılığı əsasən onların mənsub olduğu növün bioloji xüsusiyyətlərindən asılıdır. Mühitin ekstremal amillərinin təsirinə qarşı davamlılığına görə bitkilər stres təsirlərə oxşar reaksiya versələr də, onlarda fizioloji və struktur dəyişikliklərin intensivliyi fərqlənir. Məsələn, stressorların təsirinə davamlı olan bitkilərdə davamlı olmayanlara nisbətən hüceyrə membranları daha yüksək stabilliyə malik olur. Qenkelin dediyinə əsasən bitkilərdə hər hansı stressora qarşı birgədavamlılıq müşahidə edilir. Məsələn, müəyyən edilmişdir ki, ilkin istilik şoku suya, duza və ağır metallara davamlılığı artırır. Xarici amillərin içərisində bitkilər üçün ən qorxulu stressorlar su çatışmazlığı, şoranlaşma və temperaturdur [4, s.22].

Beləliklə qeyd etmək lazımdır ki, bitkilərin hüceyrə səviyyəsində müxtəlif stressorlara qarşı cavab reaksiyalarının təbiəti hələlik tam müəyyən olunmamışdır. Elmi araşdırmalar göstərir ki, bitkilərin stresin təsirinə qarşı cavab reaksiyalarında hüceyrə membranları mühüm rol oynayır. Bitkilərdə stres fiziologiyası sahəsində aparılan işlər bitki fiziologiyasına baxışları bir daha dəyişdirmişdir. Pyatginin ifadələrinə görə son zamanlar bitkilərə qarşı yeni münasibət formalaşır, bu münasibət bitkiləri “başa düşən“ (intellegent) orqanizmlər səviyyəsində yüksəldir, elə bir səviyyəyə ki, onlarda, hətta, yaddaşın olduğunu deməyə imkan verir [92, c.92, s.405].

1.2. Radiasiya və onun canlılara təsiri

Ultrabənövşəyi şüaların (280-320 nm) bitkilərə təsiri zamanı hüceyrələrdə ciddi dəyişikliklər baş verir və daha sonra radiasiyanın təsirini azaldan mexanizmlər işə düşür [3, s.46; 102, c.2, s.25]. Məsələn, Maskernes öz əməkdaşları ilə birlikdə *Pisum sativum* bitkisinin şüalanmanın təsirinə qarşı iki növ dəyişiklik aşkar etmişlər: 1. fotosintezdə iştirak edən xloroplastların tərkibində baş verən dəyişikliklər və 2.

plastid zülallarını kodlayan genlərin ekspresiyasında baş verən dəyişikliklər [203, c.68, s.88].

Radioaktiv şüalanma zamanı kvantların və yüklü hissəciklərin enerjisinin molekul daxili rabitələrin enerjisindən çox olduğu üçün onlar şüalanmış obyektə nüfuz edə və onun struktur komponentləri ilə qarşılıqlı əlaqədə ola bilirlər. Bu zaman şüalanmanın təsirinə məruz qalan molekul daxilindəki kimyəvi rabitələrin qırılması və bununla əlaqədar olaraq molekulların ionlaşması hüceyrə quruluşlarını dəyişir, metabolizm və bütövlükdə orqanizmin fizioloji funksiyalarında pozulmalar baş verir.

Borzouel öz əməkdaşları ilə γ -şüalanmanın buğda bitkisinin cücərilərinin fizioloji xarakteristikasına və inkişafına təsirini öyrənərkən müəyyən etmişdir ki, 100, 200, 300, 400 Qr (Qrey) şüalanma dərəcələrində buğda bitkisinin cücərməsinin orta sürəti, kök və gövdənin uzunluğu, quru kütləsi şüalanma dozası artdıqca azalmış, son böyümə faizi isə, demək olar ki, dəyişməz qalmışdır. Müəlliflər göstərir ki, kontrol cücərtildə prolinin miqdarı 0,92 mq/q yaş çəki olmasına baxmayaraq, 100 Qr dozada şüalanmış bitkilərin yarpaqlarında prolinin miqdarı təxminən 2 dəfə artaraq 1,71 mq/q yaş çəkiyə çatır və uyğun olaraq, xlorofilin ümumi miqdarı da ən yüksək həddədək yüksəlir. Onlar, müəyyən etmişlər ki, hər iki variantda yarpaqlarda xlorofil *a*-nın miqdarı xlorofil *b*-nin miqdarından həmişə yuxarı olur. Müəlliflər sonda belə qənaətə gəlmişlər ki, buğda cücərtilərini γ -radiasiya ilə şüalandırmaqla bitkinin bəzi fizioloji əlamətlərini müsbət tərəfə inkişaf etdirməklə buğdanın bir çox xəstəliklərə, qurqalığa və şoranlıqadavamlılığı artırıla bilər [109, c.42, s. 2281].

Toxumların şüalanması bitkilərdə genetik səviyyədə dəyişikliklər yaradır ki, bunun da əsasında seleksiyaçı alimlər tezyetışən, məhsuldar, duzadavamlı və yüksək keyfiyyətlərə malik genotiplər yarada bilirlər [96,c.35, №5, s.791]. Bundan əlavə, ionlaşdırıcı şüalar patogen mikroorqanizmlərin miqdarının azalmasına səbəb olduğundan kənd təsərrüfatı məhsullarını sterilizasiya etməklə onların bazar ömrünün uzadılmasına səbəb olur [207, c.11, s.2326]. Sərbəst radikallar bitki hüceyrələrinin vacib komponentlərini zədələyə və ya modifikasiya edə bilər və şüalanma dozasından asılı olaraq onlar bitkilərin morfolojiya, anatomiya, biokimya və fiziologiyasına

müxtəlif cür təsir göstərir [96, c.35, s.791]. Şüalanmış bitki hüceyrələrinin ultrastuktur müşahidəsi zamanı 50 Qr şüalanmadan sonra xloroplastlarda baş verən nəzərəçarpan struktur dəyişiklikləri göstərir ki, xloroplastlar hüceyrənin digər orqanoidlərinə nisbətən yüksək dozaya daha həssasdırlar. Kiçik dozalı şüalanma xloroplastların ultrastrukturunda dəyişiklik yaratmır. Yüksək dozalı γ -şüalarla toxumların şüalanması, zülal sintezini, hormonal balansı, yarpaqlarda qaz və su mübadiləsini, fermentativ aktivliyi pozur.

γ şüalanma fiziki mutagenlərdən biri olmaqla dərman bitkiləri və qida məhsullarının sterilizasiyasında geniş istifadə olunur. 0, 10, 20, 30, 40, 50 Qr γ -şüalanmanın təsirindən portağal bitkisinə baş verən fizioloji dəyişikliklərin tədqiqi göstərdi ki, portağal üçün γ şüalanma dozası 27 Qr yarımletal dozadır (yarımletal doza 50% cücərtilər məhv edən γ -şüalanma dozasıdır – LD₅₀). Ümumi həll olan zülalların biokimyəvi differensiasiyası göstərir ki, 50 Qr dozada şüalanmış cücərtilər daha çox miqdarda həll ola bilən zülallara malikdir (21,03± 1,82 mg/g FW), belə ki, 10 Qr şüalanma dozasında bu miqdar 14,49±4,04 mg/g FW olmuşdur. Bununla yanaşı POD-un xüsusi aktivliyi 50 Qr şüalanmış cücərtilərdə ən böyük qiymət alır. Əksinə şüalanmamış şitillər 10, 20, 30, 40, 50 Qr dozalarda şüalanmış şitillərlə müqaisədə ən yüksək xlorofil miqdarına malikdirlər. Bundan əlavə həm şüalanmış, həm də şüalanmamış şitillərdə xlorofil a-nın miqdarı xlorofil b-nin miqdarından çox olmuşdur [194, c.5, s.12].

İonlaşdırıcı şüalar güclü mutagen təsire malik olduqlarından onların kənd təsərrüfatında radiasiya seleksiyası zamanı tətbiqi yüksək təsərrüfat əhəmiyyətinə malik olan çox sayda yeni sortların yaranmasına gətirib çıxarmışdır. "*Mutasiya*" adlandırdığımız genetik dəyişkənlik kimyəvi faktorların, kosmiki şüalanmanın və s. təsiri ilə təbii təkamül zamanı da baş verə bilər. Şüalanma zamanı mutasiyanın tezliyi bir neçə dəfə artır. Biomolekulun strukturunun hər hansı bir sahəsinin şüalanmanın təsirindən pozulması bitkinin keyfiyyətinin aşağı düşməsinə gətirib çıxarır. Buna baxmayaraq şüalanma zamanı bitkilərdə bir çox faydalı əlamətlər də əmələ gəlir [96,c.35, s.791].

Çoxsaylı ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, vegetasiya müddətində ən böyük radiohəssaslığa malik olan proseslər DNT- sintezi və hüceyrənin bölünməsidir. Arpa ilə aparılan təcrübələrdən görünür ki, 1.5 Qr şüalanma dozasında 15 dəq sonra bölünən hüceyrələrin sayı azalır, 5 saat sonra bir dənə də olsun bölünməyən hüceyrə qalmır, 2 gün sonra isə bölünən hüceyrələrin sayı artaraq kontrola çatır. Bu onu deməyə əsas verir ki, şüalanmanın təsirinin iki fazada baş verir. Birinci fazada bölünən hüceyrələrin sayı azalır, ikinci fazada isə hüceyrənin bölünməsi bərpa olunur. Müəlliflər göstərir ki, DNT, RNT-nin sintezinin, hüceyrənin bölünməsinin pozulması və xromosom aberrasiyalarının əsas səbəbi meristem hüceyrələrinin yüksək radiohəssaslığa malik olmasıdır [3, s.232].

γ -şüalanmanın bitkilərin böyüməsinə təsirinin öyrənilməsi ilə əlaqədar olan ədəbiyyat məlumatlarını ümumiləşdirərək aşağıdakı nəticələrə gəlmək olar: 1. Aşağı dozalarda bitkilərin məhsuldarlığı artır və inkişafı sürətlənir, 2. Böyük dozalarda bitkilərin böyüməsinin tormozlanması, məhsuldarlığın kəskin azalması baş verir, 3. Orta dozalarda şüalanma zamanı müəyyən zaman davam edən tormozlanmadan sonra böyümənin bərpa olunması dövrü başlayır [3, s.235].

Kiçik dozalı radiasiyanın əksər hallarda bitkilərin böyümə və inkişafını sürətləndirməsi bu təsirin fotosintezlə sıx bağlı olduğunu göstərir [13]. Həmçinin müəyyən edilmişdir ki, fotosintez prosesində əhəmiyyətli rola malik POD və SOD fermentləri müxtəlif radiohəssaslığa [23, c.27, s.1], funksional aktiv zülal-xlorofil kompleksi isə FS-in struktur komponentləri ilə müqayisədə daha yüksək radiodayanıqlığa malik olur [66, s.265].

Radiasiya seleksiyası zamanı tipik doza 100-300 Qr-dir. Bitkilərdə yaranan faydalı əlamətlərlə yanaşı arzuolunmaz mutasiyaları seleksiya metodları ilə kənarlaşdırmaq lazımdır. Radiasiya seleksiyası zamanı yeni əlamət daha çox sonrakı nəsillərdə ortaya çıxır. Radiasiya seleksiyası metodunun tətbiqi ilə bir çox ölkələrdə, sözün əsil mənasında, "*yaşıl inqilab*" baş vermişdir

1.3. Duzun artan qatılıqlarının bitkilərə təsiri

Torpaqda duzların toplanması suyun köklər tərəfindən qəbul olunmasını çətinləşdirir və torpağın kolloid-fiziki xassəsinin pisləşməsinə səbəb olur. Bundan başqa torpağı ən çox duzlaşdıran NaCl, soda və natrium sulfat öz-özlüyündə zəhərlidirlər. Duzadavamlılıq, bəzi bitkilərdə, duzun udulması və toxumalardakı yüksək osmotik təzyiğin yaradılması, ikinci növ bitkilərdə üzvi turşuların və şəkərlərin hesabına osmotik təzyiğin artırılması, üçüncü növ bitkilərdə isə duzların udularaq yarpaqlara daşınması və yarpaqların səthinə çıxarılar oradan da külək vasitəsi ilə sovrulması hesabına baş verir [14, s.1; 75; 258,c.98, s. 223;].

Bəzi alimlər belə qənaətə gəlmişlər ki, prolin aminturşusunun miqdarının artması böyük molekulların, o cümlədən, zülalların parçalanması hesabına baş verir [11, c.57, s.849]. Bu mexanizm vasitəsilə bitkilər öz hüceyrələrində turqor təzyiqinin yaranmasına şərait yaradaraq, bir tərəfdən su molekullarının itirilməsinin qarşısını alır, digər tərəfdən isə, hüceyrə şirəsinin susaxlama qabiliyyətini artırmaq, osmotik tənzimləmə yolu ilə transpirasiyanı azaltmaqla fotosintez prosesini davam etdirə bilirlər [124, c.108, s.14; 241, c.11, s.1253]. Bəzi müəlliflər göstərir ki, qarğıdalı hibridlərinin quraqlıqadavamlılıq dərəcəsi ilə prolin aminturşusunun toplanması arasında birbaşa əlaqə vardır [8;214, c.3, s. 449].

Bəzi müəlliflər göstərir ki, stres şəraitində daha yaxşı inkişaf edən buğda genotiplərində daha çox karbohidrat və prolin toplanır. Müəyyən etmişlər ki, daha çox prolin toplanan bitkilər adətən daha yüksək osmotik tənzimləməyə malik olduqlarından stres şəraitində öz hüceyrələrində yüksək susaxlama potensialına malik olmaqla daha çox məhsuldarlığa malik olurlar [178, c.9, s. 36].

Yüksək həllolma qabiliyyətinə malik hidrofil molekullar-osmolitlər də tənzimləməyə səbəb olurlar. Maraqlıdır ki, başqa bir nəzəriyyəyə görə osmolitlər şişkinliyin saxlanmasıdan başqa oksidləşdirici streslə mübarizə aparmaq üçün AOR-nı parçalamaq kimi əlavə funksiyaya da malikdirlər [103, c.24, s. 23].

Buna görə də duzadavamlılıq mexanizminin iki tipi mövcuddur: birincisi, duzun bitkiyə daxil olmasını minimuma endirən və ikincisi, sitoplazmada duzun qatılığını minimuma endirən mexanizmlər. Halofitlər hər iki tip mexanizmə malikdirlər; onlar duzu kənarlaşdırırlar və hüceyrəyə daxil olması labüd olan duzu vakuollarda effektiv kompartmentləşdirə bilirlər. Bu proses bitkilərə duzlu mühitdə uzun müddət yaşamaq imkanı verir. Bəzi qlisofitlər duzu yaxşı kənarlaşdırma bilsələr də, duzu vakuollarda halofitlər qədər effektiv kompartmentləşdirə bilmirlər. Qlisofitlərin əksəriyyətinin duzu kənar etmə qabiliyyəti zəif olduğu üçün duz yarpaqlarda toksik səviyyəyə qədər artır. Aktiv transpirasiya baş verən yarpaqlarda duzun yığılması tədricən artaraq hüceyrələri məhv etmək səviyyəsinə çata bilər. Yaşlı yarpaqlarda cavan yarpaqlara nisbətən istənilən zaman fasiləsində yığılan duzun qatılığı daha çox olur [216, s.99;217, c.59, s. 651].

Məlumdur ki, duzların bitki orqanizmlərinə təsiri köklər vasitəsi ilə başlayır. Şoran torpaqlar osmotik təzyiq hesabına torpaq məhlulunda olan suyu güclü osmotik qüvvə ilə saxladığından bitkilərin su rejimi pisləşir. Köklər duzun və quraqlığın təsirinə birbaşa məruz qalsalar da yüksək dərəcədə davamlı olurlar. Qeyd etmək olar ki, kökün inkişafı gövdənin inkişafı qədər stresin təsirinə məruz qalmır. Kökün ion statusu nisbətən yaxşıdır, köklərdə ionların qatılığı, yarpaqlarda olduğu kimi, zaman keçdikcə artmır və onlar adətən Na^+ və Cl^- ionları xarici mühitlə müqayisədə yarpaqlara nisbətən kiçik qatılıqlara malik olurlar. Məsələn, NaCl-in 150 mM qatılığında yetişən buğdanın müxtəlif genotiplərinin kökündə yalnız 20-40 mM Na^+ aşkar edilmişdir [148, c.180, s.590].

Bitkilərin su və duz streslərinin təsirinə qarşı verdikləri cavab reaksiyaları oxşar olur [216, s.99; 217, c.59, s.651]. Hər iki stres zamanı bitkinin bütün orqanlarında az və ya çox dərəcədə fizioloji su çatışmazlığı yaranır. Lakin duz stressi uzunmüddətli olduqda, bitki, dehidratasiyadan başqa, həm də hiper-ionik və hiper-osmotik stressə də cavab verməli olur. Yarpaq toxumasındaki su çatışmazlığı yalnız torpaqdakı suyun miqdarından deyil, həm də atmosferdəki buxar təzyiqindən asılı olaraq yaranır [1, s.21; 120, c.103, s.551].

Fotosintez və hüceyrənin inkişafında baş verən dəyişikliklərdən başqa hər iki stres zəif sürətlə inkişaf etdikdə osmotik tənzimləmə induksiya olunur ki, bu da stres şəraitində suyun udulmasını və hüceyrə turqorunu təmin edən mühüm mexanizm hesab olunur. Gövdə və kökdə əmələ gələn hormonlarla quraqlıq və şoranlığın fotosintezə təsiri ağızcıqların açılmasının məhdudlaşması vasitəsilə CO₂ qazının xloroplastlara diffuziyasının və mezofil hüceyrələrinə nəqlinin məhdudlaşmasından başlayaraq, yarpağın fotokimyası və karbon metabolizminə kimi dəyişiklikləri əhatə edir. Stresin intensivliyi və davam etmə müddəti, həmçinin yarpağın yaşı (daha yaşlı yarpaqlar daha çox təsirə məruz qalır və daha çox miqdarda duz toplayırlar) və bitkinin növündən asılı olaraq stresin bitkiyə təsiri müxtəlif olur [176, c.61, s.298; 217, c.59, s.651].

Bitkilərin duz və su stressinə verdiyi cavablarda ümumi cəhətlər çoxdur. Şoranlıq bitkinin su udmaq qabiliyyətini azaldır və bu tez bir zamanda inkişaf sürətinin azalması ilə birlikdə su stresinin doğurduğu dəyişikliklərə identik olan metabolik dəyişikliklər yaradır. Güman edilir ki, cücərtinin inkişafında baş verən ilkin zəifləmə köklərin yaratdığı hormonal siqnalların nəticəsidir. Bitkinin inkişafında sonradan özünü biruzə verən duza görə spesifik təsirlər də ola bilər; əgər duzun artıq miqdarı bitkiyə daxil olursa, duz son nəticədə toksik səviyyələrə qədər artaraq vaxtından əvvəl yaşlanmaya və yarpağın fotosintetik səthinin kiçilməsinə səbəb ola bilər. Bu təsirlərin inkişafı üçün zaman lazımdır. Duzadavamlı bitkilərdə duzahəssas bitkilərdən fərqli olaraq yarpaqlara Na⁺ və Cl⁻ ionlarının nəqlinin sürəti zəif olur. Duzadavamlı bitkilər bu ionları vakuollarda toplamaqla onların sitoplazmada, yaxud da hüceyrə divarlarında toplanmasının qarşısını almaqla onların toksik təsirindən yayınırlar [216, s.100].

Bitkilərin duzadavamlılığı müdafiə sistemlərinin konstitutiv və induktiv funksiyaları ilə müəyyən olunur. Hər iki funksiya genetik olaraq determinasiya olunmuşdur və ekstremal şəraitdə orqanizmlərin həyat fəaliyyətlərinin qorunub saxlanmasına səbəb olur. Bunlardan konstitutiv izoformalar həmişə funksional aktiv

vəziyyətlərdə olurlar. İnduktiv formalar isə stres amillərinin təsiri ilə əmələ gəlir və yaxud yox olurlar [41, c.314, s.509].

Duz stresi bitki toxumalarında ion və osmotik hemostazın pozulması ilə xarakterizə olunur. Bununla yanaşı NaCl-un yüksək qatılığı nəticəsində yaranan osmotik şok su balansının pozulmasına, turqor təzyiqinin azalmasına, ağızcıqların bağlanmasına, fotosintezin zəifləməsinə və sonda hüceyrənin membranının dağılması ilə əlaqədar olaraq orqanizmin ölümünə səbəb olur [160, c. 51, s.463]. Həmçinin müəyyən olunmuşdur ki, duzluluq dərəcəsi artdıqca toxumların cücərmə faizinin aşağı düşməsi ilə yanaşı onların cücərmə vaxtının uzanması baş verir [204, c.22, s.443].

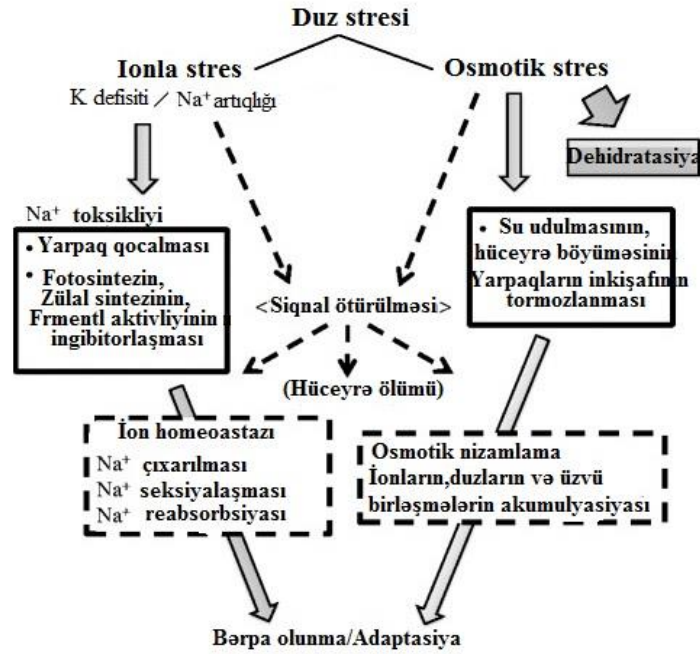
Bitki orqanlarından köklər duz stresi ilə ən çox qarşılaşır və bitkilərin kök sisteminin modifikasiyası, strukturu və morfoloji dəyişiklikləri onların duzadavamlılığında mühüm rol oynayır. Duz stresi zamanı köklərin inkişafında, arxitekturasında baş verən dəyişikliklər torpaqdakı duzun qatılığından, torpağın tipindən və mineral tərkibindən asılıdır [228, c.58, s.507-]. Müəyyən olunmuşdur ki, duz stresi zamanı *Arabidopsis* bitkisinin köklərində geotropizm zəifləyir, yeni yaranan induksiya siqnalının təsirindən köklər qravitasiya qüvvəsinin inkişaf istiqamətini dəyişərək onları su olan tərəfə istiqamətləndirir [266, c.146, s.178].

Duz stresinin ali bitkilərə təsiri sxematik olaraq şəkil 1.3.1-də verilmişdir.

Testernik K. duz stresində *Arabidopsis* cücərtilərində əsas kökün uzanmasının lateral kökə nisbətən ləng getdiyini, lateral kökün sayının artdığını, auksinin sintezinin isə dayandığını müəyyən etmişdir [122, c.103, s.551].

Duz stresinin təsirindən köklərin diametrinin bəzi bitkilərdə azalması, bəzilərdə isə artması müşahidə olunmuşdur. Bununla yanaşı səhra halofitlərindən olan *Cnyodon dactylos*, *Oryza sativa* və s. ağacının cücərtiləri ilə aparılan təcrübələrdən aydın olmuşdur ki, şoranlıq artdıqca köklərin diametrinin azalması [238, c.145, s.12], *Hordeum spp.*, *Gossypium hirsutum* və *Tessaria absinthioides* bitkilərində isə artması müşahidə olunmuşdur [240, c.63, s.2717]. Vanq və b. *Arabidopsis thaliana* ilə apardıqları təcrübələrdən duzluluğun dərəcəsindən asılı

olaraq əmici tellərinin uzunluğunun və sıxlığının azaldığını aşkar etmişlər [281, c.121, s.87]. Bununla belə yarpaqların sayının və uzunluğunun, kökün uzunluğunun və rizosferasının azaldığı aşkar edilmişdir [213, s.1667].



Şəkil 1.3.1. Duz stresinin ali bitkilərə təsirinə sxematik təsviri

Şoranlıqda bitkilərin yarpaqlarının anatomik-morfoloji quruluşunda da dəyişikliklər əmələ gəlir. Bitkilərin yarpaqlarında fizioloji vəziyyət nə qədər yaxşı olarsa, onların məhsuldarlığı və ontogenezi də normal sona yetər [112, № 33, s.33]. Duzun qatılığı 50 mM-dan artıq olduqda şaftalı yarpaqlarının kənarında nekroz əlamətləri əmələ gəlir [181, s.229], acı badam budaqlarında isə aşağı yaruslardan başlayaraq yarpaqların tökülməsi baş verir [255, s.13]. Yarpaqların tökülməsində mineral elementlərin çatışmaması mühüm rol oynayır. Tut ağacının (*Morus alba*) cücərtiləri ilə aparılan təcrübələr göstərir ki, duz stresinin artması yarpaqlarda su potensialının, osmos və turqor təziqinin, toxumalarda suyun miqdarının artmasına səbəb olmuşdur [267, c.20, s.543].

Qeyd edilir ki, bitkilər reproduktiv dövrdə stresin təsirinə, xüsusilə duz stresinə, çox həssas olurlar [223, c.37, s.1]. 3 günlük tədqiqatlarda duz stresinin təsiri zamanı çiçək tumurcuqlarının töküldüyü, sünbüllərdə isə dənin sayının azaldığı baş

vermişdir [156]. Duz stresinin təsirindən bitkilərin yerüstü orqanları kök sistemi ilə müqayisədə daha çox stresin təsirinə məruz qalır: budaqlarda çiçəyin sayı azalır, buğda və düyü sünbüllərində sterillik güclənir, çiçəkləmə zəifləyir və dəndolma ləngiyir [125].

Müəyyən olunmuşdur ki, Yer kürəsinin 1/15 hissəsi duzlaşmış torpaqlardan ibarətdir. Azərbaycan torpaqlarının 50-73%-nin quraq və şoran torpaqlardan ibarət olduğunu nəzərə alsaq [5, s.321] onda bu problemin bizim respublikamız üçün də vacib olduğunu görürük.

1.4. Duz stresinin bitkilərdə energetik mübadilə yollarına təsiri

Munnsun söylədiyi fikirlərə əsasən duz stresinin təsirindən birinci fazada yaranan osmotik effekt nəticəsində bitkilərdə böyümə və inkişaf zəifləyir, ikinci fazada isə qocalmış yarpaqların tökülməsi nəticəsində bitkilərin fotosintez fəaliyyəti aşağı düşür və sonda bitkilərin inkişafını ləngidir. Torpaqda duzun qatılığının artması ilə əlaqədar olaraq osmotik fazada köklərin su udma qabiliyyəti zəiflədiyindən gövdənin böyüməsi də zəifləyir, ionların gövdəyə axımı azalır və ağızcıqlar bağlanır. Duzun kation komponenti olan Na^+ -ionlarının yarpaqlarda toplanması fotosintezin fermentlərinə, xlorofil və karotinoidlərə toksiki təsir edir [128, c.137, s.807]. Fotosintezin sürətinin stres amilindən asılı zəifləməsi ilə əlaqədar olaraq hüceyrədə AOR-nın miqdarı artır və onların antioksidantlar tərəfindən utilizasiyası zəifləyir [141, c.119, s.355].

Ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, duz stresinin təsiri xloroplastların kompakt quruluşunun pozulması nəticəsində FS I və FSII-nin reaksiya mərkəzlərində olan piqmentlər tərəfindən fotonların udulmasının azalması ilə başlayır [146, c. 178, s.537; 295, № 26, s.79]. Bu zaman xlorofilin sələfi olan δ -aminlevulin turşusunun sintezi pozulur, xl *a* və xl *b*-nin quruluşunda dəyişikliklər baş verdiyindən onların qatılığı da aşağı düşür [235, c.44, s.513]. Bu şəraitdə Na^+ -ionlarının sitozola sirayət etməsi, fotonların udulması və elektron nəqliyyat dövrəsində yaratdığı pozuntular

nəticəsində FSII-də ATF və NADPH-ın sintezinə və Kalvin dövrünün fermentlərinə mənfi təsir göstərir [230, s.324]. Duz stresinin fotosintezə inhibirləşdirici təsirini ağızcıqlardan asılı və asılı olmayan səbəblərlə izah etmək olar [201,s.57]. Duz stresinin təsirindən ali bitkilərin fotosintezə sistemlərində yaranan bu spektri çox hallarda ağızcıqlardan asılı olmayan səbəblərlə izah etməyə çalışırlar. Bu cür izahın kökündə duzluluğun fotonların udulması və enerjinin ötürülməsində birbaşa qeyri-fotokimyəvi faktor olması durur. Duzun təsirindən yaranan və fotosintezdə ağızcıqlardan asılı olan səbəblərə CO₂-nin assimilyasiyası, qaz mübadiləsi və transpirasiya kimi həyati vacib proseslərin intensivliyinin kəskin azalması aid edilir [235, c.44, s.513].

Beləliklə duz stresinin təsirindən fotosintezin intensivliyinin azalmasını müəlliflər belə izah edirlər: 1. Hüceyrənin membranının dehidratlaşması nəticəsində CO₂-nin keçiriciliyinin azalması, 2. İonların toksikliyi, 3. Ağızcıqların hidroaktiv bağlanması ilə bağlı olaraq hüceyrələrin CO₂ ilə kifayət qədər təmin edilməməsi, 4. Hüceyrələrin erkən qocalması və struktur pozuntuları, 5. Sitoplazmanın strukturunda yaranan dəyişikliklərlə əlaqədar olaraq fermentativ aktivliyin dəyişməsi [173].

Müəyyən olunmuşdur ki, duzluluq bitkilərdə metabolik proseslərə, hər şeydən əvvəl energetik mübadilənin əsasında duran tənəffüs prosesinə daha güclü təsir edir. Duz stresinin təsirindən bir qrup bitkilərdə tənəffüsün intensivliyinin artdığı, digərlərində isə azaldığı müşahidə edilmişdir [35, s.94].

1.5. Fotosintezin piqmentləri. Karotinoidlər və xlorofillər

Bitkilərin fotosintez fəaliyyəti işıqlanma şəraitindən, CO₂-nin miqdarından, ətraf mühitin temperaturundan, su təchizatından, mineral qidalanma və s. kimi ətraf mühit amillərindən asılıdır. Fotosintez yaşıl bitkilərin əsas funksiyalarından olub piqmentlərin iştirakı şəraitində hüceyrənin energetik vəziyyətini təmin etməklə, onları intermediatlar və plastik maddələrlə təchiz edir. Bitkilərin yaşama imkanları və davamlılığı ilk növbədə fotosintezlə bağlı olan fiziki-kimyəvi və fizioloji-biokimyəvi

proseslərin labilliyindən, həmçinin bitkilərin topladıqları ehtiyat maddələrin miqdarından asılıdır [164, c.1, s.381].

Karotinoid termini latınca *carota* - yerkökü və yunanca *eidōs* - görünüş sözlərindən götürülmüşdür. Karotinoidlər alifatik quruluşlu təbii piqmentlər olaraq, meyvələrin, tərəvəzlərin və güllərin parlaq qırmızı, narıncı və sarı rənglərinin yaranmasına səbəb olurlar [185, c.161, s.2085;192, c.539, s.102].

Karotinoidlər kimyəvi quruluşuna görə efir yağları, fitohormonlar, steroidlər, ürək qlikozidləri, yağda həllolan vitaminlər və s. daxil olan tetraterpenlərə aid edilirlər. İşıqı udma dərəcəsindən asılı olaraq, karotinoidlər karotinlərə və ksantofillərə bölünürlər. Karotinlər oksigen atomuna malik olurlar, yəni narıncı rəngdə təmiz karbohidrogen tərkibinə malikdirlər [206, c.57, s.109].

Karotinoidlərin α -, β -, γ -, ϵ -karotin, likonin, lyutein, violoksantin, neoksantin, fukoksantin, kriptoksantin və s. kimi növləri vardır. Bitkilərdə ən çox α -, β - və γ -karotinlər, likopin, zeaksantin, violaksantin, flavoksantin və s. geniş yayılmışdır [179;232, c.195, s.1727].

Karotinoidlərin işıq udması, oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarına girmə qabiliyyəti onların molekullarında olan ikiqat rabitələrin olması ilə bağlı olur. Onlar dalğa uzunluğu 280-550 nm olan (yaşıl, göy, bənövşəyi, ultrabənövşəyi) işıqı udubilirlər. Molekul daxili ikiqat rabitələrin sayı nə qədər çox olarsa, onun udduğu işığın dalğa uzunluğu da bir o qədər böyük olar və buna uyğun olaraq, piqmentin rəngi də fərqlənər [179].

Karotinoidlər xlorofillər kimi qırmızı işıqı udmurlar və flüoressensiya etmirlər [56, c.57, s.192]. Karotinoidlərin həmişə xloroplastlarda mövcud olması faktının özü də bu piqmentlərin fotosintez prosesində fəal iştirak etdiyini göstərir [192, c.539, s.102]. Karotinoidlər işıqtoplayan piqmentlər olub bitkilərin energetik metabolizmində mühüm rolu vardır [197, c.63, s.123]. Müxtəlif ekoloji qruplardan olan bitkilərin karotinoidlərin tərkibinə görə bir-birindən fərqlənməsinin səbəbi Günəş işığının spektral tərkibinin və intensivliyinin ayrı-ayrı ərazilərdə müxtəlif olmasıdır [80, c.4, s.132; 133, c. 93, 1,s.5]. Ona görə müxtəlif ərazilərdə formalaşan

bitkilərdə özlərinə məxsus piqmentlər sintez olunur ki, bu da onların mühitə uyğunlaşmasına və udulan enerjiden daha səmərəli istifadə edilməsinə imkan verir [80, c.4, s.132].

Karotinoidlərin xloroplastlarda ikinci funksiyası xlorofilləri və fotosistemin digər zəif komponentlərini işıq həyəcanlanmasından mühafizə etməkdir [45, c.67, s.163; 56, c.57, s.192]. Daha dəqiq desək, FS-i ifrat həyəcanlandıran və FS-də pozulmalara səbəb olan işıq “*yükündən*” mühafizə edir. Bu zaman onlar həyəcanlanmış xlorofildən və ya sinqlet O₂-dən əlavə enerjini götürməklə və onu istiliyə çevirməklə özünəməxsus “*qəza klapanları*” rolunu oynayırlar [56, c.57, s.192; 197, c.63, s.123]. Karotinoidlər düşən işığı filtrasiya etməklə, ya işıq enerjisini öz üzərinə götürməklə, yaxud da həyəcanlanmış xlorofili enerjiden azad etməklə bu işin öhdəsindən gələ bilirlər. Bununla da onlar oksidləşdirici stresin qarşısını almış olurlar [197, c.63, s.123]. Elmi ədəbiyyatlarda karotinoidlərin FS II-nin ekoloji stressdən qorunmasında fəal iştirak etməsinə dair məlumatlar vardır [224, c.46, s.6].

Karotinoidlərin membranstabilləşdirici funksiyasının əsasında onların triplet xlorofil ilə reaksiyaya girməsi və nəticədə yüksək intensivlikli işıq şəraitində reaksiya mərkəzini güclü enerji selindən mühafizə etməsi durur. Bununla da karotinoidlər tilakoid membranlarını LPO-dan qoruyur və onun stabil fəaliyyətini təmin etmiş olurlar [127, c.287, s.41820].

Karotinoidlər ikiqat rabitələr hesabına sinqlet oksigeni özünə birləşdirmək və sərbəst radikalların əmələ gəlmə prosesini inhibirləşdirməklə orqanizmi onların neqativ təsirindən qoruyur [119, c.29, s.412; 166, c.0.207, s.604; 196, c.117, s.2239; 242, c.61, s.3022; 287, c.139, s.1098]. Karotinoidlər fəal şəkildə sərbəst radikalları və AOR-ı kənarlaşdıraraq, lipid bitəbəqəsini və xlorofilləri parçalanmadan qorumaqla mühafizə funksiyası yerinə yetirirlər [179; 192, c.539, s.102; 205, c.84, s.365].

Karotinoidlərin vacib funksiyalarından biri də A vitamininin provitamini aktivliyinə malik olmasıdır [234, c.101, s.1598]. Heyvanlar və insanlar görmə, boyatma, nəsilvermə (reproduksiya), müxtəlif bakterial və göbələk xəstəliklərindən mühafizə, dərinin normal fəaliyyəti və s. üçün əvəzolunmaz A vitaminini *de novo*

sintez edə bilmirlər. A vitamini bitki hüceyrələrində də əmələ gəlmir və yalnız aktiv karotinoidlərin A provitamininə çevrilməsi yolu ilə yaranırlar, yəni canlılar onlardan yalnız A vitamininin sintezi üçün istifadə edirlər. β -karotin canlı orqanizmdə hidrolitik parçalanma nəticəsində A vitamini yaradan və ən yüksək bioloji aktivliyə malik olan birləşmədir [87, c.25, s.827; 90, c.288, s.34081].

Karotinoidlər xloroplastların fotosintetik membranlarının vacib struktur komponentlərindəndir. Müəyyən edilmişdir ki, karotinoidlərsiz FS-lər stabil olmurlar [45, c.67, s.163; 260, c. 16, s.619].

Karotinoidlər həm də antioksidant rolu oynamaqla, həssas toxumaları və labil birləşmələri oksidləşmədən qoruyurlar. Karotinoidlərin UB-şüalanmasının enerjisini görünən işığa çevirməklə orqanizmin bu şüalanmadan mühafizəsini təmin edirlər [215, c.16, s.1055; 288, c.4, s.610]. Fotosintezin son məhsullarından biri olan O_2 yaranmış üzvi maddələr üçün real təhlükə olduğundan karotinoidlər neqativ təzahürlərinin qarşısının alınmasında iştirak edirlər. Karotinoidlər işıquducu maddələr olaraq, ali bitkilərin energetik metabolizmində əsas vəzifəni xlorofillə bölüşdürür və udduqları işığın enerjisini piqmentlərin reaksiya mərkəzinə transformasiya edirlər. Həmin enerji orada əvvəlcə elektrik enerjisinə, sonra isə müxtəlif maddələrin sintezi üçün yararlı olan, ATF formasında kimyəvi enerjiyə çevrilir [71].

Müəyyən olunmuşdur ki, duzun təsirindən fotosintezin intensivliyində baş verən kəskin zəifləmə xlorofillərin miqdarının azalması, xlorofillərin hidrolitik aktivliyinin artması, eyni zamanda xlorofil-zülal kompleksinin strukturunun dağılması və davamlılığının zəifləməsi ilə əlaqədardır.

Məlum olduğu kimi, xloroplastların əsas funksiyası xlorofil piqmentinin iştirakı şəraitində karbon qazından və sudan Günəş şüalarının enerjisi hesabına üzvi maddələr, əsasən, karbohidrat sintez etməkdən ibarətdir. Fotosintez adlanan bu proses xloroplastların tilakoid membranlarında baş verir. Xloroplastların membranlarında FS I və FS II kimi zülal-piqment kompleksi yerləşir ki, onların da tərkibinə müxtəlif zülallar və xlorofillər, həmçinin də karotinoidlər kimi piqmentlər daxildir [192, c.539,

s.102]. Xlorofil, əsas fotosintetik pigment olaraq, spektrin yalnız qırmızı oblastında işığı (650-710 nm) udmağa və ondan istifadə etməyə qadirdir [56, c.57, s.192].

Xlorofil *b*-nin udulan işıq enerjisini başlıca olaraq FS II-nin reaksiya mərkəzinə (RM) ötürən II işıq toplayan kompleksin (İTK) tərkibinə daxildir. XI *b*-nin az bir hissəsi isə I İTK (FS I) və FS II-nin RM-ini təşkil edən kompleksə daxildir. XI *b* və II İTK-dən ibarət olan kompleks FS I və FS II - nin RM-nə daxil olan işıq enerjisi axınının tənzimi ilə bərabər, həm də fotosintetik aparatın xarici mühitin dəyişən şəraitinə adaptasiyasında mühüm rol oynayır [104, c. 52, s.1187].

Xlorofillər bitki yarpaqlarının xloroplastlarında zülallarla əlaqəli şəkildə yerləşirlər. NaCl-un təsirindən bu kompleks birləşmə dağıldığından xlorofillərin hüceyrədə miqdarı azalır. Bu ona görə baş verir ki, zülallar xlorofilləri mənfi təsirlərdən qoruyan əsas amillərdən biridir [79].

1.6. Bitkilərdə antioksidant müdafiə sistemi və onun bioloji əhəmiyyəti

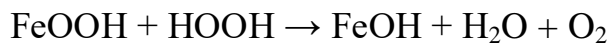
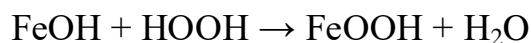
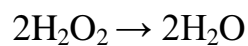
Məlumdur ki, stres reaksiyaları zamanı hüceyrələrdə baş verən oksidləşmə-reduksiya prosesləri nəticəsində sərbəstradikalı aralıq birləşmələr əmələ gəlir. Hüceyrənin normal fəaliyyəti zamanı LPO və antioksidant aktivlik (AO) arasında balans yaranır. Balansın pozulması halları baş verdikdə orqanizm stressə düşür.

AOR mitoxondrilərdə Ca^{2+} ionlarının nəqlini tənzimləyir, bəzi maddələrin sintezində, dağılmış membran strukturunun yığılmasında, qlafın liqnləşməsində, bitkinin patogenlərdən qorunmasında iştirak edir. Stres şəraitində AOR yaranması artır və oksidləşdirici partlayış baş verir. Onlar zülalların strukturunu pozaraq inaktivləşdirir [276, c.141, s.384], LPO-nə və DNT-nin mutasiyasına [198, c.170, s.845] gətirib çıxarır. Superoksid radikallarının təsiri altında yaranan LPO, tilakoid lipidlərini doymuş vəziyyətə keçirməklə membran keçiriciliyinin azalmasına gətirib çıxarır. Normal şəraitdə LPO balanslı baş verir və bunun nəticəsində MDA-nın miqdarı eyni səviyyədə saxlanılır [180, c.5, s.17].

Bitkilər də daxil olmaqla bütün canlı orqanizmlərin hüceyrələri oksidləşdirici stressdən müdafiə sistemə malikdirlər. Bitki orqanizmləri hüceyrədə effektiv antioksidant sistemlərin – peroksidlərin artığını utilizasiya edən, O_2^- -nin qatılığını azaldan SOD, peroksidaza (POD) və KAT kimi antioksidant fermentləri, membran lipidlərinin sərbəst radikallarını kənarlaşdıran α -tokoferollar, sinqlet oksigenin və piqmentlərin həyəcanlanmış vəziyyətinin söndürülməsində iştirak edən karotinoidlər, askorbat və s. kimi birləşmələr aiddir [145, c.1, s.1] (cə. 1.1). Bitkilərin hüceyrə və toxumalarında SOD aktivliyinin tədricən azalması onların qocalması zamanı da nəzərə çarpır [244, s.897]. Bu azalma, eyni zamanda, fermentin sintezinin azalması və deqradasiyası ilə də əlaqədar ola bilər [118, c.38, s.433].

Qarat və b. [83, s.1748] pambığın şoranlığa dözümlü sortlarında qeyri-fermentativ antioksidant, Mürşüd və b. isə yabani pomidor növündə (*Lycopersicon pennelti*) fermentativ antioksidant proseslərin SOD, APO, BPO, KAT və s. fermentləri ilə idarə olunduğunu sübuta yetirmişdirlər [219, s.15].

KAT bitki, heyvan, insan, mikroorqanizm və s. toxumalarında, bütün aeroblarda və bəzi fakültativ anaeroblarda aşkar edilmişdir. KAT H_2O_2 -nin molekulyar oksigenə və suya ayrılması reaksiyasını kataliz edir. Bu zaman iki peroksid molekulu tələb olunur ki, bunlardan biri elektronların donoru, digər isə akseptoru rolunu oynayır.



Maddələr mübadiləsi zamanı metabolit kimi əmələ gələn H_2O_2 müəyyən qatılıqlarda hüceyrə üçün güclü zəhərdir. Bununla əlaqədar olaraq H_2O_2 -nin suya və molekulyar oksigenə parçalanması reaksiyasını kataliz edən KAT fermentinin orqanizmlər üçün nə qədər mühüm maddə olduğunu dərk etmək olar. KAT dövriyyə sayı ən yüksək olan fermentlərin sırasına aid edilir. Bu ferment bir saniyə ərzində 44 000 H_2O_2 molekulunu parçalaya bilər. Çoxlu miqdarda H_2O_2 -nin utilizasiyası üçün cüzi KAT tələb olunur.

POD qrupuna aid olan fermentlər bəzən membran və tonoplastda assosiasiya olunmuş vəziyyətdə olduğundan [60, c.58, s.40] onların izoformalarında və aktivliklərində dəyişmələr baş verir [59; 126, c.146, s.403].

Askorbatperoksidaza (APO) əsas antioksidant fermentlərdən biri olub askorbat-qlütütion dövrünə daxil olaraq askorbatın iştirakı ilə H_2O_2 -ni suya və molekulyar oksigenə çevirir. Bu zaman askorbatın özü MDA-nə oksidləşir. H_2O_2 -nin xloroplastlarda utilizasiyası sisteminin saxlanması üçün MDA-nin askorbata reduksiyası lazımdır. Stromal MDA-nın reduksiyası MDA-reduktaza fermentinin köməkliyi ilə həyata keçirilir [180, c. 5, s.17].

Müxtəlif bitkilərdə KAT aktivliyinin fərqlənməsi onların fizioloji xüsusiyyətləri və hüceyrədə antioksidant sistemin fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Xloroplastlarında intensiv olaraq H_2O_2 əmələ gələn yarpağın fotosintezedici toxumaları H_2O_2 -ni parçalayan güclü sistemə malikdir. FS II-nin membranlarında assosiasiya olunmuş hem-KAT vardır ki, bu da lümenlərdə oksidazaları müdafiə edir [93, c.141, s.391] (şəkl. 1.6.1).

Casano və əməkdaşları göstərir ki, H_2O_2 fermentin aktiv mərkəzində Cu^{2+} -i Cu^+ -ə reduksiya edə bilir. Bu da yeni H_2O_2 molekulu ilə qarşılıqlı təsirdə olaraq Cu^{2+} OH^- birləşməsinə əmələ gətirir. Alınan OH^- radikalı mislə bağlı olduğundan fermentin fəal mərkəzində aminturşu ardıcılığının modifikasiyasına səbəb olur və sonda SOD aktivliyini itirir [118, c.38, s.433].

Osmotik şokun təsiri ilə antioksidant fermentləri aktivləşdirən O_2^- və H_2O_2 kimi AOR-nın yaranması sürətlənir [286, c.25, s.131]. İntensiv və uzun müddətli stres zamanı hüceyrələrdə sərbəst radikallı oksidləşmə güclənir, hüceyrə daxilində kalsiumun miqdarı artır, enegetik məhsulların sintezi zəifləyir və zülalların denaturasiyası baş verir ki, bu da orqanizmin hüceyrə və toxumalarına təsir etməklə patogeneza gətirib çıxarır [286, c.25, s.131].

Müasir dövrdə bu problem dünya miqyasında geniş öyrənilməkdədir. Zhao və b. 0,1-10,0 mq/l qatılıqlı aminolevulin turşusu ilə işlənmiş pamidor cücərtilərində 25 mM NaCl iştirakında SOD və POD aktivliyinin, kökdə isə MDA-nın miqdarının

artdığını, 50 və 100 mM NaCl qatılıqlarında isə onlardan fərqli olaraq azaldığını göstərmişlər [292, c.33, s.62]. Ellouzi H. və Ben H. də *Brassicaceae* fəsiləsinə aid olan *Cucumber maritima* (I) və duza həssas *Arabidopsis thaliana* (II) bitkilərində 400 mM (I) və 100 mM (II) NaCl qatılığında buna oxşar nəticələr almışlar. Müəyyən etmişlər ki, duz stresində *C. maritima* növündə H₂O₂-nin miqdarı, SOD, KAT və POD-un aktivliyi artır. Hər iki növdə 24 saatdan sonra MDA-nın qatılığı maksimuma çatmışdır. Müəyyən olunmuşdur ki, *C. maritima* növü *A. thaliana* növündən fərqli olaraq tez bir zamanda bu yolla duz stresinə uyğunlaşmışdır [134, s.127].

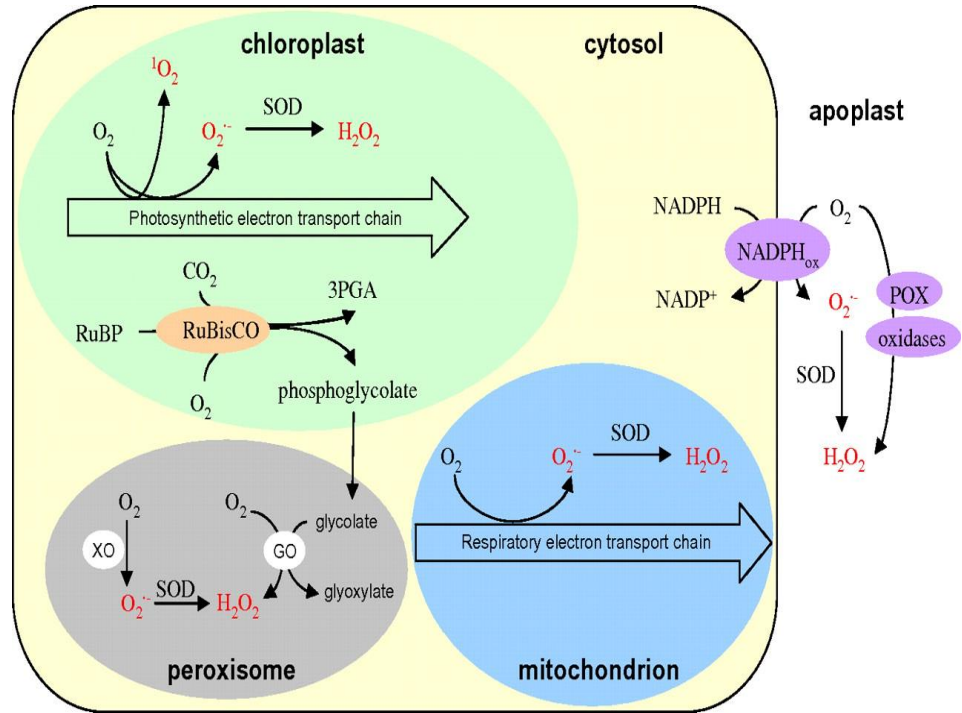
Adi şəraitdə O₂⁻ radikalları ilə onların vaxtında kənarlanması arasında olan balans saxlanılır. Əlverişsiz faktorların təsirindən AOR-nın, o cümlədən, superoksid radikallarının miqdarı artır. Bu zaman SOD-un aktivliyi müxtəlif istiqamətlərdə dəyişir. Bir halda onun aktivliyi artır, digər halda azalır ki, bu da stres faktorunun təsirinin yaratdığı gərginliyin intensivliyi və uzunluğundan, o cümlədən, bitkilərin inkişaf mərhələsindən asılıdır. SOD aktivliyinin artması duz stressi və UB-şüalanma təsirindən baş verir [249, c.75, s.210].

Li, Zhang KCl-un yüksək qatılıqlarında yerfindiyi toxumlarının cücərməsinin zəiflədiyini, kökün uzunluğunun qısaldığını, KAT aktivliyinin artdığını müşahidə etmişlər. KCl-un 50 mq/kq miqdarında fitotoksiki təsir nəticəsində yarpaqlarda membran keçiriciliyi artsa da nitratreduktaza aktivliyi, xlorofil, biokütlə, transpirasiya, fotosintez zəifləmişdir [195, c.26, s.216].

Vang və Guo göstərirlər ki, mühidə Na⁺-ionunun qatılığı az olduqda süsən bitkisində Ca²⁺-in miqdarı, SOD, KAT və APO aktivliyi yüksəlir, yüksək qatılıqda isə, əksinə, bu göstəricilər azalır [282, c.194, s.429]. Başa alimlər-Qin və Han NaCl-un təsirindən SOD-un və KAT-ın aktivliyinin artıb azaldığını, APO aktivliyinin isə getdikcə artdığını aşkar etmişlər [233, c.46, s.23].

Fatemeh və Javad *Solanum stotoniferum* və *S. bulbosum* sortlarından fərqli olaraq *S. acaule* sortunda NaCl-un təsirindən fotosintezedici pıqmentlərin, zoğun uzunluğunun, kütləsinin, K⁺ ionlarının, antosianların, oksidləşən lipidlərin, Na⁺, prolin, flavon və fenol birləşmələrinin miqdarının artdığını, K⁺/Na⁺ nisbətinin

azaldığını müəyyən etmişlər. Sortun hər birində duzun təsirindən SOD, KAT və APO aktivliyi kontrolla müqayisədə artmışdır [138, c.32, s.91].



Şəkil 1.6.1. Fotosintezedici hüceyrələrdə H₂O₂-nin əmələ gəldiyi əsas yerlər [Mhamdi et al., 2010].

Aghelen və Nikham 170 mM NaCl qatılığında *S. persica* və *S. europeana* ərik növlərinin hər ikisində prolinin, yerüstü orqanlarda və kökdə Na-un miqdarının artmasını, K, P və MDA-nın miqdarının azalmasını, NaCl-un daha yüksək qatılığında isə SOD, KAT və APO aktivliyinin yüksəldiyini müəyyən etmişlər. Alınan nəticələr əriyin *S. persica* növünün *S. europeana* növündən daha yüksək duzadavamlılığa malik olduğunu göstərir [84, c.33, s.1261].

Noreen və Aşraf 0,8 və 160 mM NaCl mühitində *B. rapa* bitkisinin yerüstü orqanlarının, kökün kütləsinin, xlorofilin, SNM-nın, yarpaqlarda osmotik potensialın, qaz mübadiləsinin, fenol birləşmələrinin miqdarının, MDA, SOD, APO, KAT aktivliklərinin, yarpaqda və kökdə K⁺-un miqdarının azaldığını, yarpaqda prolin, H₂O₂, Na⁺ və Cl⁻, Ca²⁺-un miqdarının artdığını açkar etmişlər [226, c.196, s.273].

Cədvəl 1.6.1-də əsas antioksidantların subhüceyrə lokalizasiyası haqqında məlumatlar toplanmışdır.

Cədvəl 1.6.1

Əsas antioksidantlar və onların subhüceyrə lokalizasiyası [Mittler, 2002]

Antioksidantlar	Antioksidantların lokalizasiyası	OAF
1. Fermentativ		
Superoksiddismutaza (SOD) (EC 1.15.1.1)	Xl., Mit., Per., Sit., Apo.	Superoksid anion radikal (O_2^-)
Katalaza (KAT) (EC 1.11.1.6)	Per., Qli.	Hidrogen peroksid (H_2O_2)
Askorbatperoksidaza (APO) (EC 1.11.1.11)	Xl., Mit., Per., Qli., Sit., Apo.	Hidrogen peroksid (H_2O_2)
Peroksidaza (POD) (EC 1.11.1.7)	Vak., Sit., HD.	Hidrogen peroksid (H_2O_2)
Qlütation reduktaza (QR) (EC 1.6.4.2)	Xl., Sit., Mit.	Reduksiyaolunuş qlütation
Qlütation peroksidaza (QPO) (EC 1.11.1.12)	Sit	H_2O_2 , lipid peroksid radikalları (ROO), üzvi hidroperoksidlər (ROOH)
Askorbin turşusu	Xl., Mit., Per., Sit., Apo.	H_2O_2 , O_2^- , $\cdot OH$, 1O_2
α -tokoferol	Membranlar	1O_2 , $\cdot OH$, lipid peroksid radikalları (ROO), üzvi hidroperoksidlər (ROOH)
Karotinoidlər	Xl	1O_2
Flavanoidlər	Vak.	1O_2 , O_2^- , $\cdot OH$, peroksid radikalı (ROO) və peroksinitrit ($ONOO^-$)

Qeyd: Xl - xloroplast, Mit-mitoxondri, Per-peroksisom, Qli-qlooksisom, Sit-sitozol, Apo-apoplast, HD-hüceyrə divarı

Zhang və Guo müxtəlif pH mühitində *Albizia julibrission* toxumlarının cücərməsi üzərində müşahidələr apararkən müəyyən etmişlər ki, toxumların cücərməsi, cücərmə enerjisi ilə duzun məhlulda qatılığı arasında mənfi əlaqə vardır. Duzun qatılığının artması ilə əlaqədar olaraq SOD, POD, KAT aktiliyi əvvəlcə

yüksəlir, sonra isə azalır. Müəyyən olunmuşdur ki, duzların qatılığı və pH stresi arasında sinerqizm mövcuddur [290, c.44, s.157].

Vasilik və Luşak müəyyən etmişlər ki, 50-200 mM NaCl qarğıdalının morfofometrik, yarpaqların biokimyəvi göstəricilərinə, gövdə və yarpaqların böyüməsinə, piqmentlərin miqdarına, KAT aktivliyinə zamandan asılı olaraq fərqli təsir etməklə oksidləşmə stresi yaradır ki, bununla da bitkidə antioksidant potensial, enerji sisteminin davamlılığı yüksəlir və bitkinin əlverişsiz şəraitə uyğunlaşması təmin edilir [16, c.83, s.94].

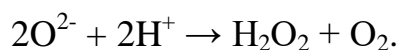
1.7. Antioksidant müdafiə sistemin əsas fermentləri

Ontogenezin ilkin mərhələlərində metabolik yolların ferment aktivliyində baş verən dəyişikliklərin qiymətləndirilməsi stimullaşdırıcı təsirlərin yaranma mexanizmləri barədə suallara ətraflı cavab vermir, lakin dolayı yolla stimullaşdırıcı təsirlərin yaranmasında və onların bir-biri ilə qarşılıqlı əlaqəsində əsas metabolik yolların rolunu açmağa imkan verir. Bunlara daxildir: (1) QPOD, KAT və SOD-un rəhbərlik etdiyi antioksidan sistem; (2) intensivliyi piruvatkinaza (PK) fermentinin fəaliyyətinin dəyişdirilməsi ilə qiymətləndirilən qlikoliz prosesi; (3) işindəki dəyişiklik Q-6-P-dehidrogenaza aktivliyi ilə əlaqələndirilən pentozomonofosfat yolu; (4) MDH və Krebs dövrəni. Bu ferment, üçkarbonlu turşular dövrənin son mərhələsində iştirak etməklə yanaşı, qliksilat dövrəni, aminurşusu sintezini, qlükoneogenezi və metabolit mübadiləsini asanlaşdırır; (5) daha yüksək təkamüllü bitkilərdə biosintezin əsas yollarından biri olan shikimat yolun dəyişikliyi shikimate dehidrogenaz fermentinin fəaliyyətinin dinamikasını izləməyə və qiymətləndirməyə imkan verir [63, s.544].

KAT, APO, SOD bütün bitkilərin yarpaqlarında, gövdələrində, köklərində, toxumlarında mövcuddur və vahid antioksidant sistemin tərkib hissəsi olaraq bir-birləri ilə aktiv şəkildə qarşılıqlı təsirdə olurlar [78, s. 111]. Antioksidant fermentlərin

fəaliyyətindəki dəyişikliklər quraqlıq [47], duz, artan fon şüalanması [17, s.135; 22, s.48], UB şüalanma [50, c. 55, s.620] və digər streslər zamanı baş verir.

Superoksiddismutaza (EC 1.15.1.1) AOR-na qarşı müdafiə xəttinin önündə təsir göstərir, hüceyrələri və toxumaları oksidləşdirici stresin təsirindən qoruyur, H_2O_2 əmələ gətirməklə aşağıdakı reaksiya üzrə superoksid radikalını təsirsiz hala salır [65, s.27]:



SOD ilk dəfə olaraq 1930-cu ildə Mann və Keilin [199, c.126, s.303] tərəfindən kəşf olunmuşdur. Sonralar müəyyən olundu ki, SOD bu günədək mövcud olan bütün canlı orqanizmlərin hüceyrə və toxumalarında mövcuddur [15, c.48, s.465]. SOD-un izoformaları yalnız molekul çəkilərinə və inhibitorlara həssaslığına görə deyil, həm də hüceyrədə lokalizasiyasına görə fərqlənirlər. Bitki hüceyrələrində lokalizasiya olunan SOD-un üç molekulyar forması aşkar edilmişdir. Bunlardan Fe-SOD xloroplastlarda, Mn-SOD mitoxondri və peroksisomlarda və CuZn-SOD isə sitozol, xloroplast, peroksisom, qlioksisom və apoplastlarda lokalizasiya olunmuşdur. SOD-un hər üç növü H_2O_2 və sianidə qarşı fərqli həssaslığa malikdir. Fe-SOD H_2O_2 ilə təsirsiz hala gətirilir, lakin KCN-ə qarşı davamlıdır, Mn-SOD H_2O_2 və KCN-ə qarşı davamlıdır və CuZn-SOD həm H_2O_2 , həm də KCN tərəfindən inhibirləşdirilir [94, c.50, s.601].

Qarğıdalı yarpaqlarında SOD-un 9 izoformasını aşkar olunmuşdur. Onlardan 4 ədədi (Fe-Zn-SOD) sitoplazmada, 1 ədədi (Cu-Zn-SOD) xloroplastlarda və 4 ədədi (Mn-SOD) isə mitoxondrilərdə lokalizasiya olunmuşdur [294, c.106, s.173].

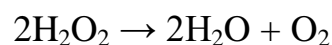
SOD molekulyar, hüceyrə və orqanizm səviyyəsində bir radioprotektordur [17, s.127]. Deyildiyi kimi SOD-un sayəsində bəzi fermentlərin inhibitoru olan H_2O_2 əmələ gəlir. Bu səbəbdən də SOD-un effektivliyi müdafiə sistemin digər komponentlərini, xüsusən, H_2O_2 -ni zərərsizləşdirən KAT, POD və askorbat-qlütation dövrəsinin fermentlərinin aktivliyindən də asılıdır [15, c.48, s.465].

Peroksidazalar (EC 1.11.1.7) çürüməyən, lakin elektron donör olaraq fərqli substratlardan istifadə edərək hidrogen peroksidi suya və atomar oksigenə parçalayan

hem tərkipli qlipoproteinlərdir. Bitkilərdə ən çox yayılmış qvayakol peroksidaza (QPO) ligninin biosintezində [190, c.48, s.251], POD bitkilərin böyüməsi və inkişafının tənzimlənməsində iştirak edir [107, c.176, s.192]. Bir çox metabolik proseslərdə peroksidaza [253, c.2, s.378] və oksigenaza [20, c.38, s.713] substratların oksidləşməsi reaksiyalarının katalizi prosesində əks olunan müxtəlif POD-ların təsir mexanizmləri ilə müəyyən edilir [62, s.252].

Müəyyən olunmuşdur ki, arpa toxumlarında POD-un 14-ə qədər izoformasından vardır və bu izoformalar oxşar funksiyalar yerinə yetirirlər. Ümumiyyətlə, fermentin 30-dan çox izoformasından olduğunu aşkar edilmişdir. POD-un belə mürəkkəb izoferment spektrinə malik olması onların bitki hüceyrələrində geniş funksiyalara malik olduğunu göstərir. Henriksen və həmkarları bitkilərdə POD-un izoformalarını 3 qrupa bölmüşlər: I qrup POD hüceyrədaxili, II və III qruplara isə hüceyrə xaricində olan POD-lar aid edilmişdir.

Katalaza (EC 1.11.1.6) fəal mərkəzində hem olan metallı fermentdir. KAT hidrogen peroksidin suya və sərbəst oksigenə parçalanması reaksiyasını kataliz edir.



KAT POD-dan fərqli olaraq, substrata qarşı aşağı yaxınlığa malikdir və mühitdə kifayət qədər H_2O_2 olduqda reaksiyanı yüksək effektivliklə kataliz edir. H_2O_2 -nin aşağı qatılıqlarında KAT reaksiyanı yalnız əlavə hidrogen donorları - etanol, qarışqa və ya askorbin turşuları olduqda kataliz edə bilər. Bitkilərdə KAT, əsasən, peroksisomlarda və qlioksisomlarda yerləşməklə [99, c.55, s.475] heyvan toxumalarından fərqli olaraq daha çox izoformlara malikdir [111, c.161, s.405].

KAT-ın müxtəlif molekulyar formalarını quruluşuna və xassələrinə görə əhəmiyyətli dərəcədə fərqlənən üç sinfə bölmək olar: 1). fotosintezdə H_2O_2 -nin utilizasiyasında iştirak edən KAT, 2). damar toxumalarında yerləşən və lignifikasiya (lignifikasiya) proseslərində iştirak edən KAT. Bu iki sinfə aid olan KAT-ların dəqiq bioloji rolları tam olaraq məlum deyildir. 3). üçüncü sinif KAT-a ən çox cavan bitkilərdə rast gəlinir. Bu bitkilərdə KAT aktivliyi qlikoksilat dövrəsinə yağ turşularının deqradasiyası zamanı əmələ gələn artıq H_2O_2 -nin utilizasiya olunması ilə

əlaqədardır [11, c.57, s.849]. KAT aktivliyi toxumların cücərmə sürəti ilə tam uyğunluq təşkil edir [99, c.55, s.475]. Bitki orqanizmlərində KAT soyutma, dehidratasiya, osmotik stres, fiziki ziyan, ağır metalların təsirinə məruz qalma və radiasiyanın yaratdığı oksidləşdirici strestən fermentativ qorunmanın ilkin mərhələsində mühüm rola malikdir [184, c.181, s.309]. H₂O₂ məhlulu ilə yarpaqlara təsir etdikdən sonra qarğıdalı yarpaqlarında antioksidant fermentlərdən KAT, APO və SOD aktivliyini analiz etdikdə onların 48 saat ərzində H₂O₂ ilə ən çox reaksiyaya daxil olduğu aşkar edilmişdir [147, c.56, s.62].

1.8. Prolin və malondialdehid

Prolinə canlılar aləmində hər yerdə rast gəlinir. Prolin hüceyrənin osmotik balansını ilə yanaşı plazmatik membranın bütövlüyünü də qoruyur. O, həmçinin karbon və azot mənbəyi [231, c.253, s.334] və aktiv oksigen radikalı “dəf edicisi” kimi bir çox fizioloji funksiyaları da yerinə yetirir [168, c.55, s.709].

Son dövürlərdə prolinin xloroplastlarda sintez olunduğu göstərilir. Prolinlə bağlı metabolik proseslərin tədqiqi [237, c.150, s.889] ehtimal etməyə əsas verir ki, prolinin sintezi NADF⁺-in regenerasiyası və müvafiq NADF/NADFH nisbətinin saxlanmasına xidmət edir [278, c.8].

Məlumdur ki, bitkilərin fizioloji gərginlik dərəcəsini öyrənmək asan məsələ deyil. Bitki toxumalarında prolin aminturşusunun miqdarının artması quraqlığa, duzluluğa, mineral qidalanma çatışmazlığına və digər mənfi təsirlərə ümumi fizioloji cavabdır. Amirjani göstərir ki, quraqlıq və duzluluq şəraitində soya bitkisinin sərbəst prolin miqdarı geniş miqyasda (0,05-0,5% quru kütlə) artır.

Dəyişən xarici mühit şəraitində ifrat reduksiyaya meyilli olan prolinin metabolizminin NADF/NADFH-a spesifik təsiri xloroplastda prolinin metabolizmi ilə redoks buferləşmə arasında əlaqə olduğunu göstərir [130, c.155, s.1477]. NADF/NADFH nisbəti yalnız fotosintetik elektron nəqli üçün deyil, həmçinin reaktiv oksigen radikalının yaranması və NADFH oksidazalar, bir çox NADFH-dan asılı

fermentlərin aktivliyi və NO vasitəsilə siqnalın ötürülməsi üçün də çox vacibdir [130, c.155, s.1477; 268, c.152, s.1863]. Bu səbəbdən də NADF/NADFH nisbətində prolinin metabolizmi vasitəsilə nəzarət edilməsi digər metabolik və siqnal yollarına təsir göstərə bildiyi qeyd edilmişdir [130, c.155, s.1477].

Okuma və b. [227, c.50, s.1301] göstərmişlər ki, qlisin-betain deyil, prolinin sərbəst radikalı zərəsizləşdirə bilər. Analoji olaraq, stressə məruz qalan bitkilərdə prolinin ekzogen verilməsi MDA-nın qatılığının artımını əhəmiyyətli dərəcədə azaldır. $NAD(P)^+/NAD(P)H$ nisbətində normal şəraitdəki qiymətlərə uyğun saxlanması prolinin protektiv rola vasitəçilik etdiyini göstərir.

Məlum olduğu kimi, bitki və heyvan hüceyrələrində molekulyar oksigenin iştirakı ilə həyata keçən bütün proseslərdə AOR yaranır ki, o da zülallarla qarşılıqlı təsirdə olaraq onların denaturasiyasına, lipidlərlə qarşılıqlı təsiri isə LPO-ya səbəb olur. Bu prosesin son məhsulu olan MDA-nın miqdarına əsasən hüceyrə membranlarında baş verən zədələnmələr haqqında fikir söyləmək olur. MDA bitkilərin stressə davamlılığının əsas göstəricilərindəndir [95, c.29, s.1].

Hesab etmək olar ki, kiçik dozalarda şüalanma intensivliyinin artması membran lipidlərinin quruluşunda pozulmalar yaratdığı halda, böyük dozalarda membranları dağıtmaqla, onların fəaliyyətini tamamilə poza bilər.

Qeyd etmək istəyirik ki, aparılan çoxsaylı tədqiqatların nəticələrinə baxmayaraq müxtəlif növ stressorların təsiri şəraitində prolinin rolu tam olaraq aydınlaşdırılmamışdır. Bu kimi işlər bitkilərin stressə adaptasiya olunma mexanizmini aydınlaşdırmağa, biomüxtəlifliyi qorumağa və kənd təsərrüfatı üçün geniş perspektivlərin açılmasına kömək edəcəkdir

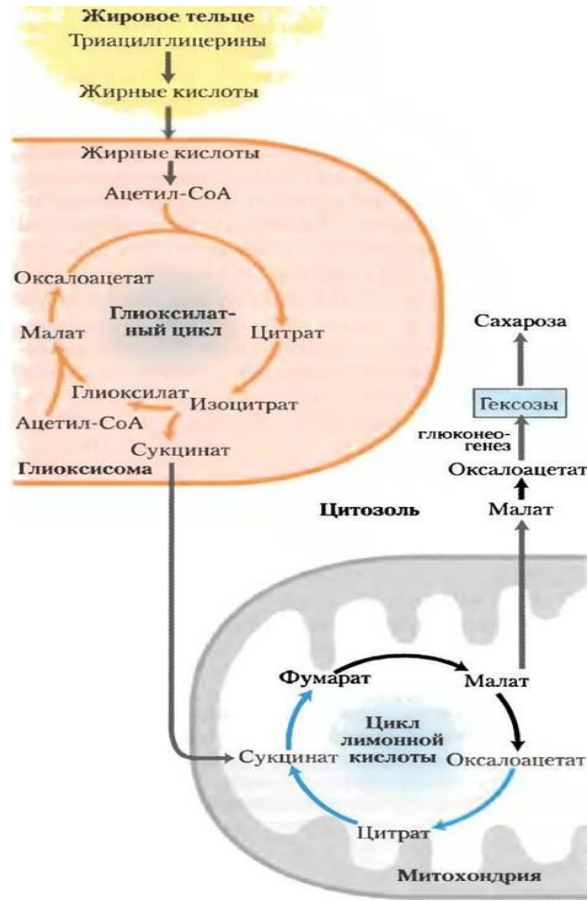
1.9. Bitkilərdə metabolik yolların fermentləri

Glikoliz anaerob oksidləşmənin və bütün fermentativ proseslərin ümumi və başlanğıc mərhələsidir. Anaerob oksidləşmənin sonunda əmələ gələn piruvat spirt, süd turşusu və başqa fermentativ proseslərə istiqamət ala bilər. Piruvat oksigenin

yüksək və optimal qatılıqlarında Krebs dövrəsinə daxil olmaqla katabolizmini axıradək davam etdirir və son məhsula - CO_2 və suyaadək oksidləşir. Bitki hüceyrələrində sərbəst enerjinin əsas yaradıcılarından olan qlikoliz və Krebs dövrəsi ilə yanaşı, heksozaların katabolizminin pentoz monofosfat yolu da (apotomik oksidləşmə) mövcuddur. Bu yol sintetik proseslərin intensiv baş verdiyi bitki hüceyrələrində və toxumalarında - nuklein turşularının, üzvi ketoturşuların, lipid komponentlərinin sintezində xüsusilə aktiv rol oynayır. Cücərən bitki toxumlarında di- və trikarbon turşularının fermentativ çevrilməsi üç hüceyrədaxili sahədə həyata keçirilir: mitoxondrilərdə, qlioksisomlarda və sitozolda. Hüceyrənin bu sahələri arasında daim metabolitlərin mübadiləsi baş verir [1, s.35].

Qlioksisomlarda qlioksilat dövrəsi reaksiyaları mitoxondrilərdə Krebs dövrəsinin reaksiyaları ilə eyni vaxtda baş verir və bir-birləri ilə bağlıdır. Hər 2 prosesin intermediatları hüceyrənin bu sahələri arasında qarışırlar. Krebs dövrəsinin fermentləri suksinatın OA-a çevrilməsi reaksiyasını kataliz edirlər (şəkl.1.9.1).

Tənəffüsün tənzimlənməsi bitkilərin sistemik növündən, yaşından, inkişaf mərhələsindən və ətraf mühit amillərindən asılı olaraq müxtəlif səviyyələrdə həyata keçirilir. Buraya, öncə, tənəffüsün substratları, tənəffüs fermentlərinin miqdarı və tərkibi aiddir. Tənəffüs dövrəsinin, mitoxondrilərdə elektron nəqliyyat zəncirləri (ENZ) və s-nin fəaliyyətinin tənzimlənməsi ümumi metabolitlər üçün rəqabət və allosterik amillər kimi fəaliyyət göstərən birləşmələrin təsiri ilə təmin olunur [74, s.111]. ATF, ADF, NADF və NAD^+ , dövrə reaksiyaları ilə əlaqəli olan metabolitlər tənəffüs prosesinin bəzi mərhələlərini inhibirləşdirir və ya aktivləşdirir. Ferment aktivliyi hüceyrənin fiziki-kimyəvi vəziyyətindən - pH dəyişikliyinə, ionların tərkibi və konsentrasiyasından və s. asılıdır [74, s.112].



Şəkil 1.9.1. Qlioksilat və limon turşusu dövranları arasında əlaqə (saytdan)

1.9.1. Bitki orqanlarında PK fermentinin yayılması və biokimyəvi funksiyaları

Piruvatkinaza (EC 2.7.1.40) qlikoliz və karbon metabolizminin əsas fermentidir. PKa ADF-in, Mg^{2+} və K^+ ionlarının iştirakı ilə fosfoenolpiruvatın (FEP) fosfat qrupunun ADF-ə verilməsi ilə əlaqədar olaraq piruvat və ATF sintez olunması reaksiyasını kataliz edir. Düzünə istiqamətdə gedən reaksiya yüksək enerji sərfinə görə praktik olaraq geri dönmür [89, c.45, s.1].



PK-aza təsirindən yaranan substrat FEP, ən enerjili aralıq mtabolitlərindən biridir ($\Delta G_0=58$ kC). Müqayisə üçün ΔG_0 ATF üçün cəmi 29 kC-dur. Buna görə PK reaksiyası ATF-in sintezi üçün son dərəcə əlverişlidir. PK reaksiyasında enerji istehsalı mitoxondridə hasil olan ATF sintezindən [129, c.50, s.1653] daha çox

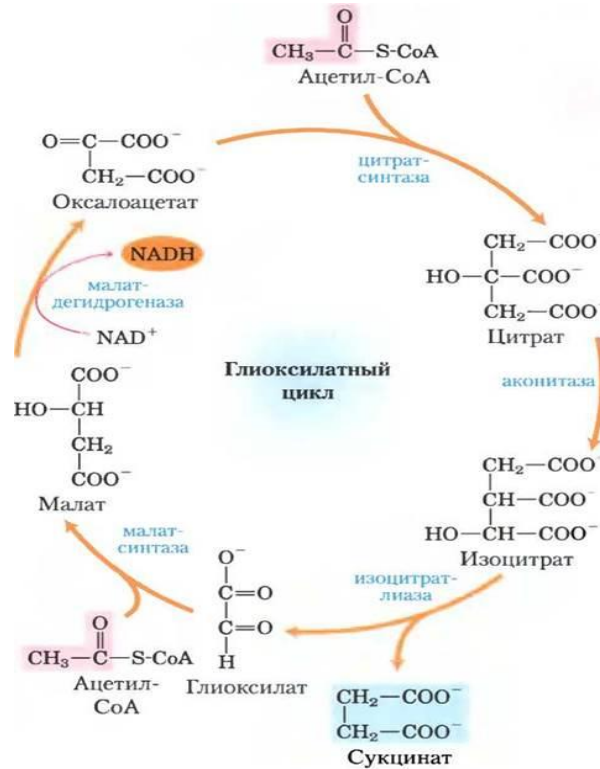
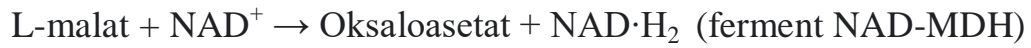
effektlidir. Piruvat, öz növbəsində, hüceyrənin bir sıra metabolik yollarında da iştirak edir və bundan sonrakı enerji çevrilmələri əvvəlki reaksiyanın nə dərəcədə səmərəli keçəcəyindən asılı olur [218, c.135, s.197].

Bitkilərdə PK-azanın iki izoformasını müəyyən edilmişdir: birincisi ÜTD-da daha çox iştirak edən mitoxondri izoforma və plastidlərdə yerləşən və yağ turşularının biosintezini tənzimləyən izoforma [247, c.71, s.393]. Fermentin hüceyrədə baş verən kəmiyyət və keyfiyyət dəyişmələri əsas substrat olan FEP-in qatılığı, hüceyrənin pH-ı dəyişdikdə müəyyən qatılıqda bir sıra ionlar yaranır bilər. Bitki hüceyrəsində K^+ , Mn^{2+} və NH_4^+ PK aktivliyinə aktivləşdirici, Ca^{2+} və Rb^+ ionları isə inhibirləşdirici təsir göstərir.

Beləliklə, göstərilən metal ionları fermentlərin zülal molekulunun optimal strukturu üçün stabilizasiya rol oynayır [89, c.45, s.1]. PK fermenti toxumların inkişafı zamanı yağ turşularının və karbohidratların sintezində vacib rol oynayır. Toxumun inkişafı mərhələsində plastid PK-sı yüksək dərəcədə aktivləşir, toxum cücərdikdən sonra isə mPK aktivləşərək cücərtinin inkişafında mühüm rol oynayır [106, c.52, s.405]. Toxumların cücərməməsi qlikoliz fermentlərinin inhibirləşməsi ilə əlaqələndirilir ki, bu da fermentlərin birbaşa toxumların cücərməsindəki rolunu və onların ontogenezini göstərir [220, c.35, s.31]. Qlikoliz prosesinin tənzimlənməsi, eyni zamanda, bitkinin bir hüceyrəsindəki PK fermentinin fəaliyyətinin müəyyənləşdirilməsində çətinliyin yaranmasına səbəb olan və PK-nın əsas rəqibləri olan fosfofrutokinaza və fosfataza fermentləri də diqqət mərkəzində saxlanılmalıdır [89, c.45, s.1].

1.9.2. Bitki orqanlarında NAD-MDH fermentinin yayılması və biokimyəvi funksiyaları

Heyvanlar, bitkilər və mikroorqanizmlər arasında geniş yayılmış və kofaktor olaraq NAD^+ istifadə edən MDH (EC 1.1.1.37) [82, c.14, s.243; 211, c. 21, s. 257] L-malatinin OA-a oksidləşməsi (dehidrogenləşməsini) reaksiyasını kataliz edir:



Şəkil 1.9.2.1. Qlioksilat dövranı (Saytdan)

NAD-MDH-in substratı olan malat, əksər bitkilərin saxladığı əsas üzvi C₄-dikarbon turşularından biridir. Bitki hüceyrələrində metabolik ehtiyacları ödəmək üçün səfərbər edilə bilən əhəmiyyətli bir malat pulu vardır. Bitki hüceyrəsindəki malatın 10-dan çox fərqli fizioloji funksiyanı yerinə yetirdiyi və biosintez və tənəffüs proseslərində birbaşa iştirakı haqqında elmi dəlillər mövcuddur [77, s.45]. NAD-MDH qlükoksilat dövrünün əsas fermentidir [1, s.71] (şək. 1.9.2.1).

Bunlar MDH sistemi fermentlərinin bitkilərdə maddələr mübadiləsinin tənzimlənməsində, orqanizmin ehtiyaclarına və ətraf mühitdə baş verən dəyişikliklərə uyğunlaşmasında əhəmiyyətli rolunun olduğunu göstərir.

NAD-MDH iştirakı ilə malatın OA-a oksidləşməsi reaksiyası Krebs dövrünün son mərhələsində baş verir. NAD-MDH limon turşusu dövrünün nəzarətindəki tənzimləyici funksiyaya əlavə olaraq qlükoksilat dövrünü, aminturşusu sintezini, qlükoneogenezi və metabolitlərin mübadiləsinə asanlaşdırır [211, c.21, s. 257;

221,c.17, s.193].

Bitki hüceyrələrində NAD-MDH-nin müxtəlif izoformalarının olması haqqında elmə bir çox faktlar məlumdur. Bu günə qədər öyrənilən obyektlərin əksəriyyətində lokalizasiyasına görə NAD-MDH-nin iki - mNAD-MDH və sNAD-MDH [82, c.14, s.243] formalarının olduğu aşkar edilmişdir. mNAD-MDH Krebs dövrəsinin bir hissəsi kimi fəaliyyət göstərir, həll olunan subhüceyrə komponentləri arasında əlaqələndirici mexanizm, bitki toxumalarında turşu mübadiləsində, daha yüksək quruluşlu bitkilərdə həyata keçirilən bir çox metabolik yollarda CO₂-nin avtotrof fiksasiyasında mühüm rol oynayır [82, c.14, s.243]. Bitki toxumalarında NAD-MDH qlisosomlarda, peroksisomlarda və mikrosomlarda da lokalizasiya olunmuşdur [1, s.70].

1.9.3. Bitki orqanlarında OAD fermentinin yayılması və biokimyəvi funksiyaları

OA-ın metabolizmində iştirak edən fermentlərdən biri də OAD (EC 4.1.1.3) fermentidir. Bu ferment C₄-dikarbon turşusu olan OA-dan piruvatın əmələ gəlməsi və toplanması reaksiyanı kataliz edir. Eksperimental yolla müəyyən olunmuşdur ki, piruvatın əmələ gəlməsi suksinatdehidrogenaza, MDH və OAD fermentlərinin katalizatorluğu ilə baş verir. Bu fermentlər hüceyrənin mitoxondrilərində, uyğun olaraq, suksinatı malata, malatı OA və OA-1 piruvata çevirirlər. Bu fermentin aktivliyi orqanizmdə ME, PK, NAD-MDH, piruvat karboksilaza və PEPK-nın fəaliyyəti ilə sıx bağlıdır [182, c. 62, s.2692].

OAD 1974-cü ildə Wojtcak və digərləri tərəfindən siçovulun qaraciyər hüceyrələrinin mitoxondri və sitoplazmasında tapılmış və ayrılaraq təmizlənmişdir. Müəyyən olunmuşdur ki, həllolan-sitoplazma OAD-sı OA üçün K_m 0,55 mM, optimum pH isə 6,5-7,5 aralığında dəyişir [284, c.194, s.429]. *Pseudomonas*, *Acetobacter*, *C. glutamicum*, *Veillonella parvula* və *A. vinelandii* kimi fərqli mikroorqanizmlərdə olan sitoplazmik OAD aktivliyi Mn²⁺, Co²⁺, Mg²⁺, Ni²⁺ və ya

Ca^{2+} kimi iki valentli kationların iştirakından asılıdır. Bu fermentlər asetil-CoA və ADF ilə inhibirləşirlər [246, c.184, s.565].

Membrana bağlı OAD Na^+ -in nəqlində iştirak edən və dekarboksilaza ailəsinin əsas Na^+ -nasosu kimi fəaliyyət göstərən ilk fermentdir [131, c.1505, s.1]. Dekarboksilaza ferment ailəsinə yalnız anaerob bakteriyalarda rast gəlinən metilmalonil-CoA dekarboksilaza, malonat dekarboksilaza və glutanoyl-CoA dekarboksilaza daxildir [264, c.367, s.547]. Bu ferment ketoturşu olan OA-ı dekarboksilləşdirərək Na^+ -ionlarının membranın ikiqatlı lipid təbəqəsindən keçirmək üçün lazımı sərbəst enerjini verir. Burada yaranan Na^+ -qradienti ATF-in sintezini, həll olunmuş maddənin nəqlini hərəkətə gətirir [131, c.1505, s.1]. Nasos tərəfindən kataliz edilən ümumi reaksiya iki hüceyrədaxili Na^+ -ionunun bir H^+ -ionu ilə dəyişdirilməsidir; reaksiya pirofosfat və karboksibiotin verən alfa alt birliyinin karboksiltransferaza sahəsindəki OA-ın dekarboksilləşdirilməsi ilə başlanır [193, c.544, s.75]. OAD nasosu da dönəndir. Hüceyrə daxilində H^+ -ionunun qatılığı yüksəldikdə nasos əks reaksiyanı kataliz edir. Belə ki, o, hüceyrədaxili mühitdə Na^+ -ionlarının qatılığını azaltmaqla piruvatı karboksilləşdirərək OA-a çevirir [171, c.115, s.34]. O da məlumdur ki, diffuziya yolu ilə qəbul olunan piruvat bu orqanoiddə biosintez olunan lipidin 4-5%-ə qədərini təmin edə bilər [243, c.184, s.565]. Göründüyü kimi lipidlərin sintezində iştirak edən piruvatın qalan miqdarını hüceyrənin haradan alması, yəni xloroplastlarda istifadə olunan piruvatın digər mənbələrinin müəyyənəşdirilməsi də aktual problemlərdən biri olaraq qalır.

C_3 -bitkilərin xloroplastlarında C_4 -dikarbon turşularının sürətli metabolizmi, malatın və OA-ın spesifik daşıyıcılarla yaxınlığı bu prosesin funksiyasının və fizioloji rolunun əsas səbəbləri nədir sualını ortaya qoyur [163, c.178, s.15]. C_3 -bitkilərdə xloroplastlarda təbii nukleotidlərin reduksiya olunmuş və oksidləşmiş formalarının miqdarca nisbətinin aşağı olması xloroplastlar tərəfindən udulan və OA-ın yaranması ilə nəticələnən malatın reduksiyası və OAD vasitəsi ilə OA-ın utilizasiyası reaksiyalarının düzgün getməsi üçün münbit termodinamiki şərait yaradır. Belə hallarda OA-ın dekarboksilləşməsindən ayrılan piruvat C_3 -bitkilərin xloroplastlarında

fəaliyyət göstərən piruvatdehidrogenaza multiferment kompleksi tərəfindən istifadə oluna bilər [117, c.77, s.571].

Ona görə də nəzəri və praktiki cəhətdən öz həllini tapmış "piruvatın udulma sürəti CO₂-nin fotosintetik assimilyasiyası sürətinə yaxın bir səviyyəyə gəlib çatmışdır" iddiasının nə qədər vacib və məsuliyyətli olması heç bir şübhə yeri qoymur. Bütün bunlar C₃-bitkilərin xloroplastlarında C₄-dikarbon turşularının piruvatın sələfi olmaqla lipidlərin və bəzi aminturşuların biosintezini bu substratla təmin edir konsepsiyasının yaranmasına təkan vermişdir [30, c.37, s.1065.]. Müəyyən olunmuşdur ki, malat və OA xloroplastlarda istifadə olunan piruvatın bilavasitə mənbəyi olduğu hesab oluna bilər. Buna görə də OA-ın dekarboksilləşməsi reaksiyası nəticəsində ayrılan karbon qazına RBFK-nın substratı kimi baxmaq olar [30, c.37, s.1065].

Pambıq və günəbaxan bitkilərinin xloroplastlarından OAD fermentinin yüksək təmizlənmiş preparatları əldə olunmuşdur. Müəyyən olunmuşdur ki, təmizlənmə mərhələlərindən asılı olaraq fermentin aktivliyi ~ 2 dəfə artaraq 18-20 mkM OA/dəq·mq zülal olmuşdur. Ferment ekstraktı son mərhələdə DEAE-50-də iondəyişdirici xromatoqrafiya olunarkən onun ellyüsiyasından alınan spektr bir piklə xarakterizə olunsada həmin fraksiyada OAD aktivliyi ilə birlikdə NAD-MDH aktivliyi də aşkar olunmuşdur. İondəyişdirici xromatoqrafiyadan sonra alınmış zülalın elektroforezi zamanı bir-birinə yaxın olan 2 pik müşahidə olunmuşdur. Bunlardan biri OAD, digəri isə NAD-MDH aktivliyinə uyğundur. Molekul çəkirlərinin təyini zamanı təmizlik dərəcəsi 80-85%-ə bərabər olan OAD ~65 kDa (həll olan), NAD-MDH isə ~60 kDa molekul çəkiyə malik olmuşdur [30, c.37, s.1065].

Fermentin kinetik xassələrinin tədqiqi zamanı müəyyən olunmuşdur ki, alınan reaksiya məhsulları OAD aktivliyinə inhibirləşdirici təsir göstərə bilər. Müəyyən olunmuşdur ki, OAD-nın optimal pH-nın qiyməti 7,2-8,2 intervalında yerləşir ki, bu da *in vivo* şəraitində fermentin kifayət qədər yüksək aktivliyinin meydana çıxmaq imkanları haqqında danışmağa imkan verir [30, c.37, s.1065].

NAD, NADF, NADFH OAD aktivliyinə ciddi təsir etməsələr də ATF, ADF bu fermentə inhibirləşdirici təsir etmişdir. Burada inhibirləşmə sabiti (K_i) eyni olub $1,5 \pm 0,1$ mM-a bərabər olmuşdur. OAD-nın inhibitorları ATF ($K_i=0,9$ mM), ADF isə ($K_i=0,8$ mM) olduqda ciddi inhibirləşdirici təsir göstərir [29, c.39, s.760].

Məlumdur ki, yarpaq hüceyrələrində və onların ayrı-ayrı kompartimentlərində nukleotidlərin miqdarı işıq düşən andan başlayaraq fotosintezin işə düşməsinin başlanğıcında nəzərəcarpacaq dərəcədə dəyişir [187, c.147, s.68]. Bu dəyişmə ATF-in müəyyən qatılığında çox, ADF-də isə nisbətən az müşahidə olunmuşdur. Bu mənərə ATF-in qatılığının *in situ* dəyişməsinin bu effektor vasitəsi ilə *in vivo*-da OAD aktivliyini tənzim edir mülahizəsini etməyə imkan verir [30, c.37, s.1065].

Bioloji eksperimentlərdə pambıq və günəbaxan bitkilərinin yarpaqlarında OAD-aza fermentinin aktivliyinin dəyişməsində heç bir qanunauyğunluq müşahidə olunmamışdır [29, c.39, s.760]. Buna baxmayaraq MDH/OAD nisbəti əvvəlcə azalsa da bitkinin yaşı artdıqca artmışdır. Alınan nəticələr xloroplastlarda OA-ın fermentativ utilizasiyasını göstərən əlamətlərdən biri hesab oluna bilər.

Müəyyən olunmuşdur ki, pambıq bitkisinde su çatışmazlığı şəraitində OAD və NAD-MDH aktivlikləri kontrollu müqayisədə daha yüksək qiymət alır [29, c.39, s.760]. Bütün bunlar C_3 -bitkilərin xloroplastlarında OAD aktivliyinin bitkinin növündən, inkişaf fazasından və ətraf mühitin əlverişsiz faktorlarının təsirindən asılı olaraq dəyişdiyini göstərir.

Abdullayev və b. çovdar bitkisinin xloroplastlarında OAD aktivliyinin xloroplast membranları ilə bağlı olduğunu göstərmişlər [10, c.36, s.665]. Daha dəqiq metodlardan istifadə etməklə günəbaxan bitkisinin xloroplastlarının stromasında, lamellalarda, tilakoidlərdə, xloroplastların membranlarında cüzi OAD aktivliyinə rast gəlinmişdir. Əgər xloroplast membranlarını 0,2%-li Triton X-100 ilə işlədikdə fermentin xüsusi aktivliyi azalır. Bu ola bilsin detergentin fermentin strukturuna birbaşa təsiri nəticəsində baş vermişdir [28, c.44, s.462].

Bitki hüceyrəsinin vakuolunda osmos yaratmaqla əlaqədar olaraq xloroplastlarla müqayisədə daha çox malat toplanır. Başqa tərəfdən xloroplastlarda

malatın qatılığı OA-ın mümkün qatılığından xeyli yüksəkdir [144, c.205, s.246]. Belə olan hallarda MDH fermentinin malatın OA-a və NADH-a oksidləşdirmək funksiyasından danışmaq olar [144, c.205, s.246]. Xloroplastlarda istifadə olunacaq malat oraya xloroplastların membranlarında lokalizasiya olunan çelnok mexanizmi ilə ötürülür [165, c.25, s.393]. Xloroplastlarda NAD-MDH-nın olması malatdan OAD-nın substratı olan OA-ın biosintezini sürətləndirir. Burada reaksiyanın tarazlığı OA-ın yaranması tərəfə yönəlmişdir. Buna *in vivo*-da NAD-ın yüksək qatılığı, NADH-ın 1-2 dəfə üstün qatılığı, stromada NADF/NADFH-ın çox yüksək nisbəti faktorları [163, c.178, s.15] termodinamiki əlverişli şərait yaradır. Malatın oksidləşməsi nəticəsində yaranan NADFH NADF-ME tərəfindən istifadə edilir [247, c. 71, s.393]. NADFH-ın reduksiya olunmuş formasının bir hissəsinin RBFK ilə əlaqələnmə mümkünlüyü, NAD-MDH və OAD kompleksinin olması haqqında dolayı məlumatlar verir. OA-ın dekarboksilləşməsi zamanı mühit qələviləşir, NAD-MDH ilə kataliz olunan malatın oksidləşməsi reaksiyasının gedişini bu qələviləşmə daha da əlverişli edir [48].

Məlumdur ki, yarpaqda OA-ın qatılığı 50-100 mkM-dək qalxa bilər [161, c.194, s.117]. Bu səbəbdən də hüceyrənin ayrı-ayrı kompartmentlərində OA-ın qatılığı yüksəkdir və OAD-nın *in situ* şəraitində reaksiyanın substratı ilə kifayət səviyyədə doyduğunu göstərir [30, c.37, s.1065].

Ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, C₃-bitkilərin xloroplastlarında C₄-dikarbon turşularının piruvata və CO₂-yə çevrilməsinə səbəb olan naməlum bir yol vardır və onun bitkilər üçün fizioloji mahiyyətinin böyük olduğu müəyyən olunmuşdur [29, c.39, s.760; 172]. Eyni zamanda göstərilmişdir ki, əmələ gələn piruvat lipidlərin, bəzi amin turşularının biosintezi üçün istifadə oluna bilər. Buna görə də C₃-bitkilərin xloroplastlarında C₄-dikarbon turşularının metabolizmi, o cümlədən OA-nın dekarboksilləşməsi reaksiyası xloroplast CO₂-nin yaranması ilə bağlı bir çox proseslərə təsir edə bilər: KA-nın iştirakı ilə CO₂-nin HCO₃⁻ ionuna çevrilməklə stromanın lokal pH-nın dəyişməsinə gətirib çıxarmaq; RBFK-nın iştirakı ilə Calvin tsiklinə qoşulmaq; tilakoidlərin membranları ilə bağlı KA-nın

katalizatorluğu ilə birlikdə CO₂-nin tilakoidlərə daşınması üçün imkan yaratmaq [61, c.28, s.494]; KA kimi zülal, yaxud fermentlərin xloroplast genlərinin transkripsiya sürətinə təsir göstərmək [261, c.89, s.133]; hüceyrənin sitoplazmasında FEPK substratının (HCO₃⁻) mənbəyi funksiyasını yerinə yetirmək [54, s.146].

1.10. Ekstremal mühitdə köklərin fəaliyyəti

Məlumdur ki, stres amillərinin, o cümlədən torpaqlarda duzlaşmanın təsirinə məruz qalan ilk orqan bitkilərin kök sistemidir. Köklər duzun, quraqlığın və bir çox çirkləndirici maddələrin birbaşa təsirinə məruz qalsalar da yüksək dərəcədə davamlıdırlar. Köklərin inkişafı gövdənin inkişafı qədər stressorların təsirinə məruz qalmır. Köklərin ion statusu gövdə və yarpaqla müqayisədə nisbətən yaxşıdır. Köklərdə ionların qatılığı, yarpaqlarda olduğu kimi, zaman keçdikcə artmır və Na⁺ və Cl⁻ ionları xarici mühitlə müqayisədə kiçik qatılığa malik olurlar ki, buna yarpaqlarda az-az hallarda rast gəlinir. Məsələn, 150 mM NaCl qatılığında becərilən buğda genotiplərinin kökündə yalnız 20-40 mM Na⁺ aşkar olunmuşdur [148, c.180, s.590]. Bu zaman K⁺-ionunun qatılığı daha da az olmuşdur. Bir çox hallarda köklərdə K⁺-ionunun qatılığı gövdəyə nisbətən aşağı olduğu üçün osmotik tənzimləmədə üzvi birləşmələrin iştirakının olması daha real görünür [148, c.180, s.590]. Köklərdə üzvi birləşmələrin çox miqdarda akkumulyasiyası haqqında elmi dəlil hələlik yoxdur. Əksinə, toplanan üzvü maddələrin miqdarı gövdədə kökə nisbətən çox olur. Bununla birlikdə NaCl-un 100-200 mM-dan yüksək qatılıqlarında prolin və qlisin-betainin yaş çəkiyə görə qatılığı da köklərdə gövdəyə nisbətən dəfələrlə azdır [285, c.5, s.839]. Bu dəlillər göstərir ki, kök və gövdələrdə tərkibi hələ də məlum olmayan, amma bioloji proseslərin tənzimlənməsində mühüm əhəmiyyətə malik olan osmolitlər vardır.

Beləliklə, alınan nəticələrdən görüldüyü kimi bitkilərin su və duz stresinə qarşı verdikləri ilkin cavab reaksiyaları təqribən oxşar olur. Duzdavamlı bitkilərin vegetasiyasının sonlarına yaxın yaşıl yarpaqlarda duzların qatılığı artır. Bu iki stres

arasında olan oxşarlıq ion nəqlindən başqa bütün prosesləri əhatə edir. Hər iki stres zamanı fotosintez zəifləyir və bitkinin cavab reaksiyası bir neçə gündən sonra meydana çıxır [236, c.39, s.759]. Bir çox alimlər göstərirlər ki, zeytun ağacında fotosintezin zəifləməsinin əsas səbəbi yarpaqlarda toplanan duzun spesifik təsiri deyil, rizosferdakı osmotik effektin olmasıdır [270, c.95, s.117]. Duzun təsirinə qarşı bitkinin verdiyi cavabın birinci fazası torpaqdakı duzun osmotik təsirinin nəticəsidir. Əgər bitkiyə çox miqdarda duz daxil olarsa, o, bitkiyə toksiki təsir edərək bitkinin vaxtından əvvəl qocalmasına səbəb olacaqdır. Buna adekvat olaraq assimilyatların sintezi və toxumalara nəqlinin zəifləməsi bitkinin inkişafının da zəifləməsinə səbəb olacaqdır. Bu bitkinin stressə qarşı verdiyi cavab reaksiyasının ikinci fazası hesab olunur. Məhz bu fazaya görə duzadavamlılığı ilə fərqlənən növləri və genotipləri birindən fərqləndirmək olur.

Beləliklə, göründüyü kimi, bitkilərin inkişafını köklər vasitəsi ilə qəbul olunan bir sıra osmolitlərin yaratdıqları osmotik stres ləngidir. Duzları effektiv olaraq udan və vakuollarında toplayan növlərdə fotoassimilyatların yaranması prosesi zəifləyərək bitkiyə əlavə stres kimi təsir edir. Bununla da “*duzahəssas*” və “*duzadavamlı*” əlamətləri özündə birləşdirən kateqoriyalar yaranır.

Osmolit funksiyasını yerinə yetirən K^+ -ionu hüceyrənin osmos potensialında və turqor təzyiqinin yaranmasında əsas rol oynayır. Bohnert və əməkdaşlarının fikrincə duz stressi zamanı Na^+ elementinin miqdarı da artır. Bu artım həssas sortlarda dözümlü sortlarla müqayisədə daha yüksək olur [108, c.7, s.1099].

1.11. Duz stressi, mineral qidalanma və H^+ -nasoslar

Bildiyimiz kimi ali bitkilərin məhsuldarlığı ilə mineral qidalanma prosesləri bir-birləri ilə sıx bağlıdır. Duz stressi digər stres faktorları kimi mineral qidalanma prosesinə təsir göstərir. Bu zaman mineral elementlərin bitkilərin kök sistemləri tərəfindən sorulması, daşınması, yayılması və toplanması mürəkkəb mexanizmlərlə baş verir ki, bu mexanizmin təbiəti hələlik tam öyrənilməmişdir. Bəzi ədəbiyyat

məlumatlarında göstərilir ki, duz stresi zamanı mineral qidalanmanın intensivliyi zəifləyir [169, c.168, s.541]. Normal fizioloji mühitdə mineral qida elementləri ilə bitkilərin məhsuldarlığının artırılması bu gün praktiki olaraq öz təsdiqini tapsa da şoran torpaqlarda mineral elementlərin tətbiqi nəticəsində bitkilərin məhsuldarlığının artırılması ilə əlaqədar aparılan təcrübələr hələlik müsbət nəticə verməmişdir. Müəyyən olunmuşdur ki, bu proses bitkilərin növ mənsubiyyətindən, torpağın şoranlıq dərəcəsiindən, duzların tərkibindən və mühitdən ciddi asılıdır. Müəyyən edilmişdir ki, duzluluq az olan torpaqlarda azot gübrəsi bitkilərin məhsuldarlığını artırır və böyüməsini sürətləndirir. Torpağın şoranlaşmanın dərəcəsi artdıqca azotun mənimsənilməsi zəifləyir [135, s.127].

Mansour öz əməkdaşları ilə birlikdə müəyyən etmişlər ki, ərik, acı badam, şaftalı bitkilərində torpaqda duzun qatılığı artdıqca fosforun mənimsənilməsi zəifləyir [200, c.25, s.359], sitrus (*Citrus sp.*) sortlarına aid cücətilərlə hidroponika üsulu ilə aparılan təcrübələrdə isə əksinə, şoranlıq artdıqca N, P və K elementlərinin udulması yüksəlir [289, c.68, s.53-62].

Kalium elementi bitkilərin böyüməsi və inkişafı üçün vacib olan elementlərdən biridir. Kalium kök sistemi hüceyrələrində osmotik potensialın yaranmasında, turqorun saxlanmasında, ksilema borularında mayələrin hərəkətinin tənzimində iştirak edir [202, s.889]. Müəyyən olunmuşdur ki, şoranlıqda K^+ və Na^+ ionlarının arasında rəqabət vardır [259, c.51, s.177].

Bitkilərin stressorların təsirinə qarşı davamlılığının və məhsuldarlığının artırılmasında və inkişafında kalsium elementinin xüsusi rolu vardır. Kalsium ionların nəqlində, hüceyrə membranının strukturunun yaranmasında, siqnal transduksiyasında, ion toksikiliyinin azaldılmasında mühüm rol oynayır. Marşner müəyyən etmişdir ki, mineral qidalanma zamanı Mg^{2+} və Ca^{2+} elementlərinin mənimsənilməsində ciddi antaqonizm mövcuddur. Lakin, kök hüceyrələrinin plazmatik membranının səthindəki reseptorlarda hidratlaşmış Ca^{2+} -un miqdarı artıq olduğuna görə, yarpaqlarda Mg^{2+} -un qatılığı tədricən azalır [202, s.875].

Müəyyən olunmuşdur ki, şoran və qələvi torpaqlarda Cu, Fe, Mn, Mo və Zn

mikroelementlərinin həll olması xeyli azalır. Odur ki, belə torpaqlarda bitkilərdə, bu elementlərin çatışmazlığı müşahidə olunur [229, s.138]. Badam bitkisi ilə aparılan təcrübələrdə şoranlıqda yarpaqda Mn elementinin miqdarının artdığı aşkar olunmuşdur [255, s.13].

Məlum olmuşdur ki, şoran torpaqda sink elementinin təsir effekt torpağın turşuluğundan asılıdır. Təvəllali və b. apardıqları tədqiqatlarda sink elementinin müsbət təsirinin antioksidantların fəallaşması ilə əlaqədar olduğu aydın olmuşdur [271, s.349].

Hal-hazırda bitkilərdə köklə mineral qidalanma zamanı ion mübadiləsinin baş verməsində fəal rola malik olan proton nasoslarının fəaliyyətinə böyük fikir verilir. Yuxarıda qeyd olunduğu kimi bu prosesdə mineral qida elementlərindən K^+ -ionunun xüsusi yeri vardır. Bu element intensiv olaraq köklə udulur və ən yüksək hüceyrədaxili qatılığa malik olması ilə fərqlənir [18;19, c.4, s.38]. K^+ ən azı iki rola malikdir: o hüceyrə şirəsinin mühüm osmotik komponentidir və ATF-aza da daxil olmaqla bir çox fermentin aktivator və ya kofaktorudur.

Müəyyən edilmişdir ki, H^+ -ionlarının aktiv nəql olunması mineral qida elementlərinin köklər tərəfindən sorulmasında [33, c.58, s.606], ağızcıq aparatının fəaliyyətində [81, c.68, s.1639], ehtiyat toxumalarda baş verən ion mübadiləsində [69] böyük əhəmiyyəti vardır. Bu proses bitkilərin kök sistemləri ilə mühitin pH-nın dəyişməsi nəticəsində kation və anionların köklər tərəfindən udulmasının inteqral göstəricisi hesab oluna bilər.

H^+ -nasosu H^+ -ionlarını hüceyrədən çıxararaq K^+ -ionları ilə əvəz etməklə aktiv elektrogenz prosesini həyata keçirir. Müəyyən edilmişdir ki, H^+ -ionlarının ayrılma sürəti ilə K^+ -ionlarının udulması sürətini müqayisə etməklə müəyyən edilmişdir ki, nasos ionları $H^+ : K^+ = 2 : 1$ nisbətində nəql edir [26, s.16].

Bitki hüceyrələri pH_{sit} -da $\sim 7,0$ optimal ion şəraiti yaratmaq üçün $7,5$ kkal/M metabolik enerjisi sərf edərək H^+ -nasoslarını işə salmaqla turşulaşmanın qarşısını alırlar [57, c.4, s.78].

H^+ -nasoslarla bitkilərin məhsuldarlığı və böyüməsi arasında funksional əlaqədə

vardır. Buna görə də kənd təsərrüfatı biotexnologiyasında bitkilərin məhsuldarlığı və davamlılığı ilə H^+ -nasosları aktivliyi arasında olan mümkün qanunauyğunluqların öyrənilməsi elmin qarşısında duran mühüm vəzifələrdən biridir.

1.12. Ali bitkilərdə adaptasiyanın populyarlaşmasının qısa elmi anlamı

Bütün canlı orqanizmlər kimi ali bitkilər də bir çox metabolik proseslər sayəsində sərf etdikləri enerjinin yerini doldurmaq və ehtiyat tədbirləri görmək xassəsinə malikdirlər. Bu sahədə əsas ağırlıq ali bitkilərin hüceyrə və toxumalarında həyata keçirilən fotosintez və toxuma tənəffüsünün-bioloji oksidləşmənin üzərinə düşür. Bitki metabolizminin iki tərəfini təşkil edən bu metabolik yolların reaksiyaları hüceyrənin fərqli məkanlarında lokalizasiya olunmaqla enerjinin biosintezini və bioloji proseslərdə onun istifadəsini şərtləndirirlər. Başqa sözlə desək, Günəşdən gələn fotonların $h\nu$ enerjisi fotosintez mexanizmi ilə bitkilərin yaşıl yarpaqlarının hüceyrələrinin xloroplastlarında sintez olunan üzvi birləşmələrin daxili kimyəvi rabitələrində toplanır. Mitoxondrilərdə baş verən bioloji oksidləşmə zamanı isə xloroplastlarında sintez olunan üzvi birləşmələrin daxili kimyəvi rabitələrində akkumulyasiya olunaraq qorunub-saxlanan kimyəvi enerji oksidləşmə nəticəsində təkrar istifadə olunmaq imkanı əldə edir. Göründüyü kimi canlı orqanizmlərdə baş verən və bir-birinin əksi istiqamətdə gedən bu iki biokimyəvi proses Yer üzərində həyatın bərqərar olmasını mümkün edir [98, c.176, s.961].

Bitkilərin inkişafının müəyyən bir dövründə stres amillərinin neqativ təsirindən bitkilər məhv olurlar. Onu dərk etmək lazımdır ki, qeyd etdiyimiz proseslərin əsasında enerji mübadiləsinin pozulması durur. Enerji mübadiləsinə tənzim edən bu iki proses bir-biri ilə və ətraf mühitlə sıx bağlı olduğundan bitkilərin stresin təsirinə qarşı adaptasiyasının tədqiqi zamanı diqqəti daha çox energetik mübadilənin detallı şəkildə öyrənilməsinə yönəltmək lazımdır. Bu iki proses o qədər geniş və mürəkkəbdir ki, onları dərk etməyə, öyrənməyə, adaptasiyanın mənzərəsini yaratmağa hələ çox illər lazım gələcəkdir.

İnsan və heyvanlardan fərqli olaraq bitkilər fərqli həyat tərzini keçirirlər. Yəni insan və heyvanlar ətraf mühitin ekstremal təsirlərindən qaçmaq, gizlənmək və iqlim amillərinin təsirlərinə uyğun olaraq xarici örtüyünü dəyişməklə qorunmaq imkanlarına malikdirlər. İnsan isti havalarda yüngül, soyuq havalarda qalın geyinməklə, yaxud ev şəraitində optimal mühit yaratmaqla özlərini mühafizə edirlər. Bitkilərin bu kimi xüsusiyyətlərə malik olmaması o demək deyildir ki, bitkilər hər hansı abiotik amilin təsirinə cavabsız qalırlar. Biz bitki toxumalarında baş verən prosesləri vizual olaraq görə bilmədiyimizdən maddələr mübadiləsində baş verən dəyişikliklər hesabına ortaya çıxan əlamətlər haqqında müəyyən fikirlər söyləyə bilərik. Söylənən bu fikirlər həmişə həqiqəti əks etdirməyə də bilər. Buna görə də həqiqəti ortaya çıxarmaq üçün toxumadaxili proseslərin öyrənilməsi, hazırlanmış metodikalar əsasında bitkilərin daxili mühitində baş verən prosesləri izləməklə həyata keçirilməlidir. Bitkilər orqanları vasitəsi ilə xarici mühitlə maddələr və enerji mübadiləsində olduqlarına görə açıq dinamik sistem hesab olunurlar. Onlar yarpaqlarda yerləşən ağızciq hüceyrələri vasitəsi ilə ətraf mühitə O_2 , CO_2 və eyni zamanda, su ifraz edib, bunun müqabilində diffuziya yolu ilə xarici mühitdən daxili mübadiləni təmin etmək üçün O_2 və CO_2 qəbul edirlər. Prosesin başlanğıcı xarici mühitlə əlaqədar olduğundan mühit amilləri ağızciqlara təsir etməklə onun fəaliyyətində dəyişikliklər əmələ gətirdiyindən son nəticədə bitkilərdə enerjinin yaranmasında, çevrilməsində və istifadəsində dəyişikliklər yaratmaq imkanına malikdirlər. Yəni fotosintez zəifləyir, ona görə ki, ağızciqlar qapandığından xarici mühitdən yarpaqlara diffuziya olunan CO_2 -nin miqdarı minimuma enir. Bununla yanaşı torpaqdan köklər vasitəsi ilə udulan suyun və mineral elementlərin sorulmasında da zəifləmə baş verir. Fotosintez kimi enerji yaradan və onu toplayıb ehtiyat halında saxlayan bir prosesin intensivliyi aşağı düşdükdə buna adekvat olaraq bioloji oksidləşmə prosesi də zəifləyir. Burada diqqətə çarpan əsas cəhət bitkinin daxili imkanlarını səfərbər etməklə stresin dağıdıcı təsirinə müqavimət göstərməsidir. Yəni energetik mübadilələr, enerji istehsalı qismən də olsa qorunsa, digər proseslərin müəyyən intensivlikdə davam etməsi üçün bitki kifayət qədər

enerjiyə malik olacaqdır. Məhz enerji istehsalında və istehlakında yeni uyğunlaşmalar tətbiq etməklə bitkilər davamlılıq əldə etməyə çalışırlar. Bununla bağlı olaraq fotosintezin CO₂ ilə təminatının alternativ yolları əmələ gəlir. Bu məqsədlə bitkilər hətta tənəffüs prosesinin son məhsulu olan CO₂-ni ağızciqlar bağlı olduğundan xarici mühitə yox, xloroplastlara nəql edərək orada fotosintezdə istifadə edilməsinə imkan yaradırlar. Bununla da qlikoliz, Kalvin və Krebs dövranlarında iştirak edən fermentlərin aktivliklərində, zülalların miqdarında, subhüceyrə lokalizasiyasında, izoferment tərkibində, bir çox fiziki-kimyəvi və kinetik xassələrində dəyişikliklər əmələ gətirmək və sters amillərinin dozasına və təsir müddətinə uyğun modifikasiya etməklə özlərini qorumağa çalışırlar. Buna baxmayaraq, ekstremal mühit uzun müddət təsir edərsə, onda bitkinin yaşamaq imkanları getdikcə tükənəcək və sonda bitki məhv olacaqdır [100, c.12, c.127].

Bununla yanaşı müəyyən olunmuşdur ki, təkamüldə min illər ərzində ekstremal şəraitdə yaşayan bitkilərin bir qrupunun yarpaqlarının anatomik quruluşu dəyişmiş, yarpaqlarda iki cür assimilyasiyaedici toxumanın yaranması nəticəsində “taclı” quruluş əmələ gəlmişdir. Mezofil və ötürücü topaların örtük hüceyrələri adlanan bu toxumaların hər birində fotosintez baş verir. Göründüyü kimi fotosintez fərqli toxumalarda baş versə də onlar bir-birinin davamı olaraq prosesi tamamlayırlar. Bu cür fotosintez mexanizminə malik olan bitkiləri müasir dövrdə C₄-bitkilər adlandırırlar. C₄ fotosintez mexanizmi 1969-cu ildə Hatç tərəfindən kəşf olundu. Bu kəşf biokimyəçilər, bitki anatomları və fizioloqları qarşısında yeni tədqiqat istiqamətlərinin yaranmasının başlanğıcı oldu [3, s.243;162, c.34, s.589].

Hazırda stersin fiziologiyası və biokimyası ilə bağlı olaraq dünyada geniş tədqiqat işləri aparılmaqdadır. Burada əsas maraq quraqlıq, duz, radiasiya və s. kimi abiotik amillərin müxtəlif dozaları şəraitində becərilən bitkilərin metabolizmində baş verən dəyişmələri öyrənməkdən ibarətdir [157, c.7, s.192].

Bu prosesdə əsas yük fizioloji aktiv maddə olan fermentlərin üzərinə düşür. Fermentlər iki mühüm funksiyanı yerinə yetirirlər. Onlar bir tərəfdən biokimyəvi

reaksiyaları həyata keçirir, digər tərəfdən isə maddələr mübadiləsinin tənzimləyiciləri kimi çıxış edirlər (Müəllifin analitik yanaşması).

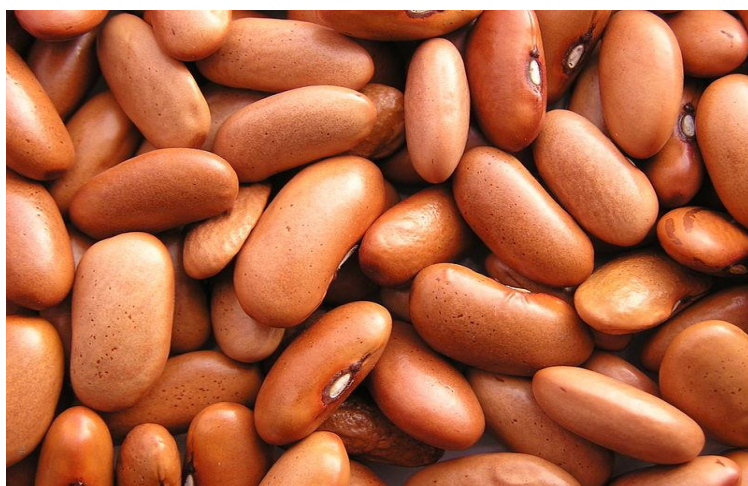
Bitkilərin xarici mühitin stres amillərinə qarşı adaptasiya olunmasında maddələr mübadiləsi fermentlərinin rolu böyükdür. Anaerob qlikolizin son məhsulları olan laktat və protonlardan (H^+) LDH fermentinin katalizatorluğu ilə piruvat və $HA\bar{D}H+H^+$ -lar əmələ gəlir. Bu birləşmələrin oksidləşməsi nəticəsində müəyyən miqdarda ATF sintez olunur. Yaranan ATF-in artığı piruvatın miqdarının 75%-nin yenidən qlükozaya çevrilməsinə səbəb olur. Beləliklə anaerob qlikolizdə əmələ gələn laktatın böyük bir hissəsi aerob şəraitdə əks reaksiya ilə qlükozaya çevrilərək yenidən enerjiyə çevrilmə prosesində iştirak edir [75].

EKSPERİMENTAL HİSSƏ

II FƏSİL. TƏDQIQATIN MATERIAL VƏ METODLARI

2.1. Tədqiqatın obyektı və tədqiqat materialının hazırlanması

2.1.1. *Tədqiqat obyektinin seçilməsi.* Dənli bitkilərin istehsalının artırılması bir qayda olaraq ölkə əhalisinin ərzaq təhlükəsizliyinin təmin olunması sahəsində əsas strateji istiqamətdir. Dənli bitkilər bir çox botaniki xassələrinə, orqanlarının kimyəvi tərkibinə və başqa xassələrinə görə üç qrupa bölünür ki, bu qruplardan birini də paxlalı dənli bitkilər (noxud, nut, lobyə, mərci, paxla, soya və s.) təşkil edir. Bu qrupa daxil olan lobyə paxlalılar fəsiləsinə aid olub ikiləpəli, birillik bitki cinsidir.



Şəkil 2.1.1. Lobyə (*Phaseolus vulgaris* L.) toxumları

<https://az.wikipedia.org/wiki/Lobyə>

Lobyə əhəmiyyətli bitkidir. Ona görə ki, bu bitki hər hektara 40 kq-a yaxın azot fiksə etdiyindən məhsul yığımından sonra bu sahədə olan əlaq otları məhv olur, torpağın fiziki quruluşunu yaxşılaşdırdığından orada becərilən digər bitkilər yüksək məhsul verir. Lobyanın yetişmiş meyvələrində quru maddənin miqdarı 14%-dir. Bunun 2,9%-ni azotlu maddə, 4% şəkər, 4-6%-ni sellüloza, 0,7%-ni kül, 29,2%-ni zülal və s. təşkil edir. 3 kq lobyanın tərkibindəki zülal 1 kq mal ətinə əvəz edir.

Lobyə cinsinə daxil olan növlər elmi ədəbiyyatlarda duzadavamsız kimi göstərilirlər. Buna görə də paxlalılar fəsiləsinə (*Fabaceae* L.) aid olan bitki növlərinin

yüksək bioloji keyfiyyətlərini nəzərə alaraq biz tədqiqat obyektini kimi lobya cinsinin (*Phaseolus* L.) adı lobya (*Phaseolus vulgaris* L.) növünü seçmiş və onunla tədqiqatlarımızı aparmışıq. Lobyaya cinsinə aid olan 200 növdən 18-i mədəni növlərdir. Lobyanın bütün növləri istisvən olub toxumları 8-10°C temperaturda cücərməyə başlayır. Bitkinin inkişafı üçün ən əlverişli temperatur 18-20°C-dir. Lobyanın suya olan tələbatı vegetasiyanın əvvəllərində az, çiçəkləmədən yetişməyə qədər olan dövrdə isə yüksəkdir. Bitkilərin yaxşı böyüməsi, inkişafı üçün nəmliyin və istiliyin normal olmasının böyük əhəmiyyəti vardır.

İşin xarakterindən asılı olaraq, 1 bitki cücərtiləri üzərində 3 müxtəlif istiqamətdə tədqiqatlar aparmışıq. Bu istiqamətlərə:

- toxumların γ -şüalarla işlənməsinin normal şəraitdə yetişən lobya cücərtilərinə təsirinin tədqiqi (ayrılıqda radiasiya stresi);
- duz stresinin toxumları γ -şüalarla işlənməmiş lobya cücərtilərinə təsirinin tədqiqi (ayrılıqda duz stresi);
- duz stresinin toxumları γ -şüalarla işlənməmiş lobya cücərtilərinə təsirinin tədqiqi (duz və radiasiya stresləri birlikdə).

2.1.2. Toxumların duz qatılıqlarına uyğun əkilməsi və becərilməsi. Tədqiqat məqsədi ilə götürülən lobya toxumları 15 dəq 3%-li hidrogen-peroksid (H_2O_2) məhlulunda dezinfeksiya edilmiş, H_2O_2 qalıqından azad olunması üçün toxumlar ardıcıl olaraq distillə suyu ilə bir neçə dəfə yuyulduqdan sonra cücərmək üçün petri çəşkalərində isladılmış filtr kağızı üzərində yerləşdirilərək qaranlıq kameraya-termostata yerləşdirilmişdir. 3-4 gündən sonra cücərmiş və bir qədər kök atmış cücərtilər müxtəlif duz qatılıqlarının tədqiq olunan fermentlərin və köklərdə H^+ -nasoslarının aktivliyinə təsirini öyrənmək üçün folqa ilə örtülmüş və hər birinə K, 1, 5, 10, 50, 100, 200 və 300 mM qatılıqlı NaCl məhlullarından 100 ml əlavə edilmiş 100 ml-lik həcmli qablara köçürülmüşdür. Cücərtilərin bundan sonrakı inkişafı temperaturu 20-30°C, rütubət 60-70%, işığın intensivliyi 40-50 klüks, fotoperiod 14/10 saat (ışıq/qaranlıq) olan süni iqlim kamerasında davam etdirilmişdir. Bitkilər əkilən qablarda məhlulun həcmi eyni səviyyədə saxlamaq üçün vegetasiya

qablarına müvafiq qatılıqlı məhlullardan tələb olunan qədər əlavə olunmuşdur. Bitkilərin inkişafının 1-4 yarpaq mərhələlərində tədqiqat işlərinə başlanılmışdır.

2.1.3. Toxumların radiasiyanın müxtəlif dozalarına uyğun əkilməsi və becərilməsi. Tədqiqat obyektı olaraq götürülən adi lobya bitkisinin quru toxumlarından nəzərdə tutulan hər bir şüalanma dozası üçün 20 ədəd götürülmüş və AMEA-nın Radiasiya Problemləri İnstitutunun “İzotop mənşəli Şüa Mənbələri” elmi təcrübə şöbəsində RUXUND 20.000-şüalandırma qurğusunda (Co^{60} -şüalanma mənbəyi) şüalandırılmışdır. 1, 5, 10, 50, 100, 200 və 300 Qr dozalarda şüalandırılmış lobya bitkisinin toxumları şüalandırılmamış quru toxumlarla bərabər 15 dəq 3%-li H_2O_2 məhlulunda dezinfeksiya olunduqdan sonra H_2O_2 -nin artığından azad olmaq üçün distillə suyu ilə 2-3 dəfə yuyulmuş, petri çəşkalərinə yerləşdirilmiş və cücərmək üçün termostata qoyulmuşdur. Hər iki variantda alınan cücərtilər lazım gəldikdə adi distillə suyu ilə suvarılmışdır. Daha sonra bitkilərin normal inkişafı üçün cücərtilər temperaturu 25-28°C, fotoperiod 14 saat, havanın nisbi rütubəti 60-70%, işıqın intensivliyi 15-20 klüks olan xüsusi yaradılmış süni mühitdə yerləşdirilmişdir. Bitkilər 2 saat işıqlandırıldıqdan sonra götürülmüş yarpaq nümunələri ilə işlər davam etdirilmişdir. Becərmə şəraiti bütün variantlarda eyni olmuşdur.

2.2. Tədqiqatın metodları

2.2.1. Biometrik göstəricilərin təyini. Lobya bitkisinin biometrik göstəricilərinin - yarpağın sahəsi (S_y), yarpağın çəkisi (M_y), yarpağın eni (d_y), yarpağın uzunluğu (L_y), kökün uzunluğu (L_k), kökün çəkisi (M_k), bitkinin ümumi uzunluğu (L_b), bitkinin ümumi çəkisi (M_b), yarpağın işıq qayıtma qabiliyyəti və qalınlığı aiddir. S_y ölçmək məqsədi ilə yarpaq pres altında saxlanır. Sonra o stolun üzərinə sərilmiş millimetrovka kağızı üzərində yerləşdirilməklə yarpaqlarının eni və uzunluğunu ölçülür və yarpaq səthinin sahəsi $S = 0.66 \cdot l \cdot d$ düsturuna əsasən hesablanır. Burada l -yarpağın uzunluğu, d isə yarpağın enidir [53, s.97]. Uzunluqla bağlı işlər adi xətkəş və yaxud millimetrovka kağızı üzərində, çəki ilə bağlı olan biometrik

göstəricilər - yarpağın, kökün, bütövlükdə bitkinin çəkisi isə tərəzidə çəkilməklə yerinə yetirilmişdir.

Yarpaqların quru çəkisini (M_d) təyin etmək üçün yarpaqlar gövdədən ayrılaraq distillə suyu ilə yuyulmuş və adi filtr kağızı ilə qurudulmuşdur. Sonra onlar mütləq quru çəki alınanadək termostatda stabil istilik rejimində $+70^{\circ}\text{C}$ temperaturda 48 saat müddətində saxlanılaraq qurudulmuşdur. Sonda qurudulmuş yarpaqlar analitik tərəzidə çəkilmişdir.

Böyümənin nisbi sürəti (BNS) aşağıdakı düstura görə hesablanmışdır.

$$\text{BNS} = dW/Wdt$$

dW-quru kütlənin artım sürəti, W-bitkinin başlanğıc quru çəkisi, dt-zaman (sutka).

2.2.2. *Toxumların cücərmə faizini* hesablamaq üçün aşağıdakı düsturdan istifadə edilmişdir:

$$A = \frac{n}{m} \cdot 100\%$$

Burada A-cücərmə faizi, n-cücərən toxumların sayı, m-toxumların ümumi sayıdır.

Kənd təsərrüfatı üçün yararlı mədəni bitkilərinin stres amillərinin təsirinə qarşı adaptivlik xassəsini və yüksək məhsuldarlığını müəyyən etmək üçün dözümlülük əmsalından istifadə edilir. Növlərdə stressə dözümlülük əmsalının yüksək olması həmin növün daha çox potensial məhsuldarlığa malik olmasının və stressə davamlılığının göstəricisidir [139, c.36, s.1224].

2.2.3. *Piqmentlərin miqdarının təyini.* Piqmentlərin miqdarı Sims Gamona [257, c.81, s.339] görə 80%-li aseton ekstraktında (aseton : Tris-HCl bufer, 1 M, pH 7,8 = həcmcə 80:20) spektrofotometrik üsulla təyin olunmuşdur. 1 ml-lik həcmli spektrofotometrik küvyetə 800 mkl 80%-li aseton, 180 mkl 1 M, pH 7,8 olan Tris-HCl buferi və 20 mkl yarpaq ekstraktı əlavə olunmaqla spektrofotometrə 470, 537, 647 və 663 nm dalğa uzunluğundakı absorbsiya qiymətləri kontrol çıxılmaqla alınmışdır. Piqmentlərin miqdarı aşağıdakı düstura əsasən hesablanmışdır:

$$X1 \text{ a (mkmol/ml)} = 0,01373 \cdot A_{663} - 0,000897 \cdot A_{537} - 0,003046 \cdot A_{647}$$

$$X1 \text{ b (mkmol/ml)} = 0,02405 \cdot A_{647} - 0,004305 \cdot A_{537} - 0,005507 \cdot A_{663}$$

Karotinoid (mkmol/ml) = $(A_{470} - (17,1 \cdot (X1 a + X1 b) - 9,479 \cdot \text{Antosian})) / 119,26$

Antosian (mkmol/ml) = $0,08173 \cdot A_{537} - 0,00697 \cdot A_{647} - 0,002228 \cdot A_{663}$.

2.2.4. Fermentlərin aktivliyinin təyini

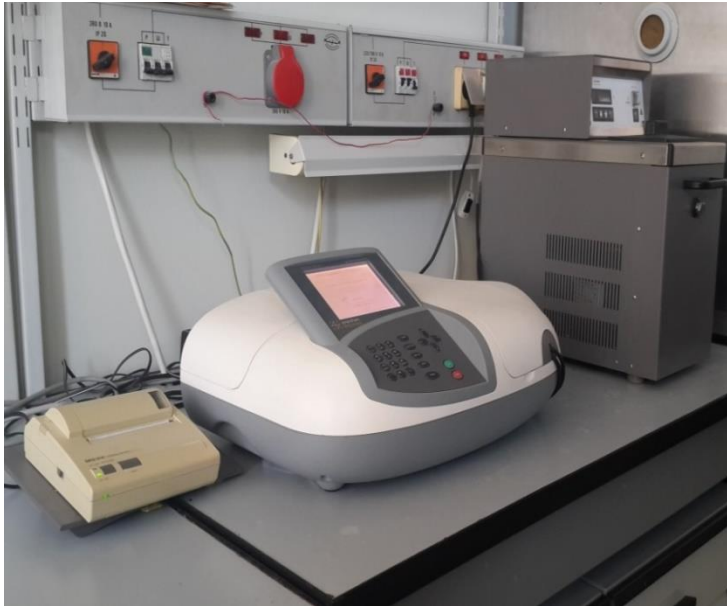
2.2.4.1. Lobyə yarpaqlarının homogenizasiyası. Fermentlərin aktivliyini təyini üçün götürülən yarpaqlar distillə suyu ilə yuyulduqdan və filtr kağızı ilə qurudulduqdan sonra ülgüclə doğranmış və kvars qumunun iştirakı ilə həvəngdəstədə hər bir fermentə uyğun olan bufer məhlulunda homogenizasiya olunmuşdur. Hər bir ferment üçün homogenizasiya məhlulunun tərkibi:

KAT üçün: 50 mM Na₂HPO₄ - NaH₂PO₄ buferi, pH 7.0

NAD-MDH üçün: 20 mM MgCl₂·6H₂O, 1 mM EDTA, 5 mM DTT, 20% qliserin, 0,5% PVP tərkibli, 100 mM Tris-HCl buferi, pH 8,0.

OAD üçün: 10 mM NaCl, 1 mM EDTA-Na, 1 mM Na-askorbat, 0,4 M saxaroza və 0,1% polietilenqlikol (PEQ) tərkibli, 50 mM, Na-asetat-sirkə turşusu buferi, pH 6.8-7.0.

PK üçün: tərkibinə 1 mM EDTA, 20 mM MgCl₂, 0,5% PVP, 0,5% Triton X-100, 5 mM DTT daxil olan 100 mM Na₂HPO₄ - NaH₂PO₄ buferi, pH 7,4.



Şəkil 2.2.1. Spektrofotometrik təyinatlar aparılan Ultrospec 3300 pro ("Amersham", ABŞ) spektrofotometri (ortada), solda DPU-414 Thermal printeri, sağda Multitemp III termostatu.

Homogenizasiya məqsədi ilə yarpaqla bufer məhlulu 1:6 nisbətində (ç:v) götürülmüş və +4°C temperaturda homogenizasiya olunmuşdur. Alınan homogenat

ikiqat kaprondan, yaxud 4 qat marlidən süzölmüş, daha sonra süzöntü nüvədən və parçalanmayan toxuma hissəciklərindən təmizlənmək üçün 5 dəq 1000g, onun ardınca isə 15 dəq 5000g sürəti ilə çökdürölmüşdür. Çöküntü atıldıqdan sonra çöküntüüstü maye fermentlərin aktivliklərinin ölçölməsi məqsədi ilə istifadə olunmuşdur.

Alınan homogenat 15 dəq 7000g-də sentrifuqasiya olunmuş, sonra alınan çöküntü atılmış və çöküntüüstü maye isə SOD-un sitozol fraksiyasının aktivliyinin ölçölməsi üçün istifadə olunmuşdur. Fermentin aktivliyini təyin etmək üçün götüürölən 2,65 ml ferment ekstraktının üzərinə ardıcıl olmaqla 0,1 ml 13 mM L-metionin, 0,05 ml 75 mkM nitrotetrazol göyü, 0,1 ml 0,1 mM EDTA və 0,1 ml 2 mM riboflavin əlavə olunur. Sonda riboflavin əlavə etdikdən sonra reaksiyanın getməsi üçün reaksiya mühiti 20 dəq işıqda (4 klüks) inkubasiya olunmuşdur. Farmazanın yaranmasının maksimal səviyyəsi ferment ekstraktı olmayan mühitdə (2,65 ml bufer, pH 7,8) müşahidə edilir. Ölçmə qaranlıqda saxlanmış kontrol varianta qarşı aparılır. Optiki sıxlığın təyini spektrofotometrde (Ultrospec 3300 pro, Amersham) 560 nm dalğa uzunluğunda aparılır. Farmazanın əmələ gəlməsinin 50% inhibirləşməsi SOD-un aktivlik vahidi kimi qəbul olunur.

2.2.4.2. Katalaza aktivliyinin təyini: Bu məqsədlə götüürölən 1 q bitki materialı üzərinə 10 ml, 50 mM fosfat buferi (pH7) əlavə edilməklə homogenizasiya olunmuşdur. Alınan homogenat filtasiya olunduqdan sonra 8000g 10 dəq müddətində çökdürölmüşdür. Alınan çöküntü atılmış və supernatant (ferment ekstraktı) fermentin aktivliyinin təyini üçün istifadə olunmuşdur. Fermentin aktivliyini təyin etmək üçün 2,9 ml fosfat buferi götüürölərək üzərinə 25 mkl ferment ekstraktı əlavə olunmuşdur. Sonda hər bir nümunənin üzərinə ayrılıqda 90 mkl 3%-li H₂O₂ əlavə etməklə spektrofotometrde 240 nm dalğa uzunluğunda 1 dəq müddətində optiki sıxlığın azalmasına əsasən KAT aktivliyi təyin edilmişdir. Bu dalğa uzunluğunda millimolyar ekstinksiya əmsalının qiyməti $\epsilon=39,4 \text{ mM}^{-1} \text{ sm}^{-1}$ -ə bərabərdir [188, c.102, s.115].

2.2.4.3. Oksalasetatdekarboksilaza aktivliyinin təyini. Enzimatik analizlər 30°C-də 1 ml-lik küvyetlərdə spektrofotometrik üsulla aparılmışdır. Yarpaq

ekstraktında OAD-aza aktivliyi standart şəraitdə (50 mM, pH 6.8-7.0, Na-asetat-sirkə turşusu buferində, əlavə olunur 10 mM MnCl₂, 1 mM OA, 1 mM Na-askorbat, 0,4 M saxaroza, 0,1% polietilenqlikol (PEQ) və 5-10 mkl ferment ekstraktı) 280 nm dalğa uzunluğunda absorpsiyanın azalmasına əsasən təyin edilmişdir. Bu zaman aktivliyin tam ortaya çıxması üçün ikivalentli metal ionları Mn²⁺ və yaxud Mg²⁺ qarışıqğa daxil edilmişdir. OAD-nın optimum pH-ı 50 mM Na-asetat-sirkə turşusu buferində 6.0-8.0 pH intervalında təyin olunmuşdur. OA üçün Mixaelis sabiti OA-ın müxtəlif qatılıqlarında 10 mM Mn²⁺ və yaxud Mg²⁺ iştirakında Mixaelis-Menten tənliyi üzrə qeyri-xətti reqressiya əsasında təyin olunmuşdur. Həmçinin OAD aktivliyinin inhibitorların, bəzi metal ionlarının və substratın qatılığından asılılığı öyrənilmişdir. OAD ilə kataliz olunan OA-ın dekarboksilləşməsi reaksiyasının məhsulu olan piruvatın miqdarı bu reaksiya ilə analiz edilmişdir. Bunun üçün əvvəlcə bir dəqiqə ərzində standart şəraitdə OA-ın dekarboksilləşməsi testi aparıldı. Sonra reaksiya qarışıqğı 200 mM NaCl, 0,2 mM NADH, pH 7.0 olan son qatılıqğa çatdırıldı. Piruvatın miqdarı 5 U ml⁻¹ LDH, pH 7.0 əlavə etdikdən sonra 340 nm-də NADH qatılığının azalmasına əsasən hesablanır. Fermentin aktivlik vahidi olaraq 30°C-də bütün şərtlər ödənilməklə 1 dəq ərzində 1 mkm OA-ın dekarboksilləşməsi reaksiyasını kataliz edən fermentin miqdarı götürülür. Fermentin xüsusi aktivliyi mq zülalə görə hesablanmışdır.

2.2.4.4. Piruvatkinaza aktivliyinin təyini. PK fermenti aşağıdakı reaksiya üzrə ATF-in əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunan fosfoenolpiruvatın piruvata dönməyən çevrilməsi reaksiyasını kataliz edir.



PK ekstraktı əldə etmək üçün yarpaqlar yuyulub qurudulduqdan sonra 1 q yarpaqğa 7 ml homogenizasiya məhlulu əlavə etməklə +4°C-də həvəngdəstədə ekstraksiya olunmuşdur. Alınan yarpaq ekstraktı 2 qat kaprondan süzülədukdən sonra cecək atılmış, filtrat isə parçalanmayan toxuma hissəciklərindən azad olunmaq üçün əvvəlcə 300 g-də 5 dəq, sonra 5000 g-də 10 dəq çökdürülmüşdür. Çöküntü atılmış, alınan çöküntü üstü maye PK aktivliyinin təyini üçün istifadə edilmişdir. Fermentin

aktivliyi 0,1 M Tris-HCl bufer (pH 7,6), 50 mM MgSO₄, yaxud 0,2 M KCl, 10 mM FEP, 94 mM ADF, 12 mM NADH, 450 mq LDH (35 mq/ml-dən 50 mkl götürülür) tərkibli reaksiya mühitində təyin edilmişdir. Reaksiya qarışığına sonda 60-80 mkl ferment ekstraktı əlavə etməklə reaksiyanın başlanmasına start verilmişdir. Fermentin aktivliyi spektrofotometrə, 25°C-də, 340 nm dalğa uzunluğunda 3 dəq ərzində optiki sıxlığın dəyişməsinə əsasən hesablanmışdır. NAD·H üçün ekstinksiya əmsalı 6,22 mM·sm⁻¹-ə bərabərdir [64, s.160].

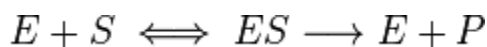
2.2.4.5. NAD-malatdehidrogenaza aktivliyinin təyini. NAD-MDH aktivliyi 340 nm dalğa uzunluğunda spektrofotometrik (Ultrospec 3300 pro, Amersham, USA) üsulla təyin edilmişdir. Reaksiya mühiti 15 mM OA, 10 mM MgCl₂, 12 mM NAD·H və 5-10 mkl ferment preparatı olan 100 mM, (pH 8,0), Tris-HCl buferindən ibarətdir. Reaksiya reaksiya mühitinə substrat (15 mM OA) əlavə etməklə başlayır. Fermentin aktivliyinin ölçülməsi 340 nm dalğa uzunluğunda NAD·H-in miqdarının azalması əsasında optiki sıxlığın dəyişməsinə görə aparılır [248, c.26, s.473]. Hesabat aşağıdakı düstura əsasən aparılır:

$$A = \Delta OP \cdot V / \varepsilon \cdot b \cdot \tau$$

A – beynəlxalq sistemdə aktivlik, ΔOP-optiki sıxlığın 1 dəq ərzində dəyişməsi,
V – reaksiya mühitinin həcmi (ml), τ-reaksiyanın gedişinə sərf olunan zaman, ε - NAD-MDH üçün ekstinksiyanın millimolyar ekvivalenti olub 340 nm dalğa uzunluğunda maksimum udulma zamanı 6,22 mM·sm⁻¹-ə bərabərdir, b-reaksiya mühitinə əlavə edilən ferment ekstraktının həcmidir (mkl).

2.2.4.6. Fermentativ katalizdə kinetik parametrlərin tədqiqi. Məlumdur ki, fermentativ reaksiyaların sürətinin substratın qatılığından asılı olmasına baxmayaraq bu iki kəmiyyət bir-biri ilə qeyri-mütənasib olaraq dəyişir. Reaksiyanın başlanğıcında mühitdə kifayət qədər ferment olduğundan substratın miqdarı artdıqca reaksiyanın sürəti də getdikcə artır. Substratın qatılığı müəyyən səviyyəyə çatdıqdan sonra reaksiyanın sürəti maksimal (V_{max}) qiymət alır və substratın bundan sonrakı artımı reaksiyanın sürətinin artmasına səbəb olmur və reaksiyanın sürəti müəyyən müddət

sabit qaldıqdan sonra azalmağa başlayır. Tək komponentli fermentativ reaksiyalar zamanı reaksiya sürətinin substratın qatılığından asılılığı aşağıdakı düstura əsasən hesablanır:



Burada [E]-ferment; [S]-substrat; [P]-reakiyanın məhsulu, [ES]-isə ferment-substrat kompleksinin qatılığını ifadə edir.

$$V = V_{\max}S / (S + K_m)$$

Burada, V_{\max} - reaksiyanın maksimal sürəti, K_m -Mixaelis-Menten sabiti, o reaksiyanın sürətinin maksimal sürətin yarısına bərabər olduğu andakı substratın qatılığına bərabərdir və qatılıq vahidləri (mM, mkM, nM və s.) ilə ölçülür, [S]-substratın qatılığını göstərir. V_{\max} və K_m -in qrafiki Mixaelis-Menten mexanizminə görə hiperbola, Laynuiver-Berk qaydasına görə isə xətti quruluşa malikdir. Burada Laynuiver-Berk qrafiki xətti quruluşa olduğuna görə reaksiyanın kinetik parametrlərinin tədqiqi daha münasib hesab olunur.

$$\frac{1}{v} = \frac{K_m}{V_{\max} \cdot [S]} + \frac{1}{V_{\max}}$$

Laynuiver-Berk düsturundan da göründüyü kimi V_{\max} və K_m -in qrafiki təsviri zamanı kəmiyyətlərin tərs qiymətləri götürülmüşdür.

2.2.5. Aralıq metabolitlərin miqdarının təyini

2.2.5.1. Prolinin miqdarının təyini. Bunun üçün 0,3 q yarpaq götürüldükdən sonra xırdaca doğranmış və 3%-li 5-sulfosalisil turşusu ilə 2 dəfə ardıcıl ekstraksiya edilmişdir. Alınan homogenat 15 dəq 1000 g-də çökdürüldükdən sonra alınan supernatantdan 1 ml götürülərək üzərinə 1 ml buzlu sirkə turşusu və 1 ml ninhidrin reaktivi (1,25 q ninhidrin 30 ml buzlu sirkə turşusu və 20 ml 6 M H_3PO_4 -də həll edilir) əlavə olunmuşdur. Alınan qarışıq 1 saat qaynar su hamamında inkubasiya edildikdən sonra nümunələr buzla cəld soyudulmuş, üzərinə 3 ml toluol əlavə

edilərək intensiv çalxalanmışdır. Spektrofotometrə 520 nm dalğa uzunluğunda qırmızı-narıncı rəngli toluol fraksiyasının optiki sıxlığı ölçülmüşdür. Kontrol olaraq toluol götürülmüş, prolinin miqdarı standart L-prolin istifadə etməklə qurulmuş tərəddüd əyrisinə əsasən təyin edilmişdir (Sigma, ABŞ) (mq/q quru kütlə, yaxud $\mu\text{mol}/\text{q}^{-1}$ yaş çəki) [105, c.39, s.205].

2.2.5.2. Malondialdehidin miqdarının təyini. MDA-nın miqdarı tiobarbitur turşusu (TBT) iştirakı ilə reaksiya məhsulunun toplanma səviyyəsindən asılıdır. Bunun üçün 1 q yarpaq üzərinə 20 ml 0,1%-li 3-xlorsirkə turşusu əlavə olunaraq homogenizasiya aparılmışdır. Bu mərhələdə alınan homogenat 10 dəq 12000g-də çökdürüldükdən sonra alınan supernatant üzərinə tərkibində 0,5%-li TBT ilə 4 ml 20%-li 3-xlorsirkə turşusunun qarışığı əlavə olunduqdan sonra alınan ekstrakt su hamamında 30 dəq 95°C -də qızdırılmış, daha sonra buz ilə cəld otaq temperaturunadək soyudulmuşdur. Qarışıq yenidən 10 dəq 12000g-də çökdürüldükdən sonra spektrofotometrə 532 və 600 nm-də supernatantın optiki sıxlığı təyin olunmuşdur. MDA-nın miqdarı 600 nm dalğa uzunluğunda qeyri spesifik udulma çıxılmaqla hesablanmışdır [167, c.207, s.604].

$$\Delta\text{OS}_{\text{MDA}} = \text{OS}_{532} - \text{OS}_{600} \quad C = \Delta\text{OS}_{\text{MDA}} / \varepsilon \cdot l,$$

Burada: C-MDA-nın miqdarıdır (mmol/q yaş kütlə), ΔOS -532 nm və 600 nm-də optiki sıxlıqlar arasındakı fərkdir, ε -MDA-nın 532 nm-də mmolyar ekstinksiya əmsalındır ($155 \cdot \text{mM}^{-1} \cdot \text{sm}^{-1}$), l-optiki yolun uzunluğudur (1 sm).

2.2.5.3. Hidrogen peroksidin miqdarının təyini. H_2O_2 -nin miqdarının təyini Velikovaya görə yerinə yetirilmişdir [277, c.151, s.59]. Bunun üçün 500 mq yarpaq nümunəsi götürülmüş və üzərinə 5 ml 0,1%-li 3-xlor sirkə turşusu əlavə olunaraq həvəngdəstədə homogenizasiya edilmişdir. Alınan homogenat 12000g 15 dəq sentrifüqasiya olunduqdan sonra çöküntü atılmışdır. Çöküntüüstü mayedən 0,5 ml götürülərək üzərinə 0,5 ml 10 mM kaliumfosfat bufer məhlulu, pH 7,0 və 1 ml 1 M KCl məhlulu əlavə edildikdən sonra 390 nm dalğa uzunluğunda spektrofotometrə

qarışıqın absorpsiyası ölçülmüşdür. H_2O_2 -nin miqdarı standart H_2O_2 qatılıqları əsasında qurulmuş tərəddüd əyrisinə görə hesablanmışdır. Standart məhlullar 30%-li H_2O_2 istifadə edilməklə hazırlanmışdır.

2.2.6. H^+ -nasosların aktivliyinin təyini. Bitkinin yerləşdiyi mühitdə məhlulun turşuluq səviyyəsinin təyini adi pH-metriya üsulu ilə yerinə yetirilmişdir. Bu məqsədlə istifadə olunan pH-metr (pH-metr HI 122, Romania) hər bir ölçmələr aparılmazdan əvvəl standart pH-a malik olan məhlul ilə kalibrovka olunmuşdur.

Təcrübələr, adətən, NaCl-un 1,5,10,50,100,200,300 mM qatılıqlarında hidroponika yolu ilə aparılmışdır. Bununla yanaşı inkubasiya mühitində vaxtaşırı kökün və gövdənin uzunluğu və məhlulun pH-ının qiyməti, məhlulun və havanın temperaturu təyin olunmuşdur. Ölçmələr ion mübadiləsi əsasında bitkilərin köklə mineral qidalanmanın öyrənilməsi məqsədi ilə həmişə eyni vaxtda aparılmışdır [46].

Aparılan təcrübələr əsasında lobyə bitkisinde protonların ayrılma sürəti (V_{H^+}), hidrogen ionlarının qatılığının maksimum (ΔH_{max}) və minimum (ΔH_{min}) qatılığı, yarpağın böyümə sürəti (V_y) və uzunluğu (L_y), kökün uzunluğu (L_k), yarpağın uzunluğunun kökün uzunluğuna olan nisbəti (L_y/L_k) təyin olunmuşdur.

2.2.7. Adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarının təyini

2.2.7.1. Adenin nukleotidlərinin miqdarının təyini: ATF-in miqdarını ölçmək məqsədi ilə 3 ml həcmli şüşə küvyetə 1,8 ml Tris-HCl buferi (pH 7,6) və 0,2 ml işıqlandırılmış nümunə əlavə edilir. Bu proseslərdə nümunələr 0-4°C-də buz hamamında saxlanılmalıdır. Sonra küvyet spektrofotometrə öz yerinə qoyulur və standart vəziyyət yarandıqdan sonra şüşə şprislə küvyetə 1 ml nümunə əlavə olunur. Küvyet kamerasında termosatla temperatur 27-28°C səviyyədə saxlanılır. Spektrofotometr tədqiq olunan nümunələrdə ATF-in qatılığından asılı olaraq işıqlanmanın intensivliyini qeydə alır.

Standart ATF qatılıqları əsasında qurulmuş kalibrovka əyrisinə əsasən bioloji materialda ATF-in miqdarı təyin edilmişdir. Spektrofotometr 10 saniyə ərzində

reaksiyanın sönməsini qeyd edir. Bunun üçün o hesabatı nümunə əlavə edən andan sonra hesablamağa başlayır. Burada ATF-aza fermenti çətinliklər yaradır. Onun mənfi təsirini aradan götürmək üçün nümunəni 7-15 dəq 100°C -də qaynatmaq lazımdır. Bu üsulla hətta nümunədə ən az, yəni 10-50 γ ($1\gamma=10^{-6}\text{q}$) miqdarda ATF-i ölçmək mümkündür.

ATF-in miqdarını müəyyən olunduqdan sonra onun əsasında ADF-in də miqdarını hesablamaq olar. Bunun üçün ATF-in miqdarı ölçüldükdən sonra küvyetdə heksokinaza fermenti əlavə etdikdən sonra ATF-in miqdarını təkrar ölçürük. Bu ferment fosforlaşma yolu ilə mühitdə olan ADF-in hamısını ATF-ə çevirir və nəticədə küvyetdə ATF-in miqdarı artır. ADF-in miqdarını hesablamaq üçün ATF-in heksokinaza reaksiyasından sonrakı miqdarından heksokinaza reaksiyasından əvvəlki miqdarını çıxmaq lazımdır. Alınan fərq ADF-in miqdarına uyğun gəlir [27].

2.2.7.2. Nikotin kofermentlərinin miqdarının təyini: Bitki materialında oksidləşmiş və reduksiya olunmuş nikotin kofermentlərinin miqdarını aşağıdakı ardıcıl əməliyyatlarla spektrofotometrik üsulla hesablamaq olar [279, c.237, s.1953].

Reaktivlər:

- 1). 10 mq NAD (NADF) 1 ml bidistillə suyunda həll olunur,
- 2). 1%-li NaHCO_3 məhlulu - 250 mg NaHCO_3 25 ml bidistillə suyunda həll edilir,
- 3). 1%-li NaHCO_3 - 1%-li Na_2CO_3 bufer məhlulu (pH 9,7). Bunun üçün 250 mq NaHCO_3 və 250 mq Na_2CO_3 25 ml bidistillə suyunda həll edilir,
- 4). 3%-li Na·hidrosulfit məhlulu. Bu məhlul 1%-li NaHCO_3 məhlulunda hazırlanır (150 mq Na·hidrosulfit 5 ml 1%-li NaHCO_3 məhlulunda kövüklənmə yaratmamaqla astaca həll edilir).

İşin gedişi: Birinci sınaq şüşəsində 0,2 ml NAD (NADF) məhlulu ilə 0,6 ml 1%-li NaHCO_3 və 0,2 ml Na·hidrosulfit məhlullarının qarışığı yaradılır. İkinci sınaq şüşəsində birincidən fərqli olaraq NAD (NADF) məhlulu yoxdur. Onun əvəzinə 0,2 ml bidistillə suyu əlavə olunmuşdur. Üçüncü sınaq şüşəsində birinci sınaq şüşəsi ilə müqayisədə yalnız Na·hidrosulfit məhlulu yoxdur. Onun əvəzinə 0,2 ml bidistillə suyu əlavə olunmuşdur. Qarışıq ehməlcə qarışdırılır, 20 dəq otaq temperaturunda

saxlanılır. Bundan sonra sınaq şüşəsinə 4 ml 1%-li NaHCO₃ və 1%-li Na₂CO₃ tərkibli bufer məhlulu əlavə olunur. Qarışıq hidrosulfit artığından azad olunmaq üçün 5 dəq aerasiya olunur. Bundan sonra məhlulun optiki sıxlığı 340 nm dalğa uzunluğunda təyin edilir. Bu zaman kontrola görə düzəliş aparılmalıdır və oksidləşmiş formanın vasitəsi ilə udulma nəzərə alınmalıdır.

$$C = OS \cdot \frac{V \cdot P \cdot M}{(6,22 \cdot 1000)} \cdot 100\%$$

Burada M - NAD (NADF) molekul çəkisi (665 k.v.), OS - optiki sıxlıq, V - məhlulun son həcmi ml-lə (4 ml, 0,2 ml, 0,2 ml, 0,6 ml = 5 ml), P - durulaşma əmsalındır (5-ə bərabərdir), C - NAD (NADF)-in %-lə miqdarıdır.

2.2.8. Zülalların miqdarının təyini. Bioloji ekstraktda zülalların ümumi miqdarı 0,12%-li Coomassie Brilliant Blue G-250 məhlulunun iştirakı şəraitində spektrofotometrə 610 nm dalğa uzunluğunda təyin olunmuşdur. Tərəddüd əyrisinin qurulması üçün qaramalın zərdab albuminindən (BSA) standart zülal kimi istifadə olunmuşdur [250, c.79, s.544].

2.2.9. Alınan nəticələrin statistik işlənməsi. Tərtib olunan cədvəl, diaqram və qrafiklərdə verilən qiymətlər bir neçə təkrarın orta riyazi göstəriciləri olub orta kvadratik kənarlanmanı əks etdirir. Nəticələrin tənqidi analizi zamanı orta riyazi səhvlər və kənarlanmalar ($M \pm m$) nəzərə alınmış, $p < 0,05$ -in mənasının səviyyəsi inandırıcılıq əmsalı kimi qəbul olunmuşdur [24, s.35].

III FƏSİL. ALINAN NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

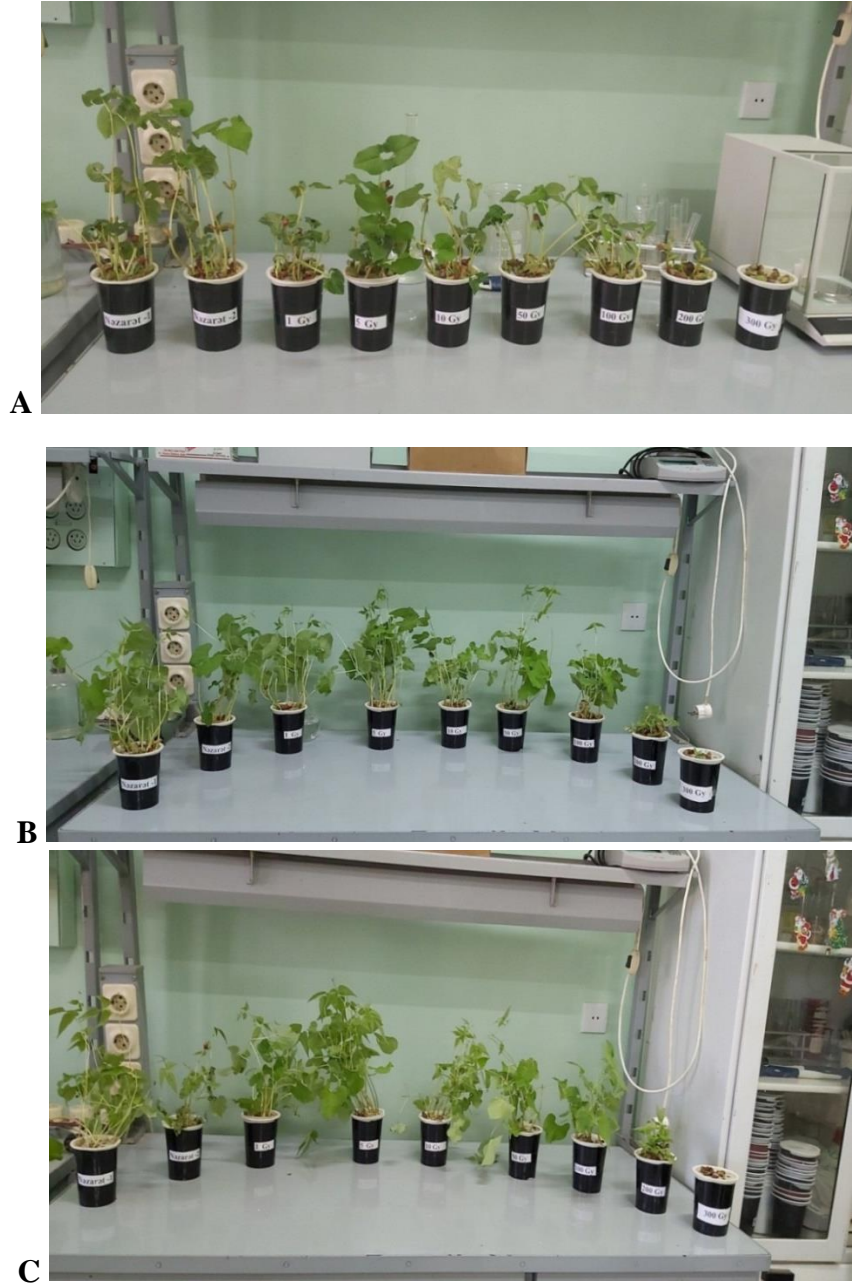
3.1. Radiasiya və duz streslərinin lobya bitkisinin biometrik göstəricilərinə təsiri

Məlumdur ki, ali bitkilərin toxumlarında bioloji proseslərin sükunət dövründə biokimyəvi mexanizmlərin tam dayanmasına baxmayaraq, onlarda irsiyyət daşıyıcıları olan genetik inkişaf proqramı mühitin ekstremal amillərinin təsirindən qorunur. Müəyyən olunmuşdur ki, stimullaşdırıcı doza oblastında toxumların səpindən əvvəl γ -şüalarla işlənməsi genetik inkişaf proqramını dəyişdirə bilməsə də, bu şüalanmanın enerjisi kiçik dozalarda requlyator sistemlərinə təsir etməyə kifayət edir. Bu isə özlüyündə inkişaf proqramının reallaşmasına və bitkinin ontogenezin ilkin fazalarını sürətlə keçməsinə səbəb ola bilər. Nəticədə bitkinin böyümə və inkişafı sürətlənə, yetişmə müddəti qısala, məhsuldarlıq əlverişli şəraitlərdə arta bilər [39;143, c.55, s.607].

Bizim tədqiqatlarımızda qida tərkibinə və istifadə miqyasına görə tərəvəz bitkiləri arasında mühüm yer tutan adi lobya bitkisinin toxumları Co-60 radio izotopunun yaratdığı γ -şüalarla müxtəlif dozalarda şüalandırılmış və ionlaşdırıcı şüalanmanın onun böyümə və inkişafına təsiri öyrənilmişdir. Müəyyən olunmuşdur ki, bitkinin inkişaf mərhələlərindən asılı olaraq radioaktiv şüalanma nisbətən kiçik - 1-50 Qr dozalarda bitkinin böyümə və inkişafına stimullaşdırıcı, yuxarı - 100-300 Qr dozalarda isə, əksinə, onun böyümə və inkişafına inhibirləşdirici təsir göstərir. Toxumların səpindən əvvəl müxtəlif dozalarda şüalandırılması bitkiyə müxtəlif qatılıqlı duzun zədələyici təsirindən qorunmaq imkanı verir. Ədəbiyyatlarda bizim nəticələrə uyğun məlumatlar vardır. Göstərilir ki, səpindən əvvəl toxumların stimullaşdırıcı dozalarla şüalandırılması kartof, xiyar, noxud və pomidorun məhsuldarlığının ~10-40%, qarğıdalının, buğdanın, günəbaxanın, düyünün, şəkər çuğundurunun, arpanın, kələmin və yerkökünün məhsuldarlığının isə, uyğun olaraq,

10-30%, 9-11%, 10%, 10-20%, 10-12%, 15-20%, 7-15%, 13-20%, 25-35% artmasına səbəb olur [38, s.243].

Kontrol və γ -şüalarla şüalanmış lobya toxumlarından əmələ gəlmiş 5, 10 və 15 günlük cücərtilərin biometrik göstəricilərinin (bitkinin, yarpağın, kökün çəkisi, uzunluğu, sahəsi və digər ölçüləri) dəyişmə dinamikası bitkinin inkişaf dövründən asılı olaraq öyrənilmiş və alınan bitkilərin görünüşü 3.1.1-ci şəkillərdə verilmişdir [150, c.6, s.75; 151, c.7, s.25].



Şəkil 3.1.1. Şüalanmış lobya toxumlarının 5 (A), 10 (B) və 15 (C) günlük cücərtilərinin görünüşü

Şəkil 3.1.1 A-dan görüldüyü kimi γ -şüalar bütün dozalarda 5 günlük cücərtilərin böyümə və inkişafına ləngidici təsir etmişdir. 5 Qr şüalanma dozəsindən başlayaraq digər dozalarla müqayisədə bitkilərin biometrik göstəricilərində açıq fərqlər nəzərə çarpır. 100 Qr şüalanma dozəsi bitkinin inkişafını əhəmiyyətli dərəcədə ləngidir, 200 Qr şüalanma dozəsində bu ləngimə daha irimiqyaslı olur, 300 Qr şüalanma dozəsində isə toxumlar, demək olar ki, cücərmir [151, c.7, s.25].

10 günlük lobya cücərtilərində fərqli mənzərənin şahidi oluruq (şək. 3.1.1 B). Belə ki, 200, 300 Qr şüalanma dozalarını çıxmaqla bütün şüalanma dozalarında, bitkinin böyümə və inkişafı sürətlənsə də 1, 5 Qr şüalanma dozalarında (əsasən 5 Qr-də) kontrolla təcrübə variantının biometrik göstəriciləri, demək olar ki, fərqlənir.

5 Qr şüalanma dozəsində bitkinin boyatma və inkişafının sürətlənməsi 15 günlük cücərtilərdə daha xarakterik olmuşdur (şək. 3.1.1 C). Belə ki, bu şüalanma dozəsində toxumları şüalandırılmış bitkinin biometrik göstəriciləri kontrol nümunənin göstəricilərindən əhəmiyyətli dərəcədə yüksək olmuşdur. Aldığımız nəticələr, birmənalı olaraq, 5 Qr şüalanma dozasının lobya bitkisinin böyümə və inkişafını ştimullaşdıran doza olmasını söyləməyə əsas verir ki, bunun da bir sıra genetik, fizioloji-biokimyəvi əsasları vardır [150, c.6, s.75; 151, c.7, s.25].

Şəkil 3.1.2 A,B,C-dən görüldüyü kimi 5, 10 və 15-günlük duz ekspozisiyalarında 100, 200 mM NaCl qatılıqlarında cücərtilərin alınması zəifləmiş və 300 mM qatılıqda cücərtilər ümumiyyətlə əmələ gəlməmişdir. Bu nəticə lobya bitkisinin duzadavamsız olduğunu sübut etməklə qarşımıza qoyduğumuz məqsədin aktuallığını ortaya çıxarır.

Cədvəldə 3.1.1-də 1, 3 və 5 günlük toxumların cücərmə faizinə dair nəticələr öz əksini tapmışdır. Cədvəldən görüldüyü kimi 1 və 3 günlük cücərtilərdə toxumların cücərmə faizi şüalanma dozəsindən ciddi şəkildə asılıdır. Belə ki, bütün şüalanma dozalarında cücərmə faizi kontrolla müqayisədə ~1.6 dəfə yüksəkdir. Maraqlıdır ki, 5 günlük cücərtilərdə cücərmə faizi şüalanma dozəsindən, demək olar ki, asılı olmur və hər iki variantda cücərmə faizi təxminən eynidir [151, c.7, s.2].



Şəkil 3.1.2. NaCl-un müxtəlif qatılıqlarında əkilmiş lobya toxumlarının 5 (A), 10 (B) və 15 (C) günlük cücərtlərinin görünüşü

Cədvəl 3.1.1

Lobyanın şüalanmış toxumlarının hidropnika şəraitində əkilmiş toxumlarının cücərmə faizinin kinetikasi

Şüalanma dozaları, Qr	Cücərmə, (%)	Şüalanma dozaları, Qr	Cücərmə, (%)	Şüalanma dozaları, Qr	Cücərmə, (%)
1 gün		3 gün		5 gün	
1	60	1	75	1	90
5	40	5	85	5	95
10	60	10	60	10	80
50	40	50	80	50	90
100	55	100	75	100	85
200	50	200	85	200	90
K	33	K	69	K	90

γ -şüalarla şüalandırılmış loby bitkisinin hidropnika şəraitində əmələ gələn cücərtilərinin biometrik göstəricilərinə dair alınan nəticələr diaqramlar şəklində aşağıda verilmişdir (şək. 3.1.3-3.1.4, cədv. 3.1.2).

Alınan nəticələrdən görüldüyü kimi şüalanma dozasından və bitkinin inkişaf dövründən asılı olaraq biometrik tədqiqatlarda dəyişkənlik baş verir (şək. 3.1.3 A, cədv. 3.1.2). Cədvəldən görüldüyü kimi 1 Qr şüalanma dozası 5 günlük bitkinin böyüməsini ləngitsə də, sonrakı 10 günlük inkişaf dövründə, əksinə, bu prosesi stimullaşdırmış və bitkinin böyüməsini sürətləndirmişdir. Cədvəl 3.1.2-dən (səh. 85) görüldüyü kimi ilk 10 gün ərzində bütün variantlarda böyümə və inkişaf getmiş və 50 Qr şüalanma dozasında bitkinin cücərtisi ən çox uzunluğa malik olmuşdur. Bitkinin inkişafının 10-cu günü götürülən təcrübə variantlarından yalnız 1 və 5 Qr dozada şüalanan toxumlardan əmələ gələn cücərtilərdə böyümə davam etmiş, qalan variantlarda inkişaf, demək olar ki, 10 günlük bitkilərdə olan səviyyədə saxlanmışdır. Əgər biz şəkil 3.1.3 A-ya bir də nəzər salsaq görərik ki, 1-50 Qr şüalanma dozalarında bitkilərin böyümə və inkişafı inkişafın hər bir dövründə az fərqlə ən yüksək olmuşdur. 200 Qr şüalanma dozasında sadaladığımız göstəricilər zəifləmiş, 300 Qr şüalanma dozasında isə göstərilən əlamət üzrə müsbət nəticə alınmamışdır. Kontrol variantlarda isə boyun artımı oxşar paralel dəyişmiş və həmişə şüalanma

dozalarından asılı olaraq şüalanmış toxumlardan əmələ gəlmiş cücərtildən müəyyən qədər geri qalmışdır [150, c.6, s.75; 151, c.7, s.25].

Burada belə bir sual ortaya çıxır. Aşağı və orta radiasiya dozalarının bitkilərin aktiv inkişaf dövrlərində onların böyümə və inkişafına tənzimləyici təsirini nə ilə izah etmək olar? Bu suala fizioloji-biokimyəvi tədqiqatlar aparmaqla alınan nəticələr əsasında birmənalı cavab vermək olar. Bu sahədə alınan nəticələr onu deməyə əsas verir ki, şüalanma dozaları ilk növbədə genetik aparata təsir edərək bitkinin böyümə və inkişafına səbəb olan genləri fəallaşdırır (mutasiya səviyyəsinə çatmır), bu fəallaşma nəticəsində metabolizmdə energetik mübadilənin müxtəlif səviyyələrində baş verən biokimyəvi proseslər fəallaşdığından bitkinin böyümə və inkişafı, o cümlədən, bioloji məhsuldarlığı da yüksəlmiş olur.

Toxumların səpindən əvvəl γ -şüalarla işlənməsi köklərin uzunluğuna da əhəmiyyətli dərəcədə təsir edə bilmişdir (şək. 3.1.3 C). Şəkildən görüldüyü kimi köklərin uzunluğunda da, bitkinin ümumi uzunluğunda olduğu kimi, həm şüalanma dozasından, həm də bitkinin inkişaf dövründən asılılıq mövcuddur.

Təqdim olunan nəticələrdən ilk nəzərə çarpan odur ki, bitkinin kontrol nümunələrinin köklərinin uzunluğunun inkişaf dinamikasından asılılığı zəif, şüalanmış toxumlardan əmələ gələn cücərtilərin köklərinin uzunluğunun zamandan və şüalanma dozasından asılılığı daha intensiv olmuşdur. Burada da köklərin uzunluğunun artım sürəti bitkinin inkişafının ilk 5 günü ərzində 100 Qr istisna olmaqla qalan şüalanma dozalarında bir-birlərinə nisbi yaxın olsa da bitkinin inkişafının 10-cu günü 1-50 Qr, bitkinin inkişafının 15 günü isə 1-100 Qr şüalanma dozalarında daha da intensivləşmişdir. Kökün böyüməsində ən yüksək artım sürəti inkişafın 15-ci günü müşahidə olunmuşdur. Burada böyümədə əmələ gələn fərq 5 Qr şüalanma dozasında 10-cu günlə müqayisədə eyni dozadan ~20% yüksək olmuşdur. 100 Qr şüalanma dozasında köklərin uzunluğunda inkişaf tempindən asılı olaraq dəyişmə müşahidə olunmamış, 200 Qr şüalanma dozasında köklərin uzunluğu ilkin inkişaf fazasında dəyişməsə də sonrakı fazada nəzərəçarpacaq dərəcədə kiçilmişdir.

300 Qr-ə bərabər şüalanma halında 5 günlük cücətilərdə köklərin uzunluğu kontrol bitkidən fərqlənməmiş, 10 və 15 günlük cücətilərin kökləri isə məhv olmuşdur.

Yarpaqların uzunluq göstəricilərinə dair nəticələr 3.1.3 D şəkildə verilmişdir. Nəticələrdən görüldüyü kimi kontrol, 1, 5, 10 və 50 Qr dozalarla işlənmiş təcrübə bitki nümunələri üçün yarpaqların uzunluğunda bitkinin inkişaf dinamikasından və şüalanma dozəsindən asılı olaraq zəif artma tendensiyası mövcuddur. Şəkildən görüldüyü kimi 100 və 200 Qr dozalarda isə bitkinin inkişaf dinamikasından asılı dəyişmə olmadığı halda, şüalanma dozəsindən asılılıq mövcuddur. Belə ki, 100 Qr doza halında yarpaqların uzunluğu kontrolla müqayisədə ~30%, 200 Qr doza halında isə ~70% kiçik olur (şək. 3.1.3. D) [150, c.6, s.74; 151, c.7, s.24].

Bitki cücətilərinin ümumi çəkisinə, həm də onların kök və yarpaqlarının çəkisinə dair nəticələr şəkil 3.1.4-də əks olunmuşdur.

Tədqiq olunan bitkinin çəki göstəriciləri ilə bağlı nəticələrdən aydın olur ki, şüalanmış toxumlar həm 10 günlük cücətilərin 5 günlük cücətilərlə müqayisəsi, həm də 15 günlük cücətilərin 10 günlük cücətilərlə müqayisəsi zamanı bitkinin ümumi çəkisində nəzərəcarpacaq dərəcədə artır (şək. 3.1.4 A).

Nəticələrdən aydın olur ki, cücətilərin çəkilərində şüalanma dozəsindən və inkişaf dövründən asılı olaraq dəyişmə dinamikası mövcuddur. Kiçik şüalanma dozaları, kiçik kənarçıxmaları nəzərə almasaq, cücətilərin inkişafına stumullaşdırıcı təsir göstərdiyi halda, yüksək şüalanma dozaları, əksinə, inhibirləşdirir.

Şəkil 3.1.4 B-də təqdim olunan nəticələrdən aydın olur ki, 5 günlük kontrol cücətiləri ilə müqayisədə 10 günlük cücətilərinin köklərinin çəkiləri ~17% artmış, 15 günlük cücətilərininki isə ~40% azalmışdır [150, c.6, s.72; 151, c.7, s.25].

Şüalanmış toxumlar halında da təxminən oxşar mənzərə müşahidə olunmuşdur. Belə ki, bütün şüalanma dozalarında 10 günlük cücətilər üçün köklərin çəkisində artma, 15 günlük cücətilər üçün isə azalma tendensiyası xasdır.

Cücətilərin yarpaqlarının çəkisi ilə bağlı nəticələr şəkil 3.1.4 C-də verilmişdir. Şəkildən görünür ki, kontrol bitkilərdə yarpaqların çəkisi bitkinin inkişaf

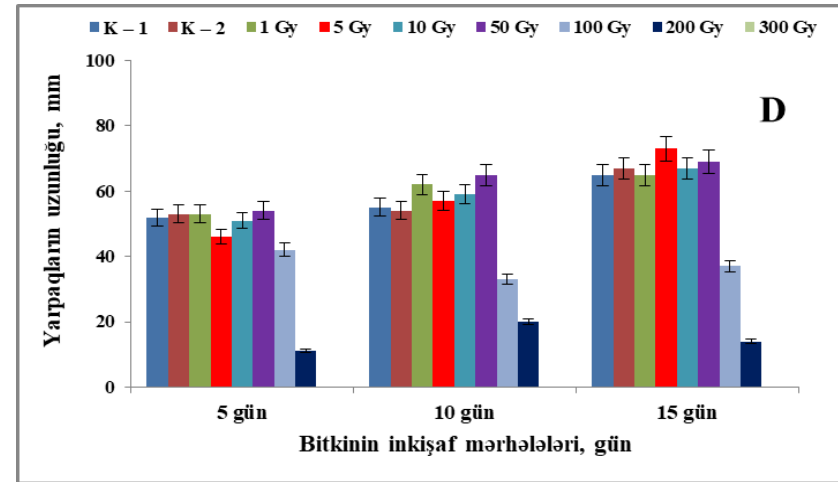
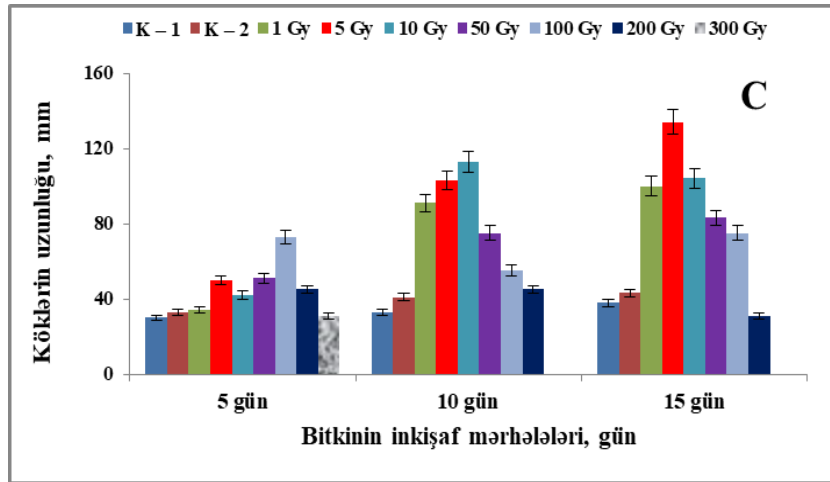
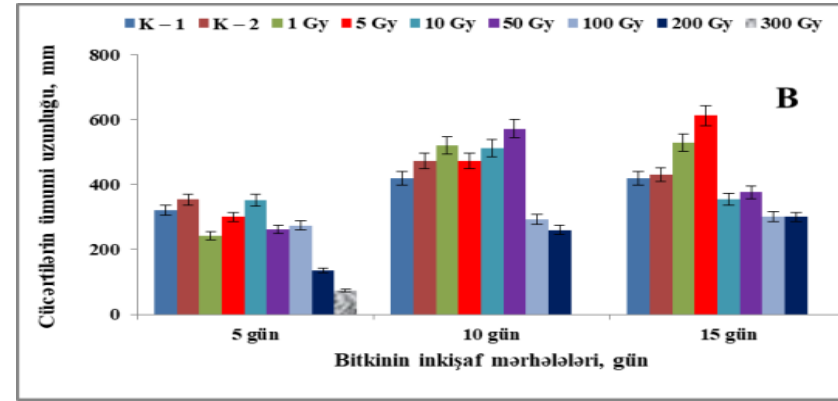
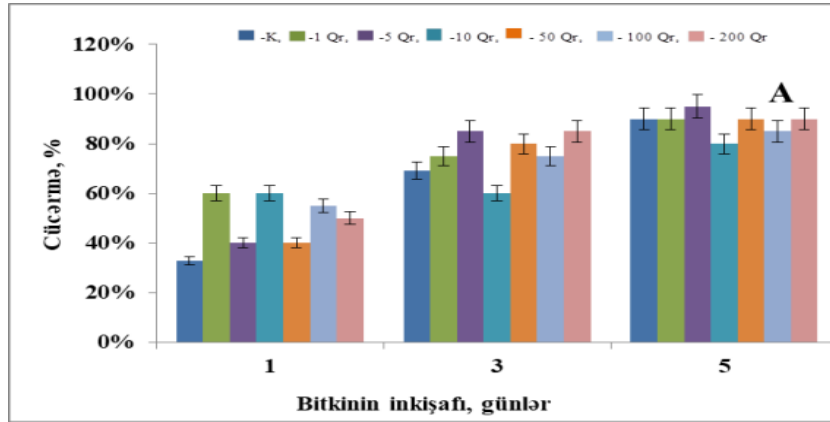
dinamikasına uyğun olaraq tədricən artır və bu artım kontrolla müqayisədə 10 günlük cücərtilər üçün ~20 % və 15 günlük cücərtilər üçün ~30 % təşkil edir.

Toxumları əvvəlcədən şüalanmış bitki cücərtiləri üçün fərqli mənzərənin şahidi oluruq. Belə ki, 5 günlük cücərtilər üçün 1-50 Qr şüalanma dozası oblastında yarpaqların çəkisində kontrolla müqayisədə nəzərəçarparacaq fərq olmur, 100-200 Qr doza oblastında isə şüalanma dozasının artması yarpaqların çəkisinin irimiqyaslı azalmasına səbəb olur. 10 və 15 günlük bitki cücərtilərində bundan fərqli olaraq şüalanma dozasının artması 1 və 5 Qr dozalarda yarpaqların çəkisinin artması, 50 Qr-dən yüksək dozalarda isə, əksinə, azalması ilə müşayiət olunur.

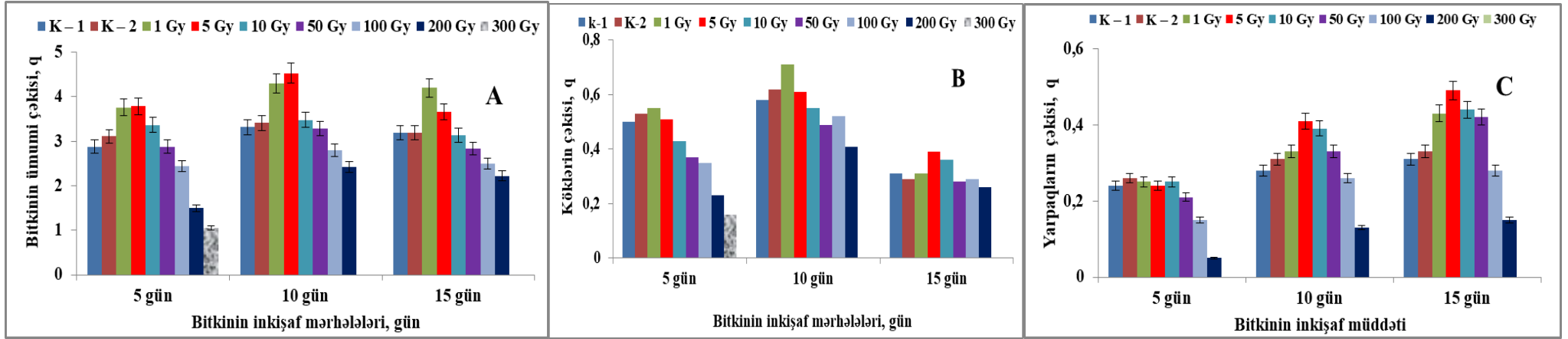
Cücərtilərin ümumi çəkisinə, yarpaq və kökün çəkisinə, həmçinin də onların ölçülərinin təsirinə dair nəticələri ümumiləşdirməklə hesab etmək olar ki, səpindən əvvəl toxumların kiçik dozalarda şüalandırılması bitkilərin inkişaf prosesində biokütlə toplanmasına təsir edə bilər və bu proses həm də bitkinin inkişaf müddətindən asılı olmaqla intensivləşir.

Nəhayət yekunda belə bir nəticəyə gələ bilərik ki, bu gün kənd təsərrüfatında ionlaşdırıcı şüa mənbələrindən bitkilərin özlərini və yaxud da səpindən əvvəl toxumlarını kiçik dozalarda şüalandırmaqla onların boyatma və inkişafını stimullaşdırmaq, vegetasiya müddətini qısaltmaq, məhsuldarlığı artırmaq və məhsulun keyfiyyətini isə yaxşılaşdırmaq olar.

Şəkil 3.1.3-3.1.4 və cədvəl 3.1.2-dən göründüyü kimi şüalanmış toxumların inkişafı duz məhluluna əkilmiş toxumların inkişafı ilə müqayisədə daha intensiv gedir. Yüksək dozalarda γ -radiasiyanın və duz qatılığının təsirinə məruz qalmış toxumlardan əmələ gələn cücərtilərin inkişafı daha zəif, aşağı doza və qatılıqlarda isə daha intensiv baş verir. 300 Qr şüalanma dozasında və 200, 300 mM duz qatılıqlarında bitkilərin tamamilə məhv olduğu müəyyən olunmuşdur. Nəticələrdən görünür ki, duz stresi 1, 5, 10 mM NaCl qatılıqlarında yarpaq və gövdənin inkişafını sürətləndirdiyi halda, kökün inkişafını ləngidir (cədv. 3.1.2). Şəkildən göründüyü kimi $M_{\text{kök}}$ kontrolunda inkişafın 10-cu günü 5-ci günə müqayisədə ~56%, 15-ci gün 5-ci günə müqayisədə ~49.5% artmışdır. Təcrübə variantlarında mənzərə belə olmuşdur:



Şəkil 3.1.3. Şüalanmış toxumların hidropnika şəraitində becərilməsindən əmələ gələn çücərtilərin çücərmə faizi (A), çücərtinin ümumi uzunluğunun (B), köklərin (C) və yarpaqların uzunluğunun (D) dəyişmə dinamikası



Şəkil 3.1.4. Şüalanmış toxumların hidroponika şəraitində becərilməsindən əmələ gələn cücərtilərin ümumi uzunluğunun (A), köklərin (B) və yarpaqların uzunluğunun (C) dəyişmə dinamikası

$M_{kök}$ 5 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~71%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~62.7%, $M_{kök}$ 10 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~74.2%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~62.2%, $M_{kök}$ 50 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~68.4%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~60.7% artmışdır. Duzun 5, 10 və 50 mM qatılıqlarının optimal təsirini nəzərə alaraq bu üç qatılığın orta qiymətini götürmək daha çox reallığa yaxın ola bilər. Bu üç qatılığın orta qiymətini belə olacaq: inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~71.2%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~61.9%. Optimal qatılıq həddi isə ~25 mM olacaqdır. Lobyə yarpaqlarının uzunluğu ilə bağlı olaraq ümumi tendensiyası kökə oxşar olan nəticələr alınmışdır.

M_y kontrolunda inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~73%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~55.1% artmışdır. Təcrübə variantlarında mənzərə belə olmuşdur: M_y 1 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~56.91%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~48.1%, M_y 5 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~57.1%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~49.3.7%, M_y 10 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~61.3%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~50.0%, M_y 50 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~57.4%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~51.7% artmışdır. Duzun 1, 5, 10 və 50 mM qatılıqlarının optimal təsirini nəzərə alaraq bu 4 qatılığın orta qiymətini götürmək daha çox reallığa yaxın ola bilər. Bu 4 qatılığın orta qiymətini belə olacaq: inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~58.2%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~49.7%. Optimal qatılıq həddi isə ~25 mM olacaqdır. Lobyə yarpaqlarının çəkisi ilə kökün çəkisi arasında, alınan nəticələrdən görüldüyü kimi, oxşarlıq vardır. Bu oxşarlıq hər 2 orqan üçün optimal qatılıq olaraq 25 mM NaCl-un iştirakında meydana çıxır.

M_b kontrolunda inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~40.2%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~23.4% artmışdır. Təcrübə variantlarında mənzərə belə olmuşdur: M_b 1 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~50.3%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~28.6%, M_b 5 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə

müqayisədə ~42.3%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~25.0%, M_b 10 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~52.5%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~25.9%, M_b 50 mM-da inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~57.9%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~29.6% artmışdır. Duzun 1, 5, 10 və 50 mM qatılıqlarının optimal təsirini nəzərə alaraq bu 4 qatılığın orta qiymətini götürmək daha çox reallığa yaxın ola bilər. Bu 4 qatılığın orta qiymətini belə olacaq: inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~50.8%, 15-ci gün 5-ci günlə müqayisədə ~27.3%. Optimal qatılıq həddi isə ~25 mM olacaqdır.

Alınan rəqəmlərin müqayisəli analizi onu deməyə əsas verir ki, bitkinin inkişafının ilkin dövrlərində NaCl orta hesabla 25 mM qatılıqda olduqda lobya bitkisinin və onun orqanlarının böyümə və inkişafı digər qatılıqlardan fərqli olaraq daha yaxşı gedir. Oxşar tendensiyalar lobyanın vegetativ orqanlarının uzunluğunun duzun qatılıqlarından asılılığının tədqiqi zamanı da müşahidə olunmuşdur.

Alınan nəticələrin analizi zamanı L_y/L_k , M_y/M_k və L_y/M_k nisbətlərindən istifadə olunması müəyyən məqamların izah olunmasında əhəmiyyəti vardır. Cədvəl 3.1.2-dən görünür ki, 5 günlük lobya bitkisinde kontrol variantlarda L_y/L_k nisbəti 1,16-ya bərabər olsa da 50 mM NaCl variantında bu nisbət in 2,84-ə bərabər olması yarpağın uzunluğunun kökün uzunluğundan 2,84 dəfə böyük olduğunu göstərir.

Bundan başqa kontrol və 1-100 mM duz ekspozisiyalarında, bitkinin inkişafının 5, 10 və 15-ci günlərində M_y/M_k nisbəti kontrol variantlarda tədricən azalmış, 1, 5 və 10 mM NaCl iştirakında tədricən artmış, 50 mM NaCl iştirakında inkişafın 5-ci günü digər variantlarla müqayisədə 0,48 dəfə azalmış, inkişafın 10-cu günü artaraq 0,59-a, bitkinin inkişafının 15-ci günü isə yenidən azalaraq 0,56 dəfəyə bərabər olmuşdur. M_y/M_k nisbətinin kontrol və duzun aşağı qatılıqlarında artması duzun bitkinin inkişafına göstərdiyi stimullaşdırıcı təsirlə, 50 mM NaCl iştirakında bitkinin inkişafının 10-cu günü artması və növbəti 5 gün ərzində zəif azalmasını isə yarpağın böyümə və inkişafının NaCl-un qatılığından və ontogenezin inkişaf mərhələlərindən ciddi asılı olduğunu göstərir. Bu nəticənin əsasında zamandan asılı olaraq bitkinin orqanlarında toplanan duzun miqdarı durur.

Ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, kökətrafi mühidə, yəni rizosferada toplanan məhlulun su potensialının NaCl-un miqdarından asılı olaraq azalması nəticəsində suyun bitkiyə diffuziyası və bitkinin böyümə və inkişafı zəifləyir ki, bunun da fonunda bitkinin məhsuldarlığı azalır [142, c.90, s.157]. Zang öz əməkdaşları ilə birlikdə göstərmişlər ki, NaCl 100 mM qatılıqda pomidor bitkisinin orqanlarının yaş və quru çəkisini sürətlə azaldır [291, c.26, s.2069].

Cədvəl 3.1.2

NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının 5, 10 və 15 günlük lobya cücərtilərində bəzi biometrik göstəricilərin dəyişmə dinamikasına təsiri

NaCl, mM	M_k (q)	M_y (q)	M_b (q)	L_k (sm)	L_y (sm)	L_b (sm)	L_y/L_k	M_y/M_k
5 günlük bitki								
K	0.50	0.38	3.02	4.9	5.7	33.7	1.16	0.76
1	0.59	0.37	3.62	5.4	6.3	35.1	1.17	0.63
5	0.69	0.36	3.13	6.1	7.8	42.3	1.90	0.52
10	0.69	0.38	3.20	6.8	8.3	35.5	1.84	0.55
50	0.65	0.31	2.98	6.5	6.2	25.3	2.84	0.48
100	0.59	0.25	2.03	4.2	2.4	24.0	1.41	0.42
10 günlük bitki								
K	0.89	0.52	7.51	5.7	7.0	44.6	1.20	0.58
1	0.94	0.65	7.20	6.2	7.2	51.0	1.16	0.69
5	0.97	0.63	7.40	7.0	8.5	57.3	1.21	0.65
10	0.93	0.62	6.09	8.2	8.9	57.6	0.99	0.67
50	0.91	0.54	5.15	7.1	7.0	45.5	0.87	0.59
100	0.86	0.31	4.25	4.8	2.5	24.	0.51	0.36
15 günlük bitki								
K	1.01	0.69	12.19	6.9	8.6	45.0	1.24	0.57
1	1.09	0.77	12.64	8.3	7.5	55.1	0.91	0.71
5	1.10	0.73	12.51	9.3	8.5	61.8	0.92	0.66
10	1.11	0.76	12.37	8.4	9.2	58.1	0.98	0.68
50	1.07	0.60	10.08	8.8	7.4	48.4	0.84	0.56
100	0.93	0.42	4.25	5.2	2.7	25.4	0.53	0.45

Qeyd: M_k -kökün çəkisi, M_y -yarpağın çəkisi, M_b -bitkinin çəkisi, L_k -kökün uzunluğu, L_y -yarpağın uzunluğu, L_b -bitkinin uzunluğu. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən yüksək deyildir

Kökün, yarpağın və tam bitkinin inkişaf sürəti vegetasiyanın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~1,32, ~1,15 (kökdə) və ~1,22 (yarpaqda) dəfəyə, vegetasiyanın 15-ci günü isə 5-ci günlə müqayisədə, uyğun olaraq, 1,33, ~1,64 və ~1,49 dəfəyə

bərabər olmuşdur. Alınan göstəriciləri müqayisə etsək görürük ki, kökün və yarpağın böyüməsi vegetasiyanın ilk 10 günü ərzində daha sürətlə getməsinə baxmayaraq inkişafın sonrakı 5 günü ərzində ~15% zəifləmişdir (cə.d. 3.1.2) [152, c.5, s.269].

Ədəbiyyatlarda göstərilir ki, NaCl 50 mM qatılıqda *Theiungiella halophila* bitkisinə bəzi biometrik, fizioloji-biokimyəvi proseslərə təsir edərək bitkinin yaş və quru çəkisini artırırsa da, 200-400 mM qatılıqda, əksinə, azaltmışdır [195, c.26, s.216].

Ekstremal şəraitdə bitki metabolizmində baş verən modifikasiyalar ilk olaraq bitkilərin morfoloji və biometrik göstəricilərinin dəyişmə dinamikasında nəzərə çarpır. Bu modifikasiyaların müşahidə olunması və analizi bitkilərin stressə qarşı davamlılığının xarakterizə olunmasında mühüm rol oynayır.

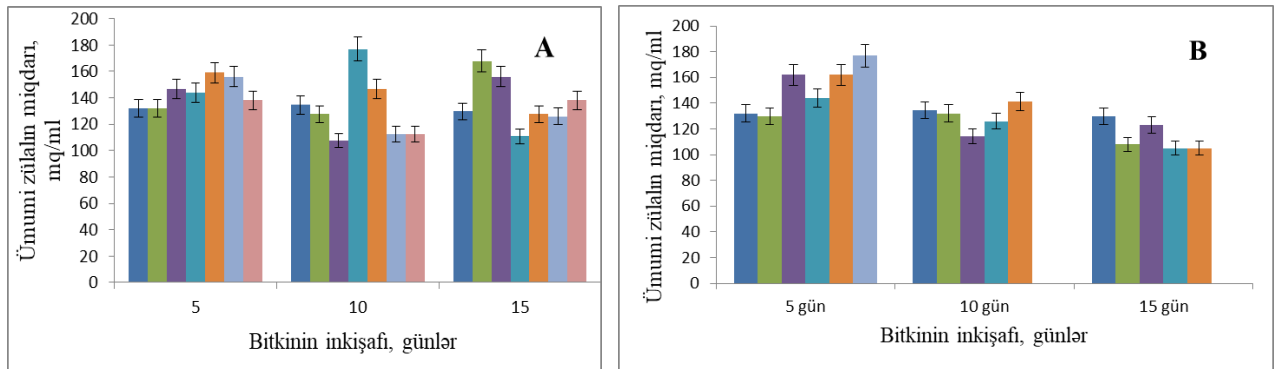
3.2. Lobyə yarpaqlarında bəzi fizioloji proseslərin və aralıq metabolitlərin miqdarının radiasiya və duz stresləri şəraitində tədqiqi

3.2.1. Lobyə yarpaqlarında zülalların miqdarının tədqiqi: Son illərdə müəyyən olunmuşdur ki, mühitin stres amilləri bitkilərdə zülalların biosintezinin təbiətini dəyişdirməklə induktiv zülalların (stres zülallarının) sintezinə səbəb olurlar. Bu proses canlı orqanizmlər üçün universal olub onların təkamülündə mühüm rol oynamışdır [256, s.221].

Lobyə yarpaqlarında zülalların miqdarını radiasiya və duz qatılıqlarından asılı olaraq analiz edərkən aydın olmuşdur ki, bitkinin inkişafının ilk 5 günü ərzində kontrol, 1 və 200 Qr radiasiya dozalarında inkişaf edən bitkilərin yarpaqlarında zülalların ümumi miqdarı bir-birinə nisbi bərabərdir. 5-100 Qr radiasiya dozalarında isə yarpaqlarda ümumi zülalların miqdarı tədricən artmış və 50-100 Qr doza səviyyəsində ən yüksək qiymətə malik olmuşdur. İnkişafın 10-cu günündə mənzərə bir az dəyişmiş, 10 və 50 Qr radiasiya dozasının təsirinə məruz qalmış təcrübə nümunələrinin yarpaqlarında zülalın ümumi miqdarı artaraq ən yüksək həddə çatmışdır. Buna adekvat olaraq 100 və 200 Qr dozalarda da ümumi zülalların artımı istiqamətində tərpəniş müşahidə olunmuş və bunun da nəticəsində 15 günlük

bitkilərdə onun səviyyəsi nəzərə çarpacaq dərəcədə artmışdır. İnkişafın 15-ci günündə zülalın ümumi miqdarı cəhətdən 1 və 5 Qr radiasiya dozaları önə çıxmışdır. Deyilənlərdən belə nəticəyə gəlmək olar ki, bitkinin inkişafının əvvəllərində radiasiyanın müxtəlif dozaları üzrə yarpaqlarda zülalların ümumi miqdarında cüzi fərqlərin olmasına baxmayaraq, inkişafın sonrakı günlərində bu fərqlər daha da dərinləşmiş və zülalların miqdarında artımın olmasına gətirib çıxarmışdır (şək. 3.2.1.1).

3.2.1.1 A və B şəkillərindən görüldüyü kimi radiasiya və duz streslərinin lobyə bitkisinə təsiri zamanı yarpağın toxumalarında formalaşan ümumi zülalların miqdarı arasında fərqlər mövcud olur. Əgər 3.2.1.1 A şəklə diqqət etsək görərik ki, təcrübənin aparıldığı günlərdə kontrolda zülalın ümumi miqdarı nisbi sabit qalmışdır.



Şəkil 3.2.1.1. Radiasiyanın (A) və NaCl-un (B) təsirindən lobyə yarpaqlarında ümumi zülalların miqdarının bitkinin inkişafının ilkin dövrlərində dəyişmə dinamikası

■K, ■1 Qr, ■5 Qr, ■10 Qr, ■50 Qr, ■100 Qr, ■200 Qr (A),
 ■-K, ■1 mM, ■5 mM, ■10 mM, ■50 mM, ■100 mM, ■200 mM (B).

Şəkil 3.2.1.1 B-dən görüldüyü kimi vegetasiyanın 5-ci günündə 1-200 mM NaCl qatılıqlarında duzun qatılığı artdıqca zülalların ümumi miqdarı da artmış və 100 mM NaCl qatılığında ümumi zülalın miqdarı ən yüksək olmuşdur. Vegetasiyanın 10-cu günündən başlayaraq bütün qatılıqlarda zülalların ümumi miqdarında azalma

istiqamətində ciddi fərqlər meydana çıxmış (yalnız 200 mM NaCl qatılığında artım nəzərə çarpır), vegetasiyanın 15-ci günü isə bütün duz qatılıqlarında olan ümumi zülalların miqdarı təqribən bir-birinə bərabərləşmişdir.

Ashraf və Harrisin aldıkları nəticələrdə duz stresinin təsirindən duzadavamlı bitki sortlarında osmotik və turqor təzyiqinin tənzimində iştirak edən kiçik molekululu (25-33 kDa) spesifik zülalların sintezinin daha sürətlə getdiyi göstərilmişdir [97, s.3]

3.2.2. *Lobya yarpaqlarında piqmentlərin miqdarı analizi:* Bildiyimiz kimi bitki metabolizmində enerjियaranma prosesinin əsas yollarından birini təşkil edən fotosintezin həyata keçirilməsində piqment sistemləri mühüm rol oynayırlar. Fotosintez qlobal proses olmaqla piqment sistemləri hesabına bitkilərin yaşıl orqanlarında işıq enerjisini CO₂-nin fiksasiyası və karbohidratların (CH₂O)_n sintezində istifadə olunan kimyəvi enerjiyə və reduksiyaedici ekvivalentlərə (ATF, NADF·H) çevirir [183, s.763].

Stressorların təsirindən bitkinin böyümə və inkişafının zəifləməsi fotosintez məhsullarının müxtəlif orqanlar arasında paylanmasından, fotosintezlə tənəffüs arasındakı tarazlıqdan asılıdır [140, c.127, s.343]. Yarpaqlar qeyri-üzvi karbonun assimilyasiyası əsasında enerjinin yaranmasında və qorunub saxlanmasında mühüm rol oynamaqla öz fəaliyyətlərini xarici mühitin dəyişən şəraitinə uyğunlaşdırırlar. Yarpaqlarda fotosintezin piqmentlərinin enerjinin akkumulyasiya olunmasında rolu böyükdür. Buna görə də stres şəraitinə düşmüş bitkilərin vəziyyətini xarakterizə edərkən piqmentlərin miqdarı analizi qiymətli məlumatlar verə bilər.

Bu nöqtəyi-nəzərdən biz lobya yarpaqlarında radiasiya və duz streslərinin piqmentlərin miqdarının zamandan asılı olaraq dəyişmə dinamikasına təsirini öyrənməyə çalışmış və aldığımız nəticələri 3.2.1.1 və 3.2.1.2-ci cədvəllərdə vermişik.

Cədvəldən göründüyü kimi xl ($a+b$) cəmi kontrol variantlarda inkişaf günlərinə uyğun olaraq 8,0, 15,7 və 11 mM/ml-ə bərabər olmuşdur ki, bu da bitkinin inkişafının 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə 1,96, bitkinin inkişafının 15-ci günü 5-ci günlə müqayisədə 1,37 dəfə artım deməkdir. Alınan bu nəticələr duzun 1-100 mM

qatılıqlarında oxşar baş versə də xl ($a+b$)-nin ən yüksək artımına NaCl-un 50 mM qatılığında müşahidə edilmişdir. Burada xlorofillərin cəmi inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə 2,73 dəfə, 15-ci günü 5-ci günlə müqayisədə isə 2,9 dəfə artmış, 100 mM NaCl qatılığında isə azalmışdır.

Ədəbiyyat məlumatlarında deyilir ki, NaCl-un yüksək qatılığı ali bitkilərdə ion disbalansı və hiperosmotik stres yaradır. Yaranan oksidləşdirici stres nəticəsində hüceyrənin membranının dağılması və xlorofilin parçalanması baş verir [208, c.49, s.69; 244, s.897]. Xlorofil a/b nisbəti kontrol variantlarda 5, 10 və 15-ci günlər, uyğun olaraq, 1,06, 1,77 və 1,65 dəfəyə bərabər olmuşdur. Bu nisbət inkişafın ilk 5 günü ərzində 1-100 mM NaCl qatılıqlarında vahiddən böyük olması lobya yarpaqlarında xl a -nın miqdarca xl b -dən yüksək olduğunu göstərir.

Bitkilərin inkişafının sonrakı 10 günü ərzində, cədvəl 3.2.1.1-dən görüldüyü kimi, xl a/b nisbəti həmişə vahiddən kiçik olmuşdur. Alınan bu nəticələr duzun təsir müddəti artdıqca xl b -nin miqdarının xl a -nın miqdarından yüksək olduğunu göstərir. Bu nisbətin yüksək olması daha çox 10-50 mM NaCl qatılıqlarının təsirinə məruz qalmış bitkinin yarpaqlarında müşahidə olunmuşdur. Bizim təcrübələrimizdə stressorun təsirindən miqdarca xl b -nin xl a -ya nisbətən artmasını xl b -nin toplanması ilə izah etmək və bunu FS II-nin pigment tərkibi ilə əlaqələndirmək olar. Məlumdur ki, xl b udulan işıq enerjisini FS II-nin reaksiya mərkəzinə ötürən II işıq toplayan kompleksin tərkibinə daxildir. Xl b -nin az bir hissəsi isə FS I və FS II-nin reaksiya mərkəzini təşkil edən kompleksə daxildir. Xl b və II işıq toplayan kompleksdən ibarət olan kompleks yalnız FS I və FS II - nin RM-nə daxil olan işıq enerjisi axınının tənzimində yox, həm də fotosintetik aparatın dəyişən xarici şəraitə adaptasiyasında da mühüm rol oynayır [104, c.52, s.1187].

Bizim təcrübələrimizdə xlorofil pigmentindən başqa karotinoidlərin miqdarı da kontrol və NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının təsirinə məruz qalmış lobya bitkisinin yarpaqlarında, bitkinin böyümə və inkişafının ilkin dövrlərində tədqiq olunmuş və alınan nəticələr 3.3-cü cədvəldə əks olunmuşdur. Cədvəldən görüldüyü kimi karotinoidlərin miqdarı bitkinin inkişafının 10-cu günündən başlayaraq kontrol

bitkilərdə azalmağa, təcrübə nümunələrində isə tədricən artmağa başlamışdır. Stresin təsiri dərinləşdikcə duzların qatılığının artması ilə əlaqədar olaraq karotinoidlərin miqdarı da tədricən artmış və ən yüksək artım 10 və 15 günlük bitkilərdə qeydə alınmışdır. 100 mM NaCl olan variantda 10 və 15 günlük bitkilərin yarpaqlarında karotinoidlər miqdarca ən yüksək olmuşlar.

Cədvəl 3.2.1.1

NaCl-un lobya bitkisinin inkişafının ilkin dövrlərində yarpaqlarda MDA-nın və piqmentlərin miqdarının dəyişmə dinamikasına təsiri

NaCl, mM	MDA	xl a	xl (a+b)	xl (a/b)	kar	xl (a+b)/kar
5 günlük cücərtilər						
K	0.362±0.04	4.18±0.37	8.02±1.21	1.06	1.72±0.35	4.7
1	0.173±0.02	5.70±0.76	8.01±0.99	2.35	1.60±0.19	5.0
5	0.163±0.03	5.60±0.61	8.49±0.97	2.07	1.69±0.16	5.1
10	0.179±0.09	6.42±0.58	9.40±1.10	2.12	1.81±0.28	5.2
50	0.144±0.10	3.01±0.31	5.16±0.98	1.44	1.90±0.43	2.7
100	0.091±0.01	2.60±0.30	4.88±0.55	1.14	1.91±0.08	2.5
10 günlük cücərtilər						
K	0.327±0.17	10.6±0.92	15.7±3.18	1.77	1.61±0.22	9.8
1	0.244±0.16	5.19±0.49	12.9±3.01	0.64	1.64±0.17	7.9
5	0.234±0.13	5.18±0.61	9.94±1.58	0.75	1.72±0.15	5.8
10	0.154±0.20	6.30±0.58	14.1±1.93	0.87	1.81±0.46	7.8
50	0.093±0.01	5.30±0.57	14.1±1.88	0.62	1.84±0.44	7.7
100	0.041±0.01	5.81±0.27	13.9±3.45	0.71	1.92±0.39	7.2
15 günlük cücərtilər						
K	0.292±0.09	6.26±0.71	11.0±1.01	1.65	1.07±0.09	9.9
1	0.204±0.32	5.85±0.68	15.3±3.31	0.63	1.72±0.11	8.9
5	0.171±0.41	6.57±0.73	15.5±2.99	0.78	1.75±0.33	8.9
10	0.115±0.39	6.0±0.51	15.0±3.06	0.66	1.76±0.25	8.5
50	0.088±0.44	6.49±0.63	15.0±2.77	0.78	1.83±0.21	8.2
100	0.022±0.39	3.27±0.39	9.83±4.47	0.47	1.88±0.36	5.2

Qeyd: MDA - mM/ml; Piqment-mM/ml; zülal-mq/ml; K - kontrol; Qr-qrey

Bitkilərdə piqmentlərin miqdarı analizi əsasında davamlılığın fizioloji izahında $xl (a+b)/kar$ nisbətini analizinin də böyük əhəmiyyəti vardır. Bu nisbətə surətində yer alan $xl (a+b)$ cəmi də, məxrəcdə yer alan karotinoidlərin miqdarı da stres şəraitində orqanizmlərin məhv olmamasına və öz fizioloji həyatını saxlamasına səbəb olan amillərdir. Müəyyən olunmuşdur ki, bitkilərin yarpaqları ilə birlikdə digər

orqanlarında, toxumalarında karotinoidlərin miqdarı nə qədər çox olarsa bitkilər də bir qədər davamlı olurlar [25, c.54, s.47;70, c.58, s.817].

Cədvəl 3.2.1.1-dən görüldüyü kimi stresin təsir müddəti artdıqca bu nisbət də artır və 100 mM NaCl qatılığı olan variantlarda bitkinin inkişafının 5, 10 və 15-ci günləri bu nisbətin ən yüksək olması onu deməyə əsas verir ki, güclü stresdən qorunmaq üçün bitki orqanizmi karotinoidlərdən də faydalı surətdə istifadə edir.

Bu iki kəmiyyətin nisbətinin artması, uyğun olaraq, fotosintezin sürətinin və bitkilərin stressorun təsirinə qarşı müqavimətinin artmasına səbəb olur. Cədvəldən görüldüyü kimi NaCl daha çox stres yaradan duz olduğuna görə onun yüksək qatılığına qarşı bitkinin reaksiyası da yüksək olur.

Alınan nəticələrə əsasən söyləmək olar ki, kontrol və təcrübə bitkilərinin yarpaqlarında radiasiyanın təsiri ilə xlorofillərin molekul strukturunda baş verən dəyişikliklər, duz stresində isə osmotik şokun təsirindən yarpaqlarda xloroplastların parçalanması fotosintez və tənəffüs proseslərində müəyyən fərqlərin yaranmasına səbəb olur. Bu şəraitdə pigmentlərin miqdarının və xl a/b nisbətinin yüksək olduğu variantlarda fotosintezin sürəti və energetik mübadilənin fermentlərinin aktivliyi də yüksək olur. 100 mM NaCl iştirakında xl (a/b) nisbətinin aşağı olması energetik mübadilə proseslərinin də zəifləməsinə səbəb olmuşdur.

Əbiyyatlarda göstərilir ki, şüalanma dozasının artması qırmızı bibərin şitillərinin inkişafını inhibirləşdirir. Cücərtilərin 50% inkişafı üçün doza həddi ~27 Qr olmalıdır. Bununla yanaşı γ -şüalanma dozasının artması radiohəssaslığın azalması ilə müşayiət olunur. Bitkinin boy artımı 2-8 Qr şüalanma dozasında stimullaşsa da 16 Qr-də heç bir dəyişiklik baş vermir [186, c.47, s.314]. Bu nəticələrdən fərqli olaraq Citrus bitkisiində boyatma 10 Qr-də stimullaşsa da, 10 Qr-dən yuxarı dozalarda boyatma tormozlanır. Görüldüyü kimi hər iki tədqiqatda bitkilərin boy artımında ciddi fərq aşkar olunmamışdır. Bu o deməkdir ki, şüalanma bitkilərin γ -radiasiyaya qarşı radiohəssaslığını artırır.

Cədvəl 3.2.1.1-dən görünür ki, lobya yarpaqlarında kontrol və duz qatılıqlarında karotinoidlərin miqdarı ilə MDA-nın miqdarı arasında əks asılılıq

vardır. Belə ki, uzun qatılığı artdıqca kontrol variantlarda MDA-nın miqdarı zamandan asılı olaraq (5, 10 və 15 gün) tədricən azalır. Göründüyü kimi 100 mM NaCl ekspozisiyasında yarpaqda MDA-nın miqdarı ən aşağı olur. Əvvəllər qeyd etdiyimiz kimi karotinoidlərin miqdarı MDA-dan fərqli olaraq hər 2 variantda zaman keçdikcə artmışdır. 100 mM NaCl yarpaqlarda, zaman keçdikcə, karotinoidlərin daha çox toplanmasına səbəb olur.

Cədvəl 3.2.1.2

Radiasiyanın müxtəlif dozalarının təsiri şəraitində lobya bitkisinin yarpaqlarında MDA-nın və piqmentlərin miqdarının vegetasiyanın ilkin dövrlərində tədqiqi

Radiasiya, Qr	MDA	x1 a	x1 (a+b)	x1 (a b)	kar	X1 (a+b) kar
5 günlük cücartilər						
K	0,362±0.04	3,49±0,51	7,58±1.13	0,85	3,21±0,74	2,36
1	0,115±0.01	4,31±0,26	7,76±1.13	1,25	1,99±0,42	4,02
5	0,108±0.01	5,75±0,32	10,2±1.65	1,29	1,78±0,56	5,74
10	0,125±0.03	4,10±0.41	7,98±1.24	1,03	1,83±0,49	4,36
50	0,179±0.09	4,60±0.45	8,80±1.38	0,97	0,86±0,23	10,23
100	0,140±0.1	4,30±0.38	8,38±1.34	1,05	0,97±0.11	8,63
200	0,169±0.23	2,10±0.19	3,90±0.49	1,11	0,85±0.19	4,59
5 günlük cücartilər						
K	0,327±0.03	6,05±0.71	13,23±1.22	0,84	2,09±0.29	6,33
1	0,152±0.02	6,32±0.68	14,31±1.25	0,79	2,10±0.27	6,81
5	0,169±0.02	5,73±0.59	15,72±1.49	0,72	2,58±0.31	6,09
10	0,540±0,06	5,18±0.47	12,79±1.28	0,73	3,05±0.29	4,03
50	0,790±0.07	5,78±0.61	17,02±1.79	0,51	3,10±0.28	5,49
100	0,190±0.02	6,97±0.55	16,97±1.72	0,69	3,28±0.30	5,17
200	0,269±0.03	7,95±0.69	18,97±1.84	0,72	4,19±0.36	4,53
15 günlük cücartilər						
K	0,292±0.03	3,15±0.33	8,84±0.97	0,55	1,30±0.23	6,80
1	0,436±0.05	4,60±0.29	8,67±0.92	1,13	1,56±0.25	5,56
5	0,696±0.07	3,79±0.4	8,72±0.93	0,77	1,74±0.26	5,01
10	1,406±0.24	4,19±0.39	10,5±1.42	0,66	1,87±0.28	5,61
50	1,146±0.15	4,96±0.42	12,18±0.99	0,69	2,24±0.22	5,44
100	1,180±0.18	4,37±0.41	11,1±0.81	0,65	2,29±0,28	4,85
200	1,033±0.1	3,66±0.37	9,93±0.89	0,58	2,37±0.24	4,19

Qeyd: MDA - mM/ml; Piqment-mM/ml; zülal-mq/ml; K - kontrol; Qr-qrey

Əvvəlki nəticələrimizdən göründüyü kimi, bəzi istisnaları nəzərə almasaq, zülalların miqdarı MDA-nın miqdarına oxşar paralel olaraq azaldığından zülalla

MDA-nın miqdarının dəyişmə spektrində bir oxşarlıq olur. Cədvəl 3.2.1.2-də isə radiasiyanın müxtəlif dozalarının lobya yarpaqlarında piqmentlərin miqdarına təsiri öz əksini tapmışdır [153, c.LXXVI, s.82].

Bəzi müəlliflər göstərir ki, duz stresində xloroplastlarda Na^+ və Cl^- ionlarının toplanması tilakoid membranlarını zədələməklə xlorofilləri parçalayır və miqdarını azaldır. Akram və Aşraf *Heliantus annuus* ilə aparılan təcrübələrdə müəyyən etmişlər ki, duz stressi xloroplastlarda xlorofilin miqdarını onun sələfi olan δ -aminlevulin turşusunun sintezini pozmaq yolu ilə aşağı salır [185, c.161, s.2085].

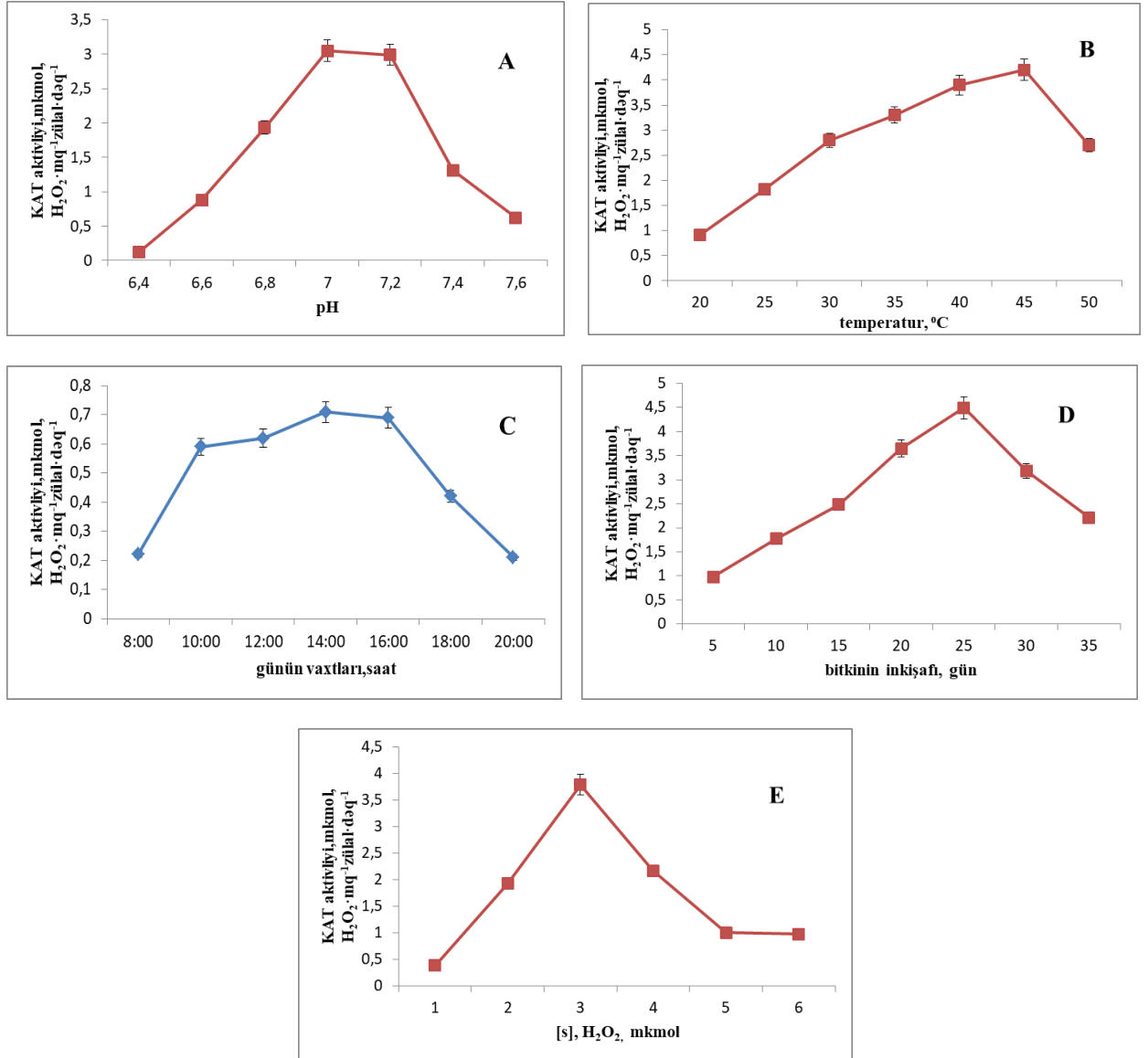
Beləliklə ədəbiyyat məlumatlarının və aldığımız nəticələrin analizi göstərir ki, duzun təsirindən bitkilərdə fotosintezin intensivliyində baş verən kəskin zəifləmə yaşıl piqmentlərin miqdarının azalması, xlorofillazanın hidrolitik aktivliyinin artması və xlorofil-zülal kompleksinin davamlılığının zəifləməsi hesabına ortaya çıxır.

3.3. Lobya yarpaqlarında antioksidant sistemin və metabolik yolların bəzi fermentlərinin tədqiqi üçün optimal şəraitin seçilməsi

Məlumdur ki, canlı orqanizmlərin xarici aləmin ekstremal amillərinin təsirinə qarşı verdikləri biokimyəvi cavab reaksiyaları metabolizmin növündən, tipindən və mexanizmlərindən ciddi asılıdır. Bitki metabolizmində fermentlər "*aktiv iş icraçıları*" olaraq bütün prosesləri idarə edirlər. Bu nöqtəyi-nəzərdən bitkilərdə stresin təsirinə qarşı yaranan biokimyəvi adaptasiya bir başa fermentlərin fəaliyyəti ilə bağlıdır.

Enzimologiyada hər bir fermentin tədqiqi, ilk növbədə, onun aktivliyinin təyini üçün optimal şəraitin seçilməsi ilə başlayır. Bu səbəbdən də götürdüyümüz hər bir fermentin aktivliyinin lobya bitkisinin yaşından, sutkalıq tsikldən, substratın qatılığından, mühitin temperaturundan, reaksiya mühitinin pH-dan asılılığı tədqiq olunmuş və alınan nəticələr 3.3.1-3.3.4-cü şəkillərdə verilmişdir. Götürdüyümüz fermentlərin hər birinin aktivliyinin ən yüksək səviyyəsini şərtləndirən parametrlərin təyini bizə imkan verəcək ki, tədqiqat məqsədi ilə təcrübələrin qoyulduğu günü və şəraiti düzgün qiymətləndirə bilək.

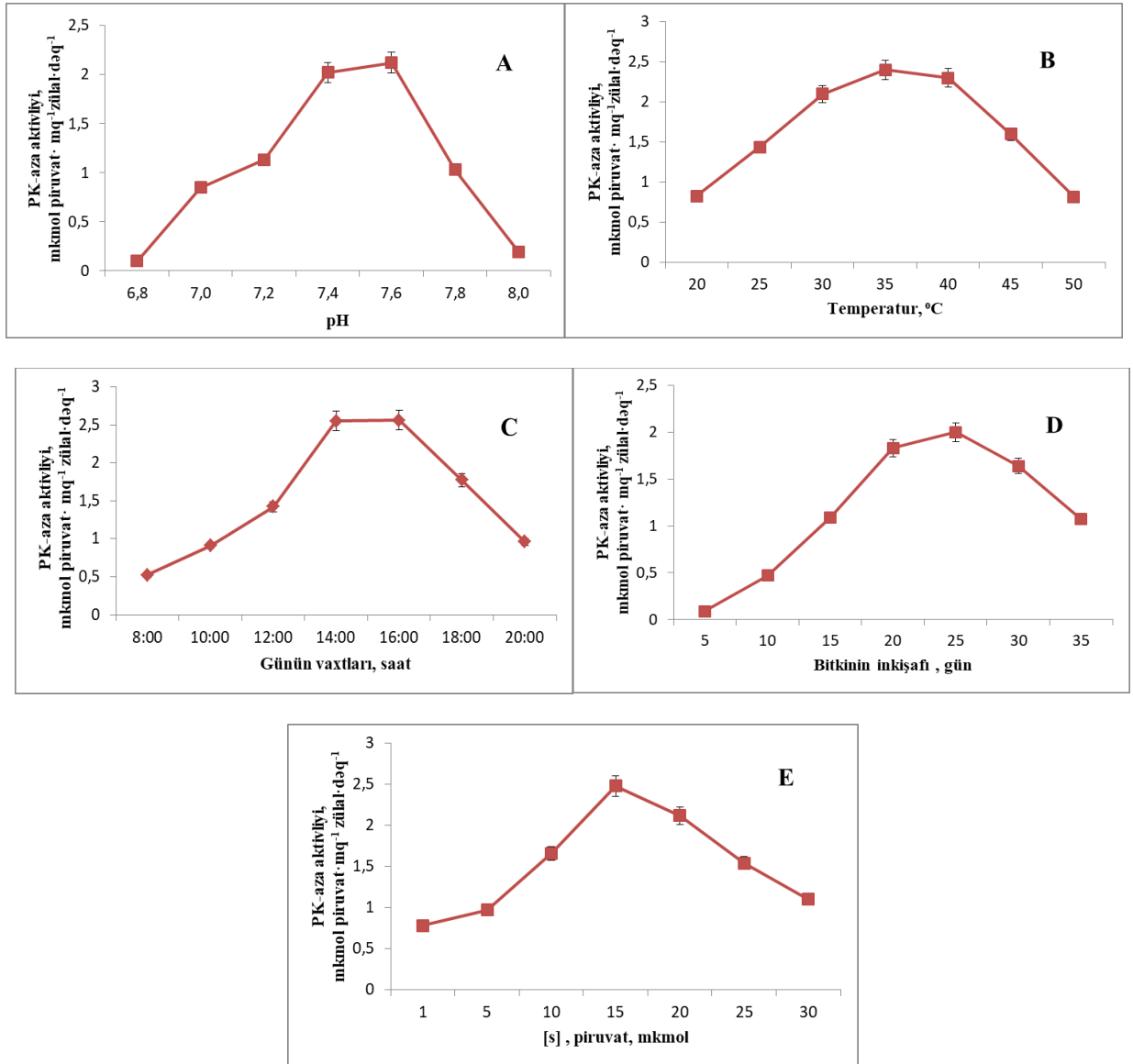
Şəkil 3.3.1-də KAT aktivliyinin yuxarıda qeyd etdiyimiz parametrlərdən asılılığı verilmişdir. Şəkil 3.3.1 A-dan görüldüyü kimi reaksiya mühitinin pH-ı 7-7.2, temperatur 35-45°C (şək. 3.3.1B) olanda, KAT optimal aktiviyə malik olur. Şəkil 3.3.1 C-də KAT aktivliyinin sutkalıq tsikldən az asılı olduğu, şək. 3.3.1 D-də isə



Şəkil 3.3.1. Lobyə yarpaqlarında KAT aktivliyinin homogenizasiya mühitinin pH-ından (A), temperaturundan (B), günün vaxtlarından (C), bitkinin inkişaf fazalarında (D) və substratın qatılığından (E) asılılığı.

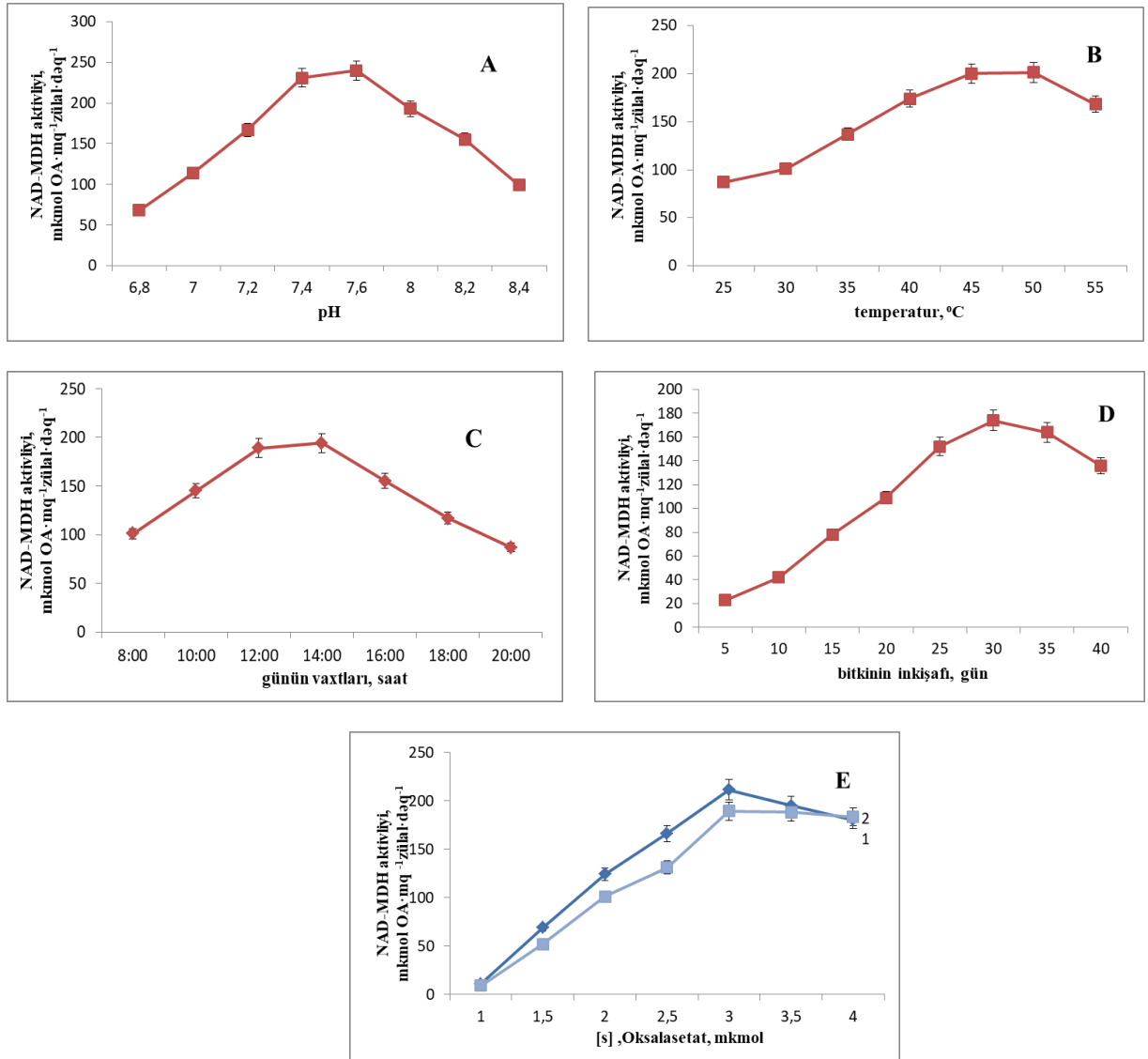
vegetasiyanın çiçəkləməönü fazasında aktivliyin ən yüksək olduğu aşkar olunmuşdur.

PK aktivliyinin qeyd olunan parametrlərdən asılılığı qrafikindən (şək. 3.3.2) görüldüyü kimi PK aktivliyi reaksiya mühitinin pH-ı 7.4-7.6 (şək. 3.3.2 A), temperaturu 30-40°C (şək. 3.3.2 B), günorta saat ~15.00 radələrində (şək. 3.3.2 C) və ontogenezin çiçəkləmə fazasında, ən yüksək olur (şək. 3.3.2 D).



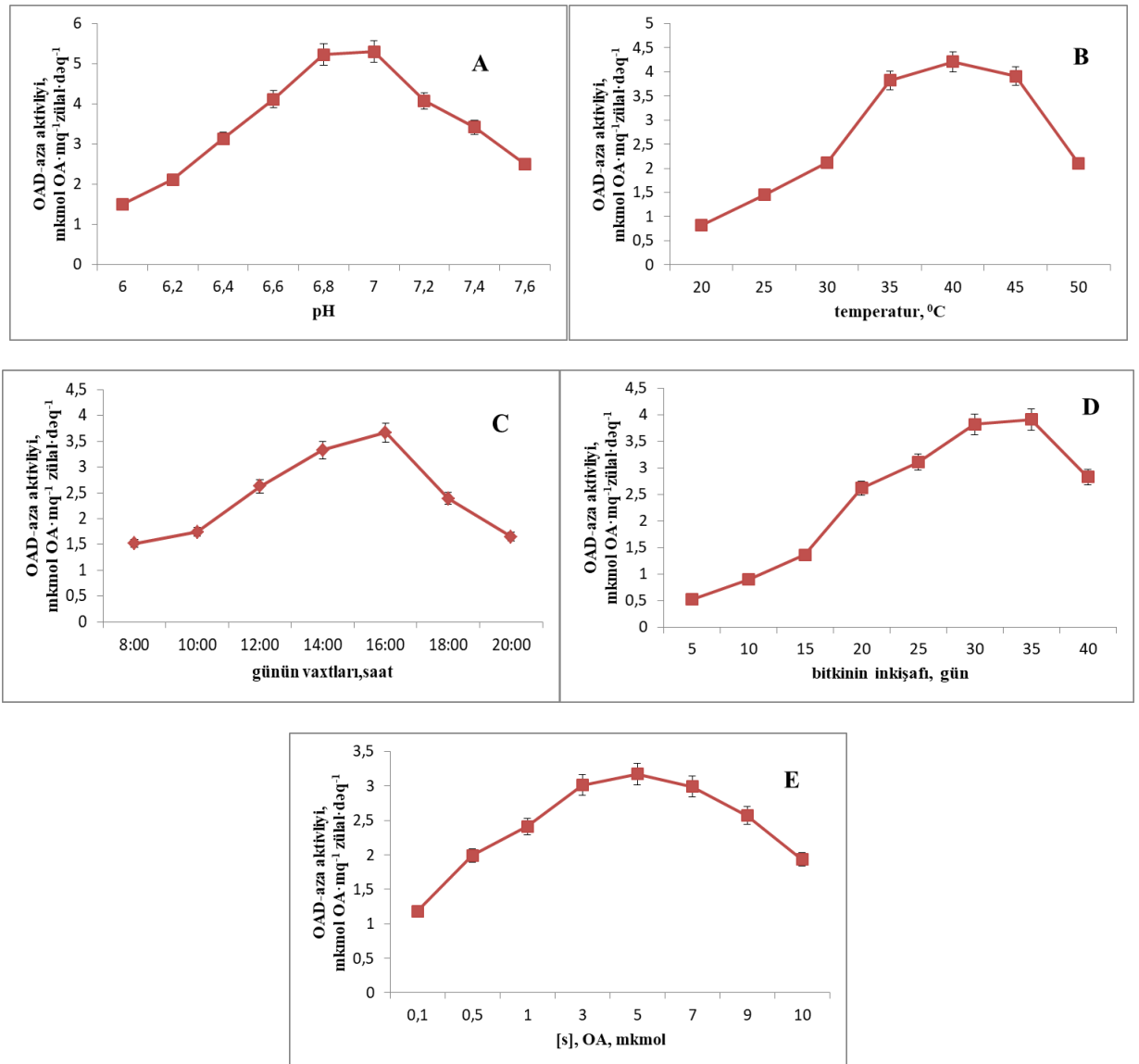
Şəkil 3.3.2. Lobyə yarpaqlarında PK aktivliyinin homogenizasiya mühitinin pH-ından (A), temperaturundan (B), günün vaxtlarından (C), bitkinin inkişaf fazalarından (D) və substratın qatılığından (E) asılılığı

Şəkil 3.3.3-də NAD-MDH fermentinin aktivliyini xarakterizə edərkən müəyyən olunmuşdur ki, fermentin aktivliyi bitkinin inkişafının çiçəkləmə fazasında yarpaqlarda (1) ən yüksək qiymət almış və yarpaqlar köklə birlikdə (2) vegetasiyanın sonunadək bu aktivliyin müəyyən hissəsini qoruyub saxlaya bildiylər (şək. 3.3.3 E). NAD-MDH günorta saat 12.00-14.00 radələrində (şək. 3.3.3 C), mühitin pH-ı 7.5-8.0 (şək. 3.3.3 A), 45-50°C temperaturda (şək. 3.3.3 B) optimal aktivliyə malik olur.



Şəkil 3.3.3. Lobyə yarpaqlarında NAD-MDH aktivliyinin homogenizasiya mühitinin pH-ından (A), temperaturundan (B), günün vaxtlarından (C), bitkinin inkişaf fazalarından (D) və substratın qatılığından (E) asılılığı.

Şəkil 3.3.4-də OAD-aza aktivliyinin göstərilən parametrlərdən asılılığı verilmişdir. Şəkil 3.3.4 A-dan görüldüyü kimi reaksiya mühitinin pH-ı 7.0-7.2, temperaturu 35-45°C (şək. 3.3.4 B) olduqda, günorta saatlarında, saat ~14.00-16.00 radələrində (şək. 3.3.4 C) və bitkinin inkişafının çiçəkləmə fazasında (şək.3.3.4 D) OAD-aza optimal malik olur.



Şəkil 3.3.4. Lobyə yarpaqlarında OAD aktivliyinin homogenizasiya mühitinin pH-ından (A), temperaturundan (B), günün vaxtlarından (C), bitkinin inkişaf fazalarında (D) və substratın qatılığından (E) asılılığı.

Cədvəl 3.3.1-dən göründüyü kimi öyrəndiyimiz fermentlər kataliz proseslərini həyata keçirmək üçün müxtəlif miqdarda substrat (K_m OA) xərcləyirlər. Cədvələ diqqət etsək görürük ki, fermentlər müxtəlif miqdarda substrat-[S] istifadə etmələrinə baxmayaraq PK-aza istisna olmaqla V_{max} -ları təqribən bir-birinə yaxındır. Qeyd etmək olar ki, NAD-MDH-nin aktiv olması OAD-nın yüksək aktivliyə malik olması üçün lazımdır, çünki OAD-aza reaksiyasının substratı NAD-MDH reaksiyasının məhsulu OA-dır. PK reaksiyası isə dolayı yolla bu prosesə qoşulur.

Cədvəl 3.3.1

Lobyə yarpaqlarında KAT, PK, NAD-MDH və OAD fermentlərinin optimal pH, optimal temperatur göstəriciləri və kataliz etdikləri reaksiyaların bəzi kinetik parametrləri

	Optimum pH	Optimum temperatur, °C	Kinetik parametrlər	
Ədəbiyyatda göstərilən ki, bitkilərin yarpaqlarında fermentlərin aktivliyinə inhibirlən			K_m	V_{max}
KAT	7.0-7.2	35-45	7.2	2.5
PK	7.4-7.6	30-40	3.3	0.5
NAD-MDH	7.5-8.0	45-50	22.0	2.0
OAD	7.0-7.2	35-45	4.0	1.9

Qeyd: K_m -Mixelis-Menten əmsalındır-mM, V_{max} -maksimal sürətdir-EU/mq

Hüceyrə strukturlarının membranlarında LPO-nun qarşısını almaq və sulfhidril qruplarını fenol birləşmələrin oksidləşdirməsindən qorumaq üçün ayırma mühitinə reduksiyaedici agentlər - sistein, askarbin turşusu və s. əlavə olunur. Bundan əlavə membranla bağlı olan zülalların membranlardan ayrılması üçün mühitə 0,1-0,5% Triton X-100, ferment molekulundakı SH qruplarının oksidləşməsinin qarşısını almaq üçün mühitə 5 mM DTT, bu birləşmələrin fermentin aktivliyinə inhibirləşdirici təsirini zəiflətmək üçün 0,5-1% PVP əlavə olunmuşdur. Mühitədə olan ağır metal ionları fermentə inaktivləşdirici təsir edir. Onun qarşısını almaq və kənarlaşdırmaq üçün ağır metallarla kompleks əmələ gətirmək xassəsinə malik olan 1 mM qatılıqda EDTA istifadə olunmuşdur. Apardığımız təcrübələrin nəticələri

əsasında KAT, PK, NAD-MDH və OAD fermentlərinin aktivliyinin bitkinin yaşından, günün çağlarından, ayırma mühitinin temperaturundan və pH-dan asılılığını, həmçinin fermentin hər birinin təbii quruluşunun və aktivliyinin saxlanması üçün rol malik olan reagentləri və onların optimal qatılığını nəzərə alaraq optimal tərkibli homogenizasiya məhlulu hazırlamışıq. Bununla əlaqədar olan nəticələr "Tədqiqatın material və metodlar" fəslində verilmişdir.

3.4. Radiasiya və duz streslərinin lobya yarpaqlarında KAT aktivliyinə təsiri

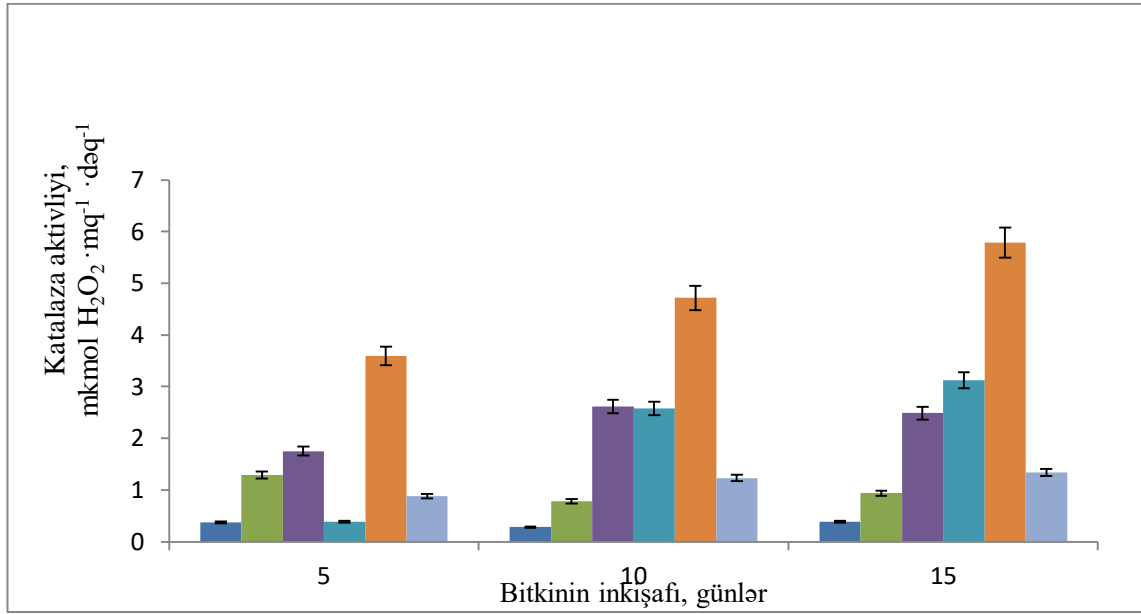
Növbəti mərhələdə işlərimizi daha da şəxələndirərək kontrol, 1, 5, 10, 50, 100, 200 və 300 Qr radiasiya dozalarında şüalandırılmış toxumların ayrılıqda, 1, 5, 10, 50, 100 və 200 mM NaCl qatılığı şəraitində becərilməsindən alınmış təcrübə və kontrol bitkilərinin aktiv inkişafın ilkin dövrlərində yarpaqlarda KAT fermentinin aktivliyi müqayisəli öyrənilmişdir. Alınan nəticələr 3.4.1 və 3.4.2-ci şəkillərdə verilmişdir [174, c.16, s.116].

Müəyyən olunmuşdur ki, zaman keçdikcə kontrol bitkilərin yarpaqlarında MDA-nın miqdarı azalır. Bu azalma, bitkinin inkişafının 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə 10%, 15-ci günü isə 5-ci günlə müqayisədə 20% təşkil edir. Yarpaqlarda zülalların ümumi miqdarında baş verən dəyişmənin spektri isə MDA və prolindən fərqli olmuşdur. Belə ki, yarpaqlarda zülalların miqdarı bitkinin inkişafının 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~2% artsa da, bitkinin inkişafının 15-ci günü 5-ci günlə müqayisədə ~2%, 10-cu günlə müqayisədə isə ~4% azalma qeydə alınmışdır [174, c.16, s.116].

Ədəbiyyat məlumatlarına istinad etsək görərik ki, pomidorda KAT və APO duz, radiasiya və s. kimi streslər zamanı yaranan H_2O_2 -nin neytrallaşdırmaqla eyni funksiya yerinə yetirirlər [219, s.15; 276, c.141, s.384]. Müəyyən olunmuşdur ki, AOR normal və stres bitkilərinin hüceyrələrində həmişə mövcud olur və stres hallarında bitkilərdə AOR artsa da müdafiə sistemi onu öz nəzarətində saxlayır [136, s.13]. Digər alimlər göstərir ki, yüksək duz qatılığının təsiri nəticəsində ali

bitkilərdə oksidativ təsirdən yaranan H_2O_2 -ni zərərsizləşdirmək üçün KAT və BPO aktivliyi yüksəlir [263, s.31].

Ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, MDA-nın miqdarının xeyli artması xlorofilin miqdarının kifayət qədər azalmasına səbəb olur və bu dəyişmə APO və KAT aktivliyinin azalması ilə korrelyasiya təşkil edir [85, c.34, s.1041].



Şəkil 3.4.1. Lobyə bitkisinin ontogenezinin ilkin mərhələlərində NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının təsiri şəraitində KAT fermentinin aktivliyinin dəyişmə dinamikası

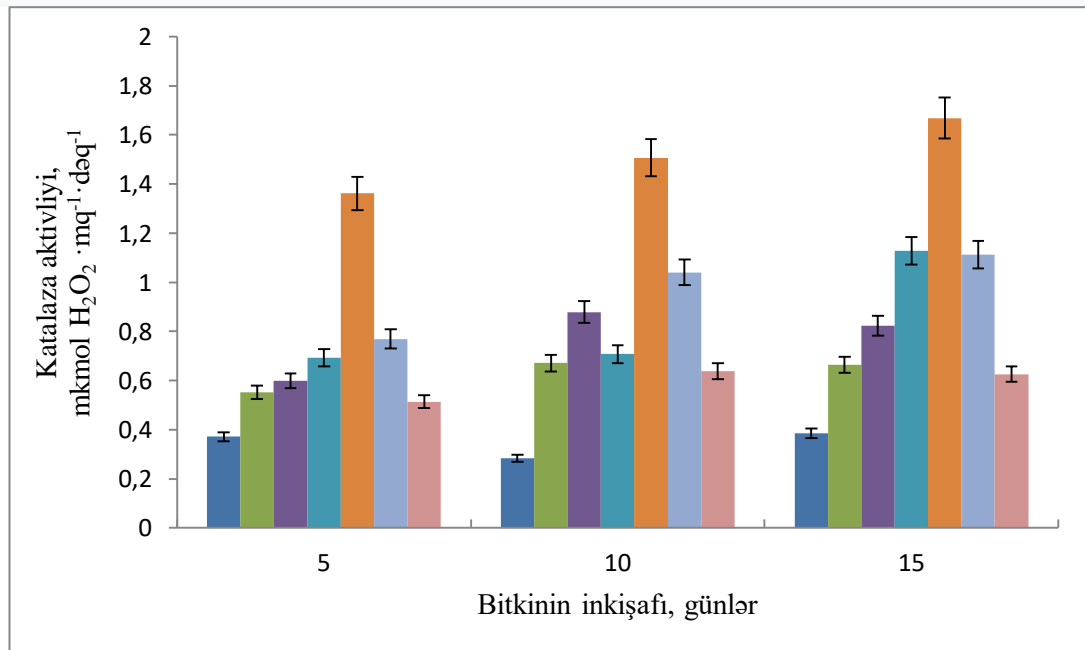
■ -K, ■ -1 mM, ■ -5 mM, ■ -10 mM, ■ -50 mM, ■ -100 mM, ■ -200 mM

Əhali artımı sayəsində strateji əhəmiyyətli qida maddələrinin istehsalına maraq artmaqdadır. Bu tələbatı ödəməyin bir yolu da quraqlığa, duzadavamlı bitki sortlarının seleksiyasından ibarətdir [88, c.6, s.151; 170, c.125].

H_2O_2 , $\cdot O_2^-$, OH kimi AOR normal şəraitdə (işıq, su, temperatur) bitkilərdə əmələ gəlir, lakin bitki antioksidant müdafiə sistemi bu maddələri az miqdarda təsirsiz hala gətirə bilər [293, c.7, s.1]. Stres şəraitində AOR-nın əmələ gəlməsi və neytrallaşdırılması arasındakı nisbət pozulduqda bitki oksidləşdirici stresə məruz

qalır. AsA-GSH dövrünü həm patogenlərin, həm də abiotik streslərin dağıdıcı oksidləşdirici təsirlərinə qarşı müdafiə reaksiyalarının tənzimlənməsində mühüm rol oynayır [137, s.201]. Çoxsaylı xəbərlər oksidləşdirici stresin qarşısının alınmasında askorbat və glütationun vacib rolunu təsdiqləsə də, bu haqqda olan məlumatlar hələ də kifayət deyildir [159, c.8, s.84; 225, c.35, s.454]. Bitkilərdə azalmış glütationun endogen yığılmasının bitkinin quraqlığa dözümlülüyünü artırdığı və AOR-nın zərərli təsirlərini azaltdığı təsbit edilmişdir [158, c.23, s. 249].

H_2O_2 bir çox katalitik reaksiyalarda substrat olduğundan onun miqdarının artımı müvafiq fermentlərin fəaliyyətinin artması ilə nəticələnir. Bununla yanaşı H_2O_2 fotosintezin işıq reaksiyalarında oksigen mənbəyi kimi istifadə olunur və bitkinin böyüməsinə stimullaşdırıcı təsir göstərə bilər [170, c.125, s.1].



Şəkil 3.4.2. Lobyə bitkisinin inkişafının ilk dövrlərində radiasiyanın

KAT aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

■ - K, ■ -1 Qr, ■ -5 Qr, ■ -10 Qr, ■ -50 Qr, ■ -100 Qr, ■ -200 Qr

AOR mitoxondri, xloroplast, mikrosom, qlikosom, peroksisom, apoplast və sitozol kimi hüceyrə kompartmentlərində meydana gəldiyindən SOD adı çəkilən

bütün hüceyrə subvahidlərində lokalizasiya olunmuşdur. Ona görə də AOR olan sahələrdə SOD-un miqdarı yüksək olur [136, s.13]. Bəzi alimlər göstərir ki, SOD-un bəzi molekulyar formaları H_2O_2 ilə inhibirləşir. H_2O_2 -nin miqdarı isə KAT və APO fermentlərinin hesabına utilizasiya olunur. Əldə olunan faktlar göstərir ki, H_2O_2 -nin çox kiçik qatılıqlarında KAT olmadan belə bitki orqanizmi heç bir stressə məruz qalmadan yaşaya bilirlər. Belə bir şəraitdə H_2O_2 spontan olaraq qeyri-fermentativ reaksiya nəticəsində parçalanır. H_2O_2 -nin yüksək qatılıqlarında fermentin iştirakı labüd olur. H_2O_2 -nin miqdarı nisbətən çox olduqda APO, yüksək qatılıqda isə KAT prosesə qoşulur [59].

Cədvəl 3.4.1-dən görünür ki, kontrol variantlarda zülalların miqdarı ilə MDA və H_2O_2 kimi aralıq metabolitlərin miqdarı fərqli dəyişmişdir. Belə ki, zaman keçdikcə kontrol nümunələrinin yarpaqlarında MDA-nın miqdarı tədricən bitkinin inkişafının 10-cu günü 5-ci günə müqayisədə 10, 15-ci günü isə 5-ci günə müqayisədə 20% azalmışdır.

Cədvəl 3.4.1

Loby bitkisinin inkişafının ilkin dövrlərində radiasiya və duz streslərinin təsirindən H_2O_2 -nin miqdarına təsiri

Variantlar	5 gün	10 gün	15 gün
Radiasiya, Qr			
K	109.0	87.5	41.0
1	88.5	75.5	41.0
5	88.5	74.5	53.0
10	72.0	72.7	51.0
50	67.5	66.0	52.5
100	67.5	63.0	53.0
200	65.6	59.0	54.0
Duz, mM			
K	109.0	87.5	41.0
1	83.0	68.5	40.5
5	69.5	59.7	40.5
10	58.5	52.5	51.0
50	51.0	41.3	52.7
100	42.0	40.5	49.6

Qeyd: H_2O_2 -mkm/ml, Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən aşağıdır

Bu zaman bitki metabolizmində aralıq məhsul kimi əmələ gələn H_2O_2 -nin miqdarı isə bitkinin inkişafının 10-cu günü nisbi sabit qalsa da, 15-ci günü 5-ci günlə müqayisədə ~7% artmışdır.

3.5. Radiasiya və duz streslərinin lobya yarpaqlarında metabolik yolların bəzi fermentlərinin aktivliyinə təsiri

Müəyyən olunmuşdur ki, orqanizmin energetik balansının tənzim edilməsində anaerob oksidləşmənin son məhsulu olan piruvat vacib rol oynayır. Buna görə də piruvatın biosintezi və metabolizmində iştirak edən fermentlərin stres şəraitində öyrənilməsi aktualdır. C_3 -bitkilərin toxumalarında piruvatın metabolizmində OAD-aza, PK-aza, NAD-MDH və b. malat metabolizmi fermentləri birbaşa və ya dolayı yolla iştirak edir. Bu fermentlərin funksiyalarının, bir çox hallarda, oxşar olması piruvatın ətrafında ciddi biokimyəvi mühitin olduğunu göstərir.

Piruvatın əsas hissəsi PK-aza fermentinin katalizatorluğu nəticəsində ATF-in sintezi ilə müşayiət olunan fosfoenolpiruvatdan (FEP) sintez edilir. İvanişev pambıq bitkisinde su stresində OAD-aza və NAD-MDH fermentlərinin aktivliyinin artdığını aşkar etmişdir [28, c.44, s.462]. Bu C_4 -dikarbon turşularının metabolizmi və aminturşuların biosintezinin intensivliyi ilə uyğunluq təşkil edir [254, c.28, s.90]. Kamp və b. C_3 -bitkilərin xloroplastlarında piruvatın metabolizmini həyata keçirən piruvatdehidrogenaza kompleksinin olduğunu aşkar etmişlər [116, c.933, s.269].

Təqdim olunan iş lobya bitkisinin yarpaqlarında anaerob və aerob oksidləşmə, glükoneogenez, karbohidratların, lipidlərin və bəzi aminturşuların sintezində mərkəzi substrat rolunu oynayan piruvatın metabolizmində mühüm rola malik olan energetik mübadilənin bəzi fermentlərinin aktivliyi ilə kök hüceyrələrində mineral qidalanmada mühüm rolu olan H^+ -nasoslarının aktivliyinin radiasiya və duz streslərinin təsiri şəraitində müqayisəli öyrənilməsi elmi və praktik əhəmiyyət kəsb edir.

3.5.1. Lobya yarpaqlarında PK fermentinin aktivliyinin tədqiqi. Müxtəlif radiasiya dozalarında (1-200 Qr) və NaCl-un duzunun müxtəlif qatılıqlarında (1-100

mM) lobya yarpaqlarında PK fermentinin aktivliyi ontogenezin əvvəllərində müqayisəli tədqiq olunmuşdur. Müəyyən olunmuşdur ki, PK fermentinin aktivliyi və fotosintezin piqmentlərinin miqdarı ilk və orta stres dövrlərində artsa da sonradan hər 2 variantda kontrollla müqayisədə tədricən azalır [153, c.LXXVI, s.80].

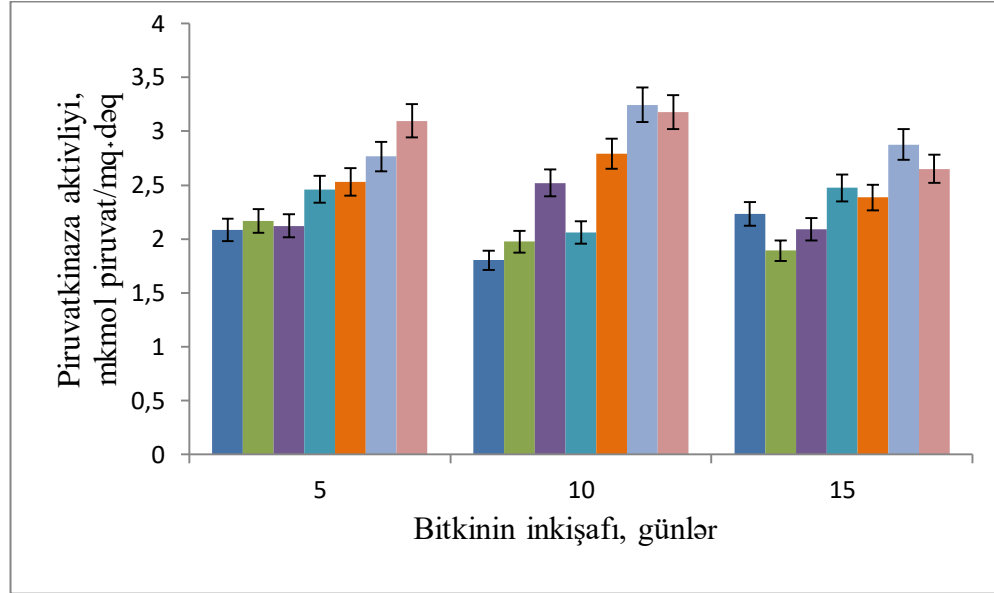
Bəzi tədqiqatçılar göstərir ki, xloroplastlara daşınan OA yalnız malatın reduksiyasına yox, həm də dekarboksilləşərək piruvatın sintezinə sərf olunur [164]. Bu yolla ümumi Pyr-ın az bir hissəsi sintez olunur. Pyr-ın əsas hissəsi PK-nın katalizatorluğu ilə $FEP+ADF \leftrightarrow Piruvat+ATF$ reaksiyası üzrə FEP-dən sintez edilir. Reaksiyanın tarazlığı əsasən sağa yönəlmiş olur. Hatç göstərir ki, hüceyrədə OA-ın qatılığının 50-100 mkM-dək yüksəlməsi orqanoidlərdə piruvatın yüksək qatılıqda olmasının əsas səbəblərindən biridir [161, c.194, s.117].

Şəkil 3.5.1.1-dən göründüyü kimi PK fermentinin aktivliyi 5 günlük bitkilərin yarpaqlarında kontroldan başlayaraq radiasiya fonu yüksəldikcə tədricən yüksəlmişdir. 200 Qr radiasiya dozasında PK aktivliyi kontroldan ~1,6 dəbə yüksək olmuşdur (şək. 3.5.1.1) [153, c.LXXVI, s.82].

Lobyə cücərtilərinin inkişafının 10-cu günü radiasiya dozalarından asılı olaraq PK aktivliyində fərqlər müşahidə olunmağa başlamışdır. Belə ki, həmin diaqramın ikinci hissəsindən göründüyü kimi istənilən radiasiya dozasında fermentin aktivliyi kontroldan yüksək olmuşdur. Bu zaman şüalanma dozasından asılı olaraq PK aktivliyində fərqlər özünü göstərmişdir. Şəkilə diqqət etsək görürük ki, fermentin aktivliyinin şüalanma dozaları üzrə kinetikasi siqmoidal əyri ilə xarakterizə olunur. Yəni 10 günlük bitkinin yarpaqlarında PK aktivliyini nümayiş etdirən spektr iki maksimuma malik piki olan siqmoidal əyrini xatırladır. Bu piklərdən biri PK aktivliyinin 5 Qr şüalanma dozasına, ikinci pik isə 100 Qr şüalanma dozasına müvafiq gəlir (şək. 3.5.1.1) [153, c.LXXVI, s.83].

Bitkinin inkişafının 15-ci günü PK aktivliyinin ümumi spektri 10 günlük cücərtilərin yarpaqlarında olan PK aktivliyinin spektrinə uyğun olmuşdur. Göründüyü kimi 15 günlük bitkinin kontrolu 5 və 10 günlük bitkilərin yarpaqlarında PK fermentinin kontrolundan yüksəkdir. Bundan başqa 15 günlük bitkilərin

yarpaqlarında 100 Qr şüalanma dozasında ferment ən yüksək aktivliyə malik olsa da, ümumi spektri sabit saxlamaqla 10 günlük bitkilərin yarpaqlarında fermentin mövcud olan aktivlik səviyyəsi ilə müqayisədə azalma baş vermişdir (şək. 3.5.1.1).



Şəkil 3.5.1.1. Lobyə bitkisinin inkişafının ilkin dövrlərində radiasiyanın PK aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

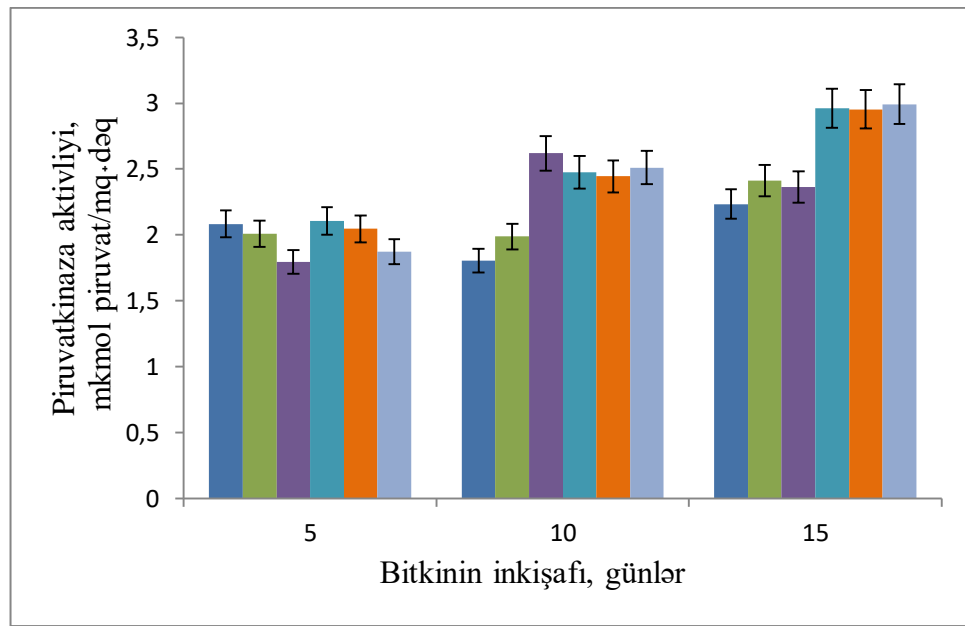
■ - K, ■ -1 Qr, ■ -5 Qr, ■ -10 Qr, ■ -50 Qr, ■ -100 Qr, ■ -200 Qr

Bütün bunlar onu deməyə əsas verir ki, radiasiyanın müxtəlif dozaları ilə şüalandırılmış lobyə toxumlarından alınmış cücərtilərin ontogenezinin başlanğıc dövrlərində PK fermentinin aktivliyinin dəyişməsinin kinetikasi zaman keçdikcə parabolik spektrdən siqmoidal spektrə müvafiq olaraq dəyişir. Bunun mahiyyəti ondan ibarətdir ki, verilən şəraitdə fermentin aktivliyinin dəyişmə spektri 5 günlük bitkilərin yarpaqlarında hiperbola, 10 günlük bitkilərin yarpaq hüceyrələrində 2 piklə xarakterizə olunan siqmoidal əyri ilə, 15 günlük bitkilərin yarpaqlarında isə 1 piklə xarakterizə olunan parabola şəklində olur. Bu proseslərdə PK fermentinin aktivliyi səviyyəsini göstərən pikin amplitudası 10 günlük bitkilərin yarpaq hüceyrələrində ən yüksək qiymətə malik olmuşdur. Göründüyü kimi ilk cücərtilərdə radiasiya bütün şüalanma dozalarında PK fermentinin aktivliyinə stimullaşdırıcı təsir etsə də zaman

keçdikcə radiasiyanın müxtəlif dozalarının təsirindən fərqli nəticələr ortaya çıxır. Belə ki, 10 günlük bitkilərdə 5-10 və 100-200 Qr şüalanma dozasında PK aktivliyi nəzərəcarpacaq dərəcədə yüksək olmuş, inkişafın bundan sonrakı dövrlərində sinxron azalma müşahidə olunmuşdur ki, bütün bunları radiasiyanın təsirindən toxumların rüşeymində baş verən genetik zədələnmələrlə izah oluna bilər [153, c.LXXVI, s.79].

Lui və b. müəyyən etmişlər ki, *Theiungiella halophila* bitkisinin yarpaq və kökündə 200-400 mM NaCl PK və KAT aktivliyi artırır [195, c.26, s.216].

Şəkil 3.5.1.2-də NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının lobya bitkisinin yarpaqlarında PK-aza fermentinin aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri verilmişdir. Qrafikdən görüldüyü kimi təcrübənin ilk günü PK aktivliyi kontrol, 1, 10 və 50 mM duz qatılığı olan nümunələrdə ən yüksək və bir-birinə nisbi bərabər olmuşdur.



Şəkil 3.5.1.2. Lobyə bitkisinin inkişafının ilkin dövrlərində NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının PK aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

■ -K, ■ -1 mM, ■ -5 mM, ■ -10 mM, ■ -50 mM, ■ -100 mM, ■ -200 mM

Qalan qatılıqlarda isə fermentin aktivliyində zəif azalma baş vermişdir. Şəkildən görüldüyü kimi 10 günlük duz ekspozisiyalarında kontroldan başlayaraq PK aktivliyi tədricən artmış, 5 mM duz qatılığında ən yüksək olmuş və duzun

qatılığının bundan sonrakı artımı zamanı fermentin aktivliyi zəif azalmaqla nisbi bərabər qiymət almışdır. Bunlardan fərqli olaraq 15 günlük duz ekspozisiyalarında heç bir istisnadan danışmaq olmaz və duzun qatılığının artmasına adekvat olaraq PK fermentinin aktivliyi də artmışdır (0,6 dəfə). Verilən şəraitdə fermentin aktivliyinin dəyişmə spektri 5 günlük bitkilərin yarpaqlarında siqmoidal əyri ilə, 10 günlük bitkilərin yarpaq hüceyrələrində bir piklə xarakterizə olunan parabola, 15 günlük bitkilərin yarpaqlarında isə hiperbola ilə xarakterizə olunur ki, bu da duzun müxtəlif qatılıqlarının lobya toxumlarının rüşeyminə fərqli təsir etdiyini göstərir.

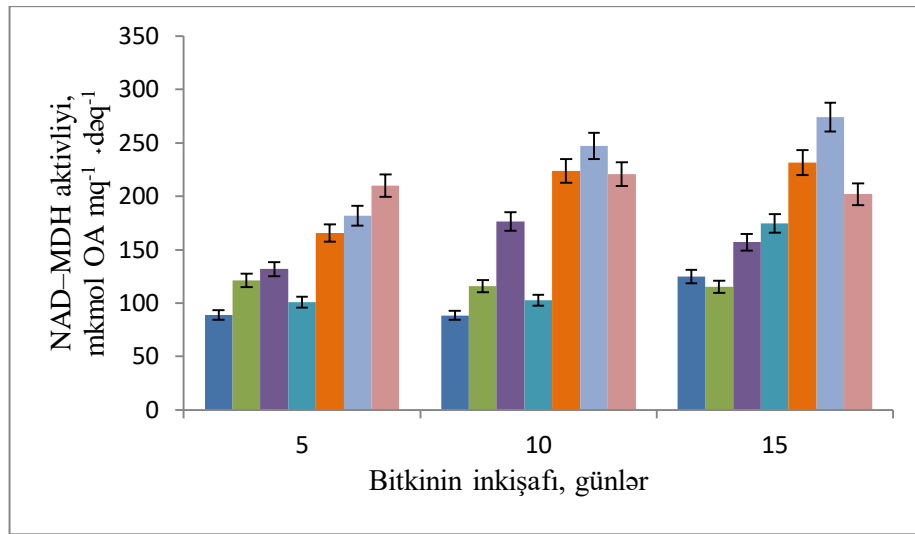
Bitkilərin stressə davamlılığının bir yolu da energetik baxımdan zəngin olan ATF-in sintez olunmasıdır. Bioloji oksidləşmədə mühüm rol oynayan PK-nın aktivləşməsinin də hüceyrə metabolizmi üçün əsas əhəmiyyətlərindən biri də məhz bununla izah olunur.

Sonda aldığımız nəticələr əsasında belə bir fikrə gəlmək olar ki, ali bitkilərdə fotosintez, tənəffüs, qlikoliz, aralıq metabolitlər və s. səviyyələrində baş verən uyğunlaşma dinamizmi onlara ekstremal şəraitdə yaşamaq imkanı verir.

3.5.2. *Lobyə yarpaqlarında NAD-MDH fermentinin aktivliyinin tədqiqi.*

Bitkilərdə katabolizmin II ümumi yolunda NAD-MDH-nın katalizatorluğu ilə malatdan əmələ gələn OA-ın bir hissəsi OAD-aza fermentinin katalizatorluğu ilə piruvata, qalan hissəsi isə asetil-KoA ilə kondensləşmə reaksiyasına daxil olaraq sitratsintaza fermentinin katalizatorluğu ilə limon turşusuna çevrilir. Göründüyü kimi OA-ın əmələ gəlməsi və çevrilməsi bir-birini üzvü şəkildə tamamlayan OAD-aza və NAD-MDH fermentləri ilə kataliz olunur. Abiotik stress amillərinin energetik mübadilədə baş verən biokimyəvi dəyişkənliklərin mahiyyətini araşdırmaq üçün biz OAD-aza fermentinin aktivliyini tədqiq etmiş və alınan nəticələri 3.5.2.1 və 3.5.2.2-ci şəkillərdə vermişik. Şəkilləri müqayisə etsək görərik ki, radiasiya dozalarının və duzun qatılığının dəyişdiyi şəraitdə NAD-MDH fermenti lobya bitkisinin inkişafının ilk 10 günü ərzində artsa da növbəti 5 gün ərzində bəzi nümunələrdə zəifləmə baş vermişdir. Baş verən bu dəyişmə şüalanma dozasından asılı olaraq fərqli olmuşdur.

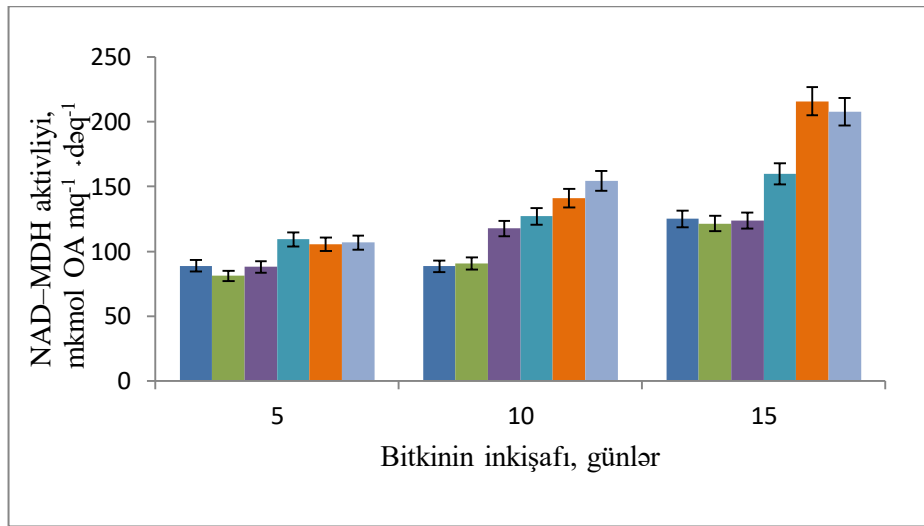
Qeyd etmək istəyirəm ki, NAD-MDH fermentinin aktivliyi bütün şüalanma dozalarında bir-birinə adekvat olaraq artmışdır. Yalnız 200 Qr dozada onun aktivliyi bitkinin inkişafının 15-ci günündə müəyyən qədər azalmışdır. Bu mənzərə duz stresinin təsiri ilə tamamilə oxşar olmuşdur. Cədvəl və şəkildən görüldüyü kimi götürülən təcrübə şəraitində duzların qatılığı artdıqca fermentin aktivliyi də artmışdır. Bu artım bitkinin inkişafının 5, 10 və 15-ci günləri bir-birlərinə adekvat olmuşdur. Əldə olunan nəticələri bu fermentin katalitik funksiyaları ilə əlaqələndirmək olar.



Şəkil 3.5.2.1. Lobyə bitkisinin inkişafının ilkin dövrlərində radiasiyanın NAD-MDH aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

■ - K, ■ -1 Qr, ■ -5 Qr, ■ - 10 Qr, ■ -50 Qr, ■ -100 Qr, ■ -200 Qr

Şəkil 3.5.2.1-dən görüldüyü kimi radiasiyanın müxtəlif dozalarının lobyə cücərtilərini inkişafına təsir müddəti uzandıqca yüksək şüalanma dozalarında NAD-MDH aktivliyi tədricən artaraq ən yüksək həddə çatmışdır. Həmin şəraitdə indiyədək tədqiq etdiyimiz heç bir fermentdə görmədiyimiz mənzərə müşahidə olunmuşdur. Belə ki, bitkinin inkişafının ilk günündən başlayaraq kontroldan tutmuş ən yüksək duz qatılıqlarına qədər bütün variantlarda NAD-MDH aktivliyi artmışdır. Zaman keçdikcə bu tendensiya gözlənilməklə hər bir variantda NAD-MDH aktivliyi 5-ci günə müqayisədə ~50%, 15-ci gün isə 10-cu günə müqayisədə ~50%, 5-ci günə müqayisədə isə 100% artmışdır.



Şəkil 3.5.2.2. Lobyə bitkisinin inkişafının ilkin dövrlərində NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının NAD-MDH aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

■ -K, ■ -1 mM, ■ -5 mM, ■ -10 mM, ■ -50 mM, ■ -100 mM, ■ -200 mM

Yekunda tədqiq olunan fermentlərin aktivliklərinin, zülallarının və metabolitlərin tərkibinin və miqdarının müqayisəli analizinə görə belə bir fikir söyləyə bilərik ki, antioksidant fermentlər, CO₂-nin metabolizmində iştirak edən fermentlər və tənəffüs fermentləri normal təbii şəraitdə və stres amillərinin təsiri şəraitində öz aktivliklərini, izoformalarının sayını və onların hüceyrədaxili lokalizasiyasını şəraitə uyğun dəyişdirməklə açar funksiyasını yerinə yetirirlər. Belə ki, KAT kontrol və aşağı radiasiya dozalarında müəyyən aktivliyə malikdir və stresin təsirindən bu aktivliyin səviyyəsi xeyli yüksəlir. Şüalanma dozası 100 Qr-dək artdıqca fermentin aktivliyi də artır. 100 və 200 Qr şüalanma dozalarında fermentin aktivliyi kəskin olaraq kontroldan da aşağı səviyyəyə düşür.

3.5.3. Lobyə yarpaqlarında OAD fermentinin aktivliyinin tədqiqi. Məlumdur ki, fotosintezin son məhsullarından olan qlükozanın anaerob oksidləşməsi nəticəsində yaranan piruvatın metabolizmi çoxtərəflidir. Belə ki, piruvat canlı orqanizmlərdə karbohidrat, lipid və zülallardan, malat və OA kimi üzvi turşulardan sintez olunduğu kimi, piruvat həm də bir çox biokimyəvi çevrilmələrə - OA, laktat, alanin, asetil-KoA, etil spirti, asetat aldehidi, malat, qlükoza və s. kimi maddələrin sintezinə yol

açmaqla enerjiiaranma prosesində iştirak edir. Piruvat aerob şəraitdə asetil-KoA ilə Krebs dövrəsinə qoşulmaqla öz metabolizmini davam etdirir. O, anaerobik reaksiya nəticəsində Krebs dövrəsinin aralıq metabolitlərindən biri olan OA-a çevrilir ki, alınan OA qlükoneogenez yolu ilə yenidən qlükozanın sintezinə sərf olunur. Beləliklə, müəyyən olunmuşdur ki, piruvatın dekarboksilləşməsi nəticəsində asetil-KoA, karboksilləşməsi nəticəsində OA, transaminləşməsi nəticəsində alanin, reduksiyası nəticəsində isə laktat əmələ gəlir [191, s.528].

Müəyyən olunmuşdur ki, piruvatın metabolizmində OAD, NAD-MDH, NADF-MDH, NADF-ME, KA, FEPK, RBFK və s. fermentlər normal biokimyəvi mühit yaratmaqla orqanizmin nizamlılığını qoruyub saxlayırlar. Krebs dövrəsinin aralıq metabolitlərindən olan malat və OA xloroplastlarda istifadə olunan piruvatın bilavasitə mənbəyi hesab oluna bilər. Buna görə də OA-ın dekarboksilləşməsi nəticəsində ayrılan CO₂-yə RBFK-nın substratı kimi baxmaq olar [30, c.37, s.1065].

Qeyd olunur ki, diffuziya yolu ilə C₃-bitkilərin xloroplastlarına nəql olunan piruvat orada sintez olunan lipidin ümumi miqdarının 4-5%-ə qədərini təmin edir [243]. Lipidlərin biosintezinə sərf olunan piruvatın ~95%-i OAD-nın katalizatorluğu ilə xloroplastlarda OA-dan sintez olunur.

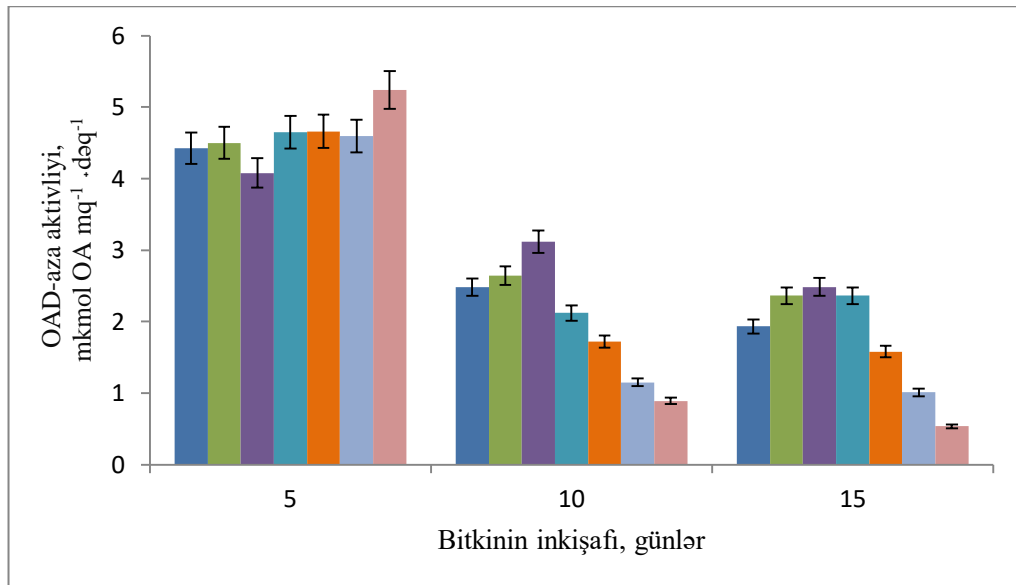
OAD və NADF-ME NADFH çatışmadıqda OA-ı dekarboksilləşdirərək piruvata çevirirlər. Xloroplastlarda NADF-ME ilə OAD-nın birinin aktivliyinin artması digərinin azalması C₃-bitkilərin ontogenezində bir-birini qarşılıqlı tamamlayır. Qeyd etmək olar ki, OAD hesabına xloroplastların stromasında CO₂-nin qatılığının artırılması C₄-bitkilərin təkamülündə əsas rol oynayan amillərdən biri hesab oluna bilər [28, c.44, s.462].

Bitki toxumalarında piruvatın fizioloji-biokimyəvi proseslərdəki çoxtərəfli rolunu nəzərə alaraq onun biosintezində iştirak edən OAD fermentinin aktivliyinin radiasiya və duz stresləri şəraitində tənzim olunmasının müqayisəli öyrənilməsinin böyük elmi və praktik əhəmiyyəti vardır. OAD-nın tədqiqi ilə bağlı nəticələr 3.5.3.1 və 3.5.3.2-ci şəkillərdə əks olunmuşdur. Şəkil 3.5.3.1-dən görüldüyü kimi kontrol variantlarda və radiasiyanın bütün dozalarında bitkinin inkişafının ilk 5 günü ərzində

OAD fermentinin aktivliyi digər günlərlə müqayisədə ən yüksək olur. Sanki lobya bitkisinin 5 günlük cücərtilərində radiasiya OAD fermentinin aktivliyinə təsir etməmiş, ən yüksək aktivlik isə az fərqlə 200 Qr şüalanma dozası olan variantda müşahidə olunmuşdur [152, c.5, s.270]. Bundan sonrakı günlərdə fermentin aktivliyində zamandan və şüalanma dozalarından asılı olaraq kəskin fərqlər meydana çıxmağa başlamışdır. Cədvəldən görüldüyü kimi 10 günlük bitkilərin yarpaqlarında OAD aktivliyi 5 günlük bitkilərlə müqayisədə 80-90%, 15 günlük bitkilərdə isə 10 günlük bitkilərlə müqayisədə bu azalma paralel davam edərək daha da aşağı qiymət alır. 10 Qr şüalanma dozasına qədər fermentin aktivliyi getdikcə artaraq ən yüksək olmuş, sonra isə fermentin aktivliyi getdikcə azalmış və 200 Qr şüalanma variantında ən aşağı aktivlik nəzərə çarpmışdır ki, bu da əvvəlki göstərici ilə müqayisədə təqribən 5 dəfə aşağıdır. Bitkinin inkişafının 15-ci günündə fermentin aktivliyində baş verən azalma bütün variantlarda davam edərək oxşar spektr üzrə baş vermişdir [152, c.5, s.270; 155, c.12, s. 6].

Şəkil 3.5.3.2-də müxtəlif duz ekspozisiyalarında lobya yarpaqlarının xloroplastlarında OAD-nın aktivliyinin dəyişmə dinamikası verilmişdir. Şəkildən görüldüyü kimi OAD aktivliyinin dəyişməsi duzun qatılığından və stresin təsir müddətindən asılı olaraq variantlar arasında oxşar paralel baş vermişdir. Burada, şəkildən də görüldüyü kimi, ən yüksək aktivlik 5, 10 və 50 mM duz qatılıqlarında meydana çıxmışdır. 10 mM NaCl nümunələrinin yarpaqlarında maksimum aktivlik müşahidə olunmuş və bu vəziyyət az dəyişkən olmaqla sonadək dəyişməz qalmışdır.

Alınan nəticələr onu deməyə imkan verir ki, OAD aktivliyi radiasiyanın təsir müddəti artdıqca artır. Hətta şüalanmış toxumlardan əmələ gəlmiş 5 günlük cücərtilərin yarpaqlarında radiasiya OAD aktivliyinə ciddi təsir etmir. NaCl isə OAD aktivliyinə bitkinin inkişafının ilk günlərindən etibarən təsir etməyə başlayır. Radiasiyanın təsirindən fərqli olaraq duz stresi zamanı bütün inkişaf mərhələlərində OAD yüksək aktivliyə malik olur ki, bunu da energetik proseslərdə universal substrat kimi piruvata olan ehtiyacla izah etmək olar [152, c.5, s.269; 155, c.12, s. 4].



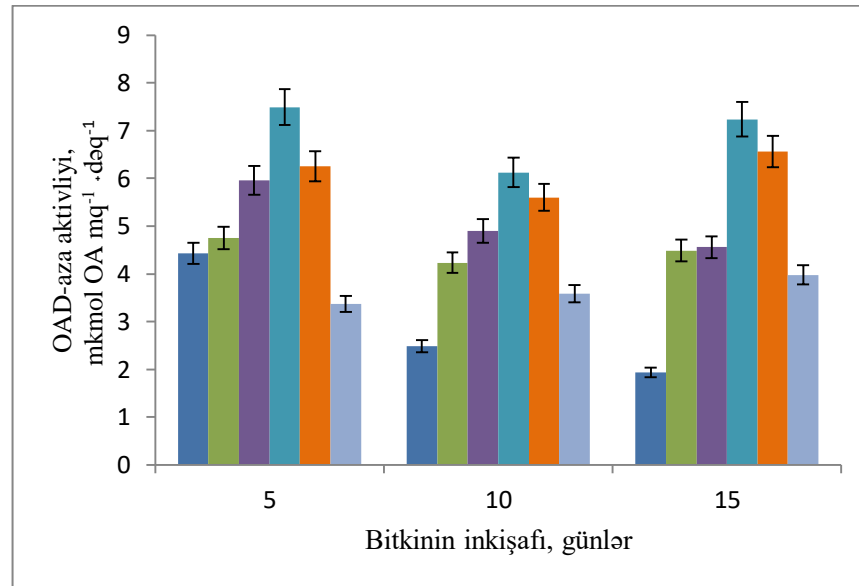
Şəkil 3.5.3.1. Lobyə bitkisinin inkişafının ilkin dövrlərində radiasiyanın OAD aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

■ -K, ■ -1 Qr, ■ -5 Qr ■ -10 Qr, ■ -50 Qr, ■ -100 Qr, ■ -200 Qr

Heber müəyyən etmişdir ki, reduksiyaedici ekvivalentlərin xloroplastlardan sitoplazmaya ötürülməsi triozofosfatlar, həmçinin, malat - OA çəlnok mexanizmi ilə yerinə yetirilir [165, c.25, c.393]. Bundan başqa Hatç 1984-cü ildə öz əməkdaşları ilə birlikdə C_3 -bitkilərdə OA-ın xloroplastlara sərbəst daşınmasını sübut etmişdir [163, 178, s.15]. Ting və Roxa C_3 -bitkilərin yarpaq hüceyrələrinin xloroplastlarında oksidləşdirici NAD-MDH və NADF-MDH fermentlərinin OA-ın malata reduksiyası reaksiyasını kataliz etməklə sitoplazmaya nəqlində rol oynadıqlarını söyləmişlər [173].

Bu günə qədər piruvatın C_3 -bitkilərin xloroplastlarına sərbəst daxil olmasına aid məlumatların olmamasına baxmayaraq belə mülahizə etmək olar ki, OA xloroplastlarda piruvatdehidrogenaza kompleksinin substratı - piruvatın mənbəyi ola bilər. Yəni xloroplastlar tərəfindən udulan OA yalnız malata yox, o həm də dekarboksilləmə yolu ilə piruvata çevrilə bilər. Bu reaksiyadan ayrılan CO_2 isə C_3 -bitkilərdə karbon qatılışdırıcı mexanizm (KQM) yolu ilə RBF-karboksilaza (RBFK)

saytına göndərilməklə ribulozo-1,5-bifosfatın (RBF) triozofosfatlara reduksiyasında iştirak edir [2].



Şəkil 3.5.3.2. Lobyə bitkisinin inkişafının ilkin fazalarında NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının OAD aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

■ -K, ■ -1 mM, ■ -5 mM, ■ -10 mM, ■ -50 mM, ■ -100 mM, ■ 200 mM

İvanışev quraqlıqda pambıq bitkisinde OAD və NAD-MDH-nin aktivliyinin yüksəldiyini aşkar etmişdir ki, [28, c.44, s.462] bu da C₄-dikarbon turşularının metabolizmi və aminturşuların biosintezinin intensivləşməsi ilə uyğunluq təşkil edir [254, c.2, s.78].

Xloroplastlarda təbii nukleotidlərin reduksiya olunmuş və oksidləşmiş formalarının miqdarca nisbətinin aşağı olması xloroplastlar tərəfindən udulan və OA-ın yaranması ilə nəticələnən malatın reduksiyası və OAD vasitəsi ilə OA-ın utilizasiyası reaksiyalarının düzgün getməsi üçün münbit termodinamiki mühit yaradır. Bu zaman ayrılan piruvat C₃-bitkilərin xloroplastlarında fəaliyyət göstərən piruvatdehidrogenaza multiferment kompleksi tərəfindən istifadə oluna bilər [117, c.77, s.571].

Alınan nəticələr əsasında belə bir fikrə gəlmək olar ki, OAD fermenti OA-1 dekarboksilləşdirməklə piruvatın biosintezini həyata keçirməklə piqmentlər, adenin nukleotidləri və nikotin kofermentləri ilə birlikdə radiasiya və duz stresləri şəraitində hüceyrənin energetik mübadiləsinin tənzim olunmasında və adaptivlik əlamətlərinin yaranmasında iştirak edə bilər.

Sonda nəticə olaraq qeyd edə bilərik ki, radiasiyanın müxtəlif dozalarının təsiri şəraitində becərilən bitkilərdə OAD fermenti NaCl-un müxtəlif qatılıqları şəraitində becərilən bitkilərlə müqayisədə stresin təsirinə qarşı daha çox həssasdır. Stresin təsiri ilə mərkəzi substrat olan piruvatın biosintezinin əsas fermenti olan OAD aktivliyinin bitkinin inkişafının ilk günlərində sürətlənməsinə baxmayaraq tez də zəifləyir. Duz stressi şəraitində isə adaptiv proseslər tədricən getdiyindən bitki stres amillərinin təsirinə qarşı daha çox davamlı olur. Hər iki vəziyyətdə OAD energetik məkanda mərkəzi mövqelərdən birini tutmaqla bir-biri ilə bağlı olan metabolik proseslərin qarşılıqlı əlaqəsini və orqanizmin energetik balansının koordinasiya edilməsində əsas rollardan birini oynayır.

3.6. Radiasiya və duz streslərinin lobya yarpaqlarında adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarına təsiri

Qlikoliz və tənəffüs proseslərinin tənzimlənməsinin öyrənilməsində hüceyrədə ATF, ADF nukleotidlərinin miqdarı analizinin böyük əhəmiyyəti vardır. Bu nöqtəyə nəzərdən stresin təsiri şəraitində adi lobya yarpaqlarında adenin nukleotidlərinin (ATF, ADF) və nikotin kofermentlərinin (NAD^+ , NADF) miqdarı analizi aparılmış və alınan nəticələr cədvəldə verilmişdir (cədv. 3.6.1).

Cədvəldən göründüyü kimi kontrol və təcrübə variantlarının bütün ekspozisiyalarında stresin təsirindən ATF-in miqdarı zaman keçdikcə tədricən artmış, radiasiyanın aşağı dozalarında cüzi artmasına baxmayaraq, sonrakı dozalarında azalmışdır. Bu azalma aşağı-1-100 Qr radiasiya dozaları ilə müqayisədə 10-20%-ə bərabər olmuşdur. ATF-dən fərqli olaraq ADF-in miqdarında baş verən dəyişmələr

fərqli getmişdir. Belə ki, kontrol və bütün təcrübə variantlarında ADF-in miqdarı bitkinin aktiv inkişaf fazalarında zaman keçdikcə azalmışdır. Cədvəldən görüldüyü kimi bütün radiasiya dozalarında ADF-in miqdarı azalmış və bu mənzərə ən çox 200 Qr şüalanma dozasında müşahidə olunmuşdur [152, c.5, s.280].

Yuxarıda qeyd olunduğu kimi lobya yarpaqlarında radiasiya stresinin təsirindən ATF-in miqdarı zaman keçdikcə artarkən, nikotin kofermentlərinin miqdarı onun əksinə olaraq azalmışdır. Bununla yanaşı olaraq 5, 10 və 15 günlük bitkilərdə NAD^+ -in miqdarı 1-100 Qr şüalanma dozalarında tədricən artmış, şüalanmanın bundan sonrakı dozalarında isə, cədvəldən də görüldüyü kimi, azalmışdır. Alınan nəticələrə əsasən ADF-in miqdarı ilə NADF^+ -in miqdarı arasında zamandan və radiasiyanın dozalarından asılı olaraq oxşar dəyişkənliklərin olduğu müşahidə olunmuşdur. Alınan nəticələr onunla izah oluna bilər ki, radiasiya və duz streslərində qlikolizin inhibirləşməsi Krebs dövrəsinə ATF-in sintezinin zəifləməsinə səbəb olur ki, bu da toxumaların enerji təminatını aşağı salır. Kun və əməkdaşları göstərir ki, noxudda NaCl-un yüksək qatılıqlarında tənəffüsün ATF-in sintezi ilə əlaqəli olmayan alternativ yolunun fəallaşması baş verir. Bu zaman tənəffüsün sitoxrom yolunun zəifləməsi analogi olaraq ATF-in sintezini də zəiflədir [43, c.48, s.692].

Radiasiyanın təsirindən fərqli olaraq NaCl-un müxtəlif qatılıqlarında ATF və ADF-in miqdarı kontrolla müqayisədə fərqli dəyişmişdir. Cədvəldən görüldüyü kimi 5, 10 və 15 günlük bitkilərin yarpaqlarında kontrol və NaCl qatılıqlarında ATF-in miqdarı zaman keçdikcə tədricən artmışdır. Bununla yanaşı hər bir təcrübə günündə duzun qatılığının artması kontrolla müqayisədə ATF-in miqdarının azalmasına səbəb olmuşdur. Bu zaman ADF-in miqdarı duz stressi şəraitində radiasiyanın təsirindən fərqli olaraq kontrol və bütün duz variantlarında zaman keçdikcə artmışdır. Bu zaman hər bir təcrübənin aparıldığı gün duzun aşağı qatılıqlarında ADF-in miqdarı artsa da sonrakı duz qatılıqlarında azalmışdır [152, c.5, s.269].

Cədvəl 3.6.1-də nikotin kofermentlərinin miqdarı ilə əlaqədar olaraq verilən nəticələrin analizi göstərir ki, radiasiya və duz streslərinin təsiri şəraitində NAD^+ və NADF -in miqdarı bütün variantlarda zaman keçdikcə azalmışdır. Cədvəldən

göründüyü kimi, hər iki stresin təsiri şəraitində kontrol variantlarda NAD^+ və NADP^+ miqdarca bütün variantlardan üstündür. Bitkinin inkişafının 5 və 10-cu günlərində duzun qatılığı 1mM-dan 50 mM-adək artdıqca NAD^+ -in miqdarı artmış, 100 mM qatılıqda isə azalmışdır. 1-50 mM NaCl-un adaptasiya prosesindəki stimullaşdırıcı təsiri zaman keçdikcə zəifləmiş və buna görə də 15 günlük bitkidə NaCl-un qatılığı artması ilə NAD^+ -in miqdarı azalır. NAD^+ -dən fərqli olaraq duzun bütün qatılıqlarında NADPH -in miqdarı zamandan və qatılıqdan asılı olaraq tədricən azalır.

Alınan nəticələr göstərir ki, energetik mübadilənin əsas parametrlərindən ATF, ADF-in miqdarca dəyişməsi ilə NAD^+ , NADP^+ -in miqdarca dəyişməsi sinxron baş verir. NAD^+ -in oksidləşməsi enerjinin ayrılması, reduksiyası isə enerjinin udulması ilə müşayiət olunur. Əmələ gələn NADH -lar sonradan enerjiyə çevrilmə prosesində iştirak edirlər. Stresdə NAD^+ və NADP^+ -in molyar miqdarları xeyli artmışdır ki, bu da onların stresin təsiri şəraitində oksidləşməsinə, NADH və NADPH -in isə reduksiya olunmasına işarə edir ki, bu da adenin fosfatlar və nikotin kofermentlərinin fəaliyyətində qarşılıqlı uzlaşmanın olduğunu göstərir [152, c.5, s.270].

Məlumdur ki, radiasiya və duz stresləri ali bitkilərin energetik mübadilə yollarına ciddi təsir edir. Bu streslər tənəffüsün energetik effektivliyini kəskin azaldır, oksidləşmə ilə fosforlaşma arasındakı əlaqəni pozur. Nəticədə hüceyrədə ATF-in sintezi çətinləşdiyi üçün metabolik reaksiyaların normal gedişi pozulur. Yüksək duz iştirakında Na^+ ionlarının sitozola keçməsi, fotonların udulması və elektron nəqliyyat dövrəsində pozuntu törədir və nəticədə, FS II-də ATF və NADPH -in yaranmasına və Kalvin dövrəni reaksiyalarının sürətinə mənfi təsir göstərir. Bu zaman hüceyrədə ATF-in biosintezinin pozulması ilə əlaqədar olaraq zülalların sintezi tamamilə pozulduğundan mitoxondri daxilində ATF-in miqdarı azalır [34].

Xloroplastlarda təbii nukleotidlərin reduksiya olunmuş və oksidləşmiş formalarının nisbətinin aşağı olması xloroplastlara daşınan və OA-ın yaranması ilə nəticələnən malatın reduksiyası və OAD-aza ilə OA-ın utilizasiyasının düzgün getməsi üçün termodinamiki mühit yaradır. Bu zaman ayrılan piruvat C_3 -bitkilərin

xloroplastlarında fəaliyyət göstərən piruvatdehidrogenaza multiferment kompleksi tərəfindən istifadə oluna bilər [117, c .77, s.571].

Cədvəl 3.6.1

Radiasiya və duz streslərinin lobya yarpaqlarında adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarının dəyişmə dinamikasına təsiri

Variant	Adenine nukleotidinin miqdarı, mkq						Nikotin kofermentlərinin miqdarı, mkq					
	5 gün		10 gün		15 gün		5 gün		10 gün		15 gün	
	ATF	ADF	ATF	ADF	ATF	ADF	NAD ⁺	NADF	NAD ⁺	NADF	NAD ⁺	NADF
	Radiasiya, Qr											
K	58,0	30,0	66,5	19,5	76,0	14,0	181,8	106,1	179,6	103,7	149,1	76,4
1	65,0	29,0	75,0	25,0	83,0	24,0	183,0	102,3	182,3	100,9	151,6	69,3
5	66,0	36,0	67,0	33,0	79,0	26,0	184,7	103,1	181,8	100,0	152,1	66,6
10	64,0	31,0	65,0	30,0	67,0	28,0	185,5	102,0	184,4	98,14	153,7	64,4
50	58,0	17,0	64,0	15,0	71,0	10,0	199,7	100,6	188,5	95,7	155,8	61,6
100	51,0	16,0	57,0	14,0	59,0	13,0	199,9	88,9	188,7	86,2	156,1	59,5
200	40,0	10,0	50,0	8,0	50,0	12,0	176,8	87,7	172,9	84,6	147,3	57,7
	NaCl, mM											
K	43,3	15,0	44,0	16,0	50,0	20,6	154,4	88,3	143,6	83,9	132,6	77,8
1	35,0	12,0	45,0	17,0	51,0	17,0	140,3	85,5	138,9	82,5	130,7	71,5
5	39,0	13,0	40,0	18,0	48,0	14,0	139,8	84,3	136,0	79,7	125,6	68,7
10	35,0	8,0	36,0	17,0	39,0	12,0	144,3	82,2	142,7	78,5	126,4	66,9
50	28,0	3,0	29,0	18,0	38,0	12,0	145,7	81,7	144,0	75,8	125,1	64,7
100	26,0	3,0	28,0	11,0	33,0	10,0	142,7	80,1	141,9	73,9	123,2	61,7

Qeyd: ATF - adenozintrifosfat turşusu; ADF - adenozindifosfat turşusu; NAD- nikotinamid-adenindinukleotid; NADF – nikotinamidadenindinukleotidfosfat. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən aşağıdır.

Alınan nəticələr göstərir ki, ATF, ADF⁺, NAD⁺ və NADF⁺ piqmentlərlə birlikdə radiasiya və duz stresləri şəraitində piruvatın sintezini həyata keçirən OAD aktivliyini yüksək dərəcədə tənzim etməklə hüceyrənin energetik mübadiləsinin tənzim olunmasında və adaptivlik əlamətlərinin yaranmasında iştirak edə bilərlər.

3.7. Duz və radiasiya streslərinin lobya yarpaqlarında KAT, metabolik yolların bəzi fermentlərinin aktivliyinə və kökdə ion mübadiləsinə təsiri

Energetik mübadilə səviyyəsində bitkilərin duz stresinə davamlılığını bitkinin yaşından, növündən, inkişaf mərhələlərindən, stres yaradan faktorların səviyyəsindən

və təsir müddətindən asılı olduğu üçün təcrübələrimizdə standart şərait yaradarkən bunları nəzərə almışıq.

Məlumdur ki, duzun artan qatılığının təsirinə məruz qalan ilk orqan kök, ilk fizioloji proses isə kök hüceyrələrinin membranlarında yerləşən ion nasoslarıdır. Ion nasosları kök hüceyrələri ilə rizosfera arasında fizioloji əlaqə yaradaraq digər orqanlarda həyata keçirilən fizioloji-biokimyəvi və digər proseslərlə ciddi təsiretmə imkanlarına malikdir. Bu məqsədlə, stres şəraitində piruvatın metabolizmində rolunu oynayan fermentlərlə H^+ -nasoslarının əlaqələndirilmiş funksiyalarının öyrənilməsi bitkilərin stressə adaptasiyası mexanizmlərinin öyrənilməsində əhəmiyyətli ola bilər.

Cədvəl 3.7.1-də energetik mübadilənin bəzi fermentlərinin və köklərdə H^+ -nasosun aktivlik göstəricilərinin zamandan və duzun qatılığından asılı olaraq dəyişmə dinamikası verilmişdir. Cədvəldən görüldüyü kimi KAT fermentinin aktivliyi ilə hüceyrədə toplanan və onun substratı olan H_2O_2 -nin miqdarı arasında əks asılılıq vardır. Aşkar olunan bu asılılıq lobya bitkisinin inkişafının 5, 10 və 15-ci günlərində 5, 10 və 50 mM NaCl qatılıqlarında daha aydın nəzərə çarpmış, 100 mM NaCl-un təsirindən KAT aktivliyi duzun digər qatılıqları ilə müqayisədə azaldığından H_2O_2 -nin miqdarı artmışdır [155, c.12, s.5].

Cədvəldən görünür ki, kontrol variantlarda zülalların miqdarı ilə MDA və H_2O_2 kimi aralıq metabolitlərin miqdarı fərqli dəyişmişdir. Belə ki, zaman keçdikcə kontrol nümunələrinin yarpaqlarında MDA-nın miqdarı getdikcə azalmışdır. Bu azalma, birkinin inkişafının 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə 10, 15-ci günü isə 5-ci günlə müqayisədə 20% təşkil etmişdir. Bu zaman bitki metabolizmində aralıq məhsul kimi əmələ gələn H_2O_2 -nin miqdarı bitkinin inkişafının 10-cu günü nisbi sabit qalsa da, bitkinin inkişafının 15-ci günü 5-ci günlə müqayisədə ~7% artmışdır. Yarpaqlarda zülalların ümumi miqdarında baş verən dəyişmənin spektri isə MDA və H_2O_2 -dən fərqli olmuşdur. Əvvəlki təcrübələrimizdə yarpaqlarda zülalların miqdarı bitkinin inkişafının 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə ~2% artsa da, 15-ci günü 5-ci günlə müqayisədə ~2%, 10-cu günlə müqayisədə isə ~4% azalma qeydə alınmışdır [155, c.12, s.6].

NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının lobya bitkisinin yarpaqlarında KAT, NAD-MDH, PK, OAD fermentlərinin və kök hüceyrələrində H^+ -nasosların aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

NaCl, mM	MDA	H ₂ O ₂	KAT	NAD-MDH	PK	OAD	C _H ⁺
5 günlük cücartilər							
K	132.0±14.3	199,0	0.371±0.14	88.81±9.44	2.08±1.20	4.43±0.65	0,14·10 ⁻⁶
1	129.6±12.7	198,0	1.291±0.37	91.14±11.3	2.51±0.89	4.75±0.81	0,4·10 ⁻⁵
5	147.0±20.8	184.5	1.753±0.81	98.14±14.2	2.79±0.78	5.96±1.16	0,71·10 ⁻⁵
10	162.0±16.7	143.5	2.387±0.16	109.2±15.1	2.11±1.22	7.49±3.39	0,76·10 ⁻⁵
50	172.0±19.1	142,0	3.599±1.01	115.4±18.6	2.05±1.11	6.25±2.43	0,86·10 ⁻⁵
100	177.0±17.8	172,0	0.879±0.92	136.8±20.3	1.87±0.65	3.37±1.77	0,43·10 ⁻⁵
10 günlük cücartilər							
K	130.0±10.3	200.0	0.383±0.07	98.63±14.7	1.81±0.99	2.48±0.92	0,12·10 ⁻⁵
1	132.0±9.82	190.0	1.781±0.28	99.63±15.1	1.99±0.87	4.23±1.18	0,23·10 ⁻⁴
5	134.0±8.78	172.8	2.620±1.08	117.6±21.7	2.62±0.11	4.90±1.15	0,55·10 ⁻⁴
10	146.0±8.98	132.5	2.580±0.98	127.1±20.2	2.48±0.39	6.12±1.47	0,66·10 ⁻⁴
50	151.0±9.76	102.3	4.720±1.76	141.0±23.0	2.45±0.76	5.60±2.41	0,56·10 ⁻⁴
100	139.8±12.9	163.5	1.230±0.11	154.5±19.8	2.51±1.31	3.58±1.23	0,46·10 ⁻⁴
15 günlük cücartilər							
K	129.0±12.4	212.0	0.486±0.31	125.0±17.1	2.23±1.00	1.93±0.59	0,24·10 ⁻⁵
1	148.0±9.32	193.5	1.939±0.32	121.5±14.3	2.41±0.34	4.49±2.11	0,62·10 ⁻³
5	123.0±8.73	158.5	2.887±1.22	123.9±12.9	2.36±1.03	4.56±2.34	0,65·10 ⁻³
10	105.0±9.11	161.0	3.123±1.12	159.9±26.5	2.96±1.12	7.23±2.25	0,79·10 ⁻³
50	105.0±9.13	189.6	5.782±2.43	215.8±25.9	2.95±2.11	6.56±2.24	0,89·10 ⁻³
100	98.5±11.92	154.7	1.335±0.86	247.7±22.2	2.99±0.92	3.98±1.45	0,78·10 ⁻³

Qeyd: KAT - mkmol H₂O₂·mq⁻¹zülal·dəq⁻¹; NAD-MDH - mkmol OA·mq⁻¹zülal·dəq⁻¹; PK-aza - mkmol piruvat·mq⁻¹zülal·dəq⁻¹; OAD-aza - mkmol OA mq⁻¹zülal·dəq⁻¹; C_H⁺ - mkekV/saat, MDA - mM/ml; H₂O₂-mkm/ml; K - kontrol

Müəyyən olunmuşdur ki, kontrol variantlarda lobya bitkisinin vegetativ orqanlarının bioloji göstəriciləri ilə onların kök sistemlərində ion mübadiləsi prosesləri arasında müsbət korrelyasiya vardır. Buna baxmayaraq duz stresinin təsiri şəraitində bu korrelyativ uyğunluq duzun qatılığından asılı olaraq fərqli dəyişmiş və sonda tamamilə bir-birinin əksinə olmuşdur (cədv. 3.7.1) [155].

KAT-dan fərqli olaraq NAD-MDH və PK fermentlərinin aktivlikləri cədvəldən görüldüyü kimi kontroldan başlamış və 1-100 mM NaCl qatılıqlarında tədricən artmış və 100 mM NaCl qatılığında ən yüksək qiymətə çatmışdır. NAD-MDH və PK fermentlərindən fərqli olaraq OAD-aza fermentinin aktivliyi 5, 10 və 15 günlük bitkilərin yarpaqlarında kontroldan başlamış 100 mM NaCl qatılığı

istişamətində duzun qatılığı artdıqca tədricən azalmışdır.

Cədvəl 3.7.2-dən görüldüyü kimi radiasiyanın təsirindən MDA-nın miqdarı yüksək radiasiya dozalarında bitkinin inkişaf dövrü uzandıqca artmış, H_2O_2 -nin miqdarı kontrolda və bütün şüalanma dozalarında zaman keçdikcə azalmış, KAT aktivliyi, bəzi istisnaları nəzərə almasaq, artmış, NAD-MDH aktivliyi yüksək radiasiya dozalarında digərləri ilə müqayisədə daha çox artmış, PK aktivliyi bitkinin inkişafının 15-ci günü bütün radiasiya dozalarında 5 və 10-cu günlə müqayisədə yüksəimişdir (cədv. 3.7.2).

Bunlardan fərqli olaraq OAD aktivliyi zaman keçdikcə bütün radiasiya dozalarında 5-ci günlə müqayisədə azalmışdır. Bütün bunların fonunda köklərdə H^+ -nasosların aktivliyinin artması nəticəsində rizosferin turşulaşması yüksəlmişdir. Alınan nəticələr lobya bitkisinde fizioloji proseslərin duz qatılıqları ilə tənzim olunduğunu göstərir. Burada duzun optimum qatılığı kimi 10-50 mM götürülə bilər.

Bütün bunların fonunda lobya bitkisinin kök sistemi hüceyrələrində H^+ -nasoslarının aktivliyi NaCl-un 10-50 mM qatılıqlarında, zaman keçdikcə, digər variantlarla müqayisədə, xeyli artmışdır (cədv. 3.7.1-3.7.3). Alınan nəticələri müqayisə etsək kontrolda bitkinin yarpaqlarında piruvatın mübadiləsi fermentləri ilə vegetativ orqanların bioloji göstəriciləri və köklərdə ATF-ə reaksiyaları nəticəsində baş verən ion mübadiləsi prosesləri arasında müsbət korrelyasiyanın olduğunu görə bilərik. Belə ki, duzun optimal qatılığında bitkinin kök sistemi hüceyrələrində ion mübadiləsi intensivləşir və nəticədə bitkinin mineral qidalanması sürətlənir. Bunun əsasında duran fizioloji-biokimyəvi proseslərdən biri də bu problemlərlə yaxın əlaqədə olan fermentlərin aktivliyinin tənzim olunmasıdır. Bildiyimiz kimi torpaqda duzun miqdarının tədricən artması yarpaqlarda baş verən fizioloji proseslərin tənzimində dəyişkənliklər əmələ gəlir. Duzun aşağı qatılıqlarında fotosintez, tənəffüs, transpirasiya və bəzi fizioloji-biokimyəvi proseslər tədricən intensivləşir. Mitoxondri və sitoplazmatik NAD-MDH fermentinin aktivliyinin artması nəticəsində OA-ın miqdarı artır. OA OAD-nın katalizatorluğu ilə piruvata çevrilir və sərbəst CO_2 əmələ gəlir. Duzun miqdarı torpaqda 100-200 mM-a çatdıqda yarpaqda ağızcıqların

bağlanması nəticəsində udulan CO₂-nin miqdarı aşağı düşür. Kök hüceyrələrində də uzun qatılığı artdıqca NAD-MDH aktivliyi artır. Düzünə reaksiya zamanı ayrılan CO₂ karboanhidraza fermentinin katalizatorluğu ilə bikarbonata (HCO₃⁻) çevrilərək qalxan axınlarla yarpaqlara çatdırılır. Yarpaqlarda karboanhidraza fermentinin təsiri ilə HCO₃⁻ -ün yenidən CO₂-yə çevrilməsi hadisəsi baş verir. Beləliklə, görüldüyü kimi, yüksək duzluluq su stresi yaradır. Ağzıqların bağlı olduğu şəraitdə NAD-MDH, OAD və s. reaksiyaları nəticəsində əmələ gələn CO₂ fotosintez saytlarına göndərilməklə, hətta ağzıqların bağlı olduğu şəraitdə, onun intensivliyinin artırılmasına səbəb olduğundan bitki müəyyən müddət yaşamaq imkanları qazanır.

Cədvəl 3.7.2

Radiasiya dozalarının lobya yarpaqlarında KAT, NAD-MDH, PK, OAD və kök hüceyrələrində H⁺-nasosların aktivliyinin dəyişmə dinamikasına təsiri

Radiasiya, Qr	MDA	H ₂ O ₂	KAT	NAD-MDH	PK	OAD	C _H ⁺
5 günlük cücartilər							
K	0.362	109.0	0.371	88.81	2.084	4.43	0,14·10 ⁻⁶
1	0.115	88.5	0.551	121.33	2.169	4.50	0,20·10 ⁻⁵
5	0.108	88.5	0.598	131.92	2.122	4.08	0,32·10 ⁻⁵
10	0.125	72.0	0.692	101.17	2.462	4.65	0,65·10 ⁻⁵
50	0.179	67.5	1.361	165.65	2.530	4.66	0,98·10 ⁻⁵
100	0.140	67.5	0.769	181.83	2.765	4.60	0,44·10 ⁻⁵
200	0.169	65.6	0.514	209.74	3.095	5.24	0,35·10 ⁻⁵
10 günlük cücartilər							
K	0.327	87.5	0.283	88.63	1.804	2.48	0,12·10 ⁻⁵
1	0.152	75.5	0.671	116.03	1.975	2.64	0,19·10 ⁻⁴
5	0.169	74.5	0.878	176.51	2.521	3.12	0,38·10 ⁻⁴
10	0.540	72.7	0.707	102.48	2.063	2.12	0,48·10 ⁻⁴
50	0.790	66.0	1.506	223.81	2.790	1.72	0,60·10 ⁻⁴
100	0.269	63.0	1.04	247.27	3.245	1.15	0,18·10 ⁻⁴
200	0.190	59.0	0.638	220.83	3.177	0.89	0,12·10 ⁻⁴
15 günlük cücartilər							
K	0,292	41.0	0.386	124.99	2.234	1.93	0,24·10 ⁻⁵
1	0,436	41.0	0.664	115.43	2.194	2.36	0,30·10 ⁻³
5	0,696	53.0	0.823	157.09	2.090	2.49	0,35·10 ⁻³
10	1,406	51.0	1.127	174.71	2.475	2.36	0,39·10 ⁻³
50	1,146	52.5	1.668	231.43	3.386	1.58	0,43·10 ⁻³
100	1,18	53.0	1.113	274.13	3.877	1.01	0,20·10 ⁻³
200	1.033	54.0	0.625	202.05	2.652	0.54	0,17·10 ⁻³

Qeyd: İxtisarlar cədv. 3.7.1-də olduğu kimidir. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır.

Buna oxşar nəticələrin radiasiyanın müxtəlif dozalarında şüalanmış toxumların əkinindən əmələ gəlmiş cücərtilərin inkişafının ilk dövrlərində də alınmışdır. Yəni radiasiyanın aşağı dozalarında öyrəndiyimiz bütün biokimyəvi proseslər intensivləşsə də yuxarı dozalarda mühüm fizioloji-biokimyəvi proseslərin intensivliyi aşağı düşmüşdür. Alınan nəticələr onu deməyə imkan verir ki, radiasiyanın təsirindən, çox güman ki, genotip səviyyəsində baş verən stimullaşdırıcı proseslər duz stresi ilə birlikdə adaptiv reaksiyaların yaranmasına səbəb olur. Yəni orqanizm çətin vəziyyətə düşdükdə özünün həyatını qoruyub saxlamaq üçün bütün səviyyələrdə stresin təsirinə qarşı müqavimət göstərmək mexanizmləri əldə edir.

Ədəbiyyat məlumatlarında göstərilir ki, MDA-nın miqdarının xeyli artması xlorofilin miqdarının kifayət qədər azalmasına səbəb olur və bu dəyişmə APO və KAT aktivliyinin azalması ilə korrelyasiya təşkil edir [58, c.53, s.207; 85, c.34, s.1041].

Cədvəl 3.7.3

Lobyə bitkisinin köklərində radiasiya və duz streslərinin mühitin turşuluq dərəcəsinə təsirinin dəyişmə dinamikası

5 gün		10 gün		15 gün	
pH	C _{H+}	pH	C _{H+}	pH	C _{H+}
Radiasiya, 100 Qr					
6,86	0,14·10 ⁻⁶	5,92	0,12·10 ⁻⁵	5,61	0,24·10 ⁻⁵
5,69	0,20·10 ⁻⁵	4,72	0,19·10 ⁻⁴	3,52	0,30·10 ⁻³
5,49	0,32·10 ⁻⁵	4,42	0,38·10 ⁻⁴	3,45	0,35·10 ⁻³
5,19	0,65·10 ⁻⁵	4,32	0,48·10 ⁻⁴	3,41	0,39·10 ⁻³
5,01	0,98·10 ⁻⁵	4,22	0,60·10 ⁻⁴	3,37	0,43·10 ⁻³
5,36	0,44·10 ⁻⁵	4,74	0,18·10 ⁻⁴	3,69	0,20·10 ⁻³
5,46	0,35·10 ⁻⁵	4,91	0,12·10 ⁻⁴	3,76	0,17·10 ⁻³
Duz, 100 mM					
6,86	0,14·10 ⁻⁶	5,92	0,12·10 ⁻⁵	5,61	0,24·10 ⁻⁵
5,40	0,4·10 ⁻⁵	4,63	0,23·10 ⁻⁴	3,27	0,62·10 ⁻³
5,15	0,71·10 ⁻⁵	4,26	0,55·10 ⁻⁴	3,19	0,65·10 ⁻³
5,14	0,76·10 ⁻⁵	4,18	0,66·10 ⁻⁴	3,10	0,79·10 ⁻³
5,05	0,86·10 ⁻⁵	4,25	0,56·10 ⁻⁴	3,05	0,89·10 ⁻³
5,53	0,43·10 ⁻⁵	4,34	0,46·10 ⁻⁴	3,11	0,78·10 ⁻³

Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır

Tester və Davenport göstərir ki, köklərdə antioksidant sistemin yarpaqlara nisbətən daha effektiv fəaliyyəti duz stresində köklərdə MDA-nın toplanmasına səbəb olur və AOR-nın yüksək generasiyasına gətirib çıxarmır. Köklərdə natriumu daha cəld neytrallaşdıran sistem Na^+ ionlarını ya vakuola yönəldir, yaxud da hüceyrədən ətraf mühitə eksportunu həyata keçirir [272, c.91, s.503].

Məlumdur ki, mineral qidalanma ilə bitkilərin məhsuldarlığı arasında müsbət korrelyasiyanın olmasına baxmayaraq duzlu torpaqlarda ion mübadiləsi yolu ilə onların məhsuldarlığının artırılmasına aid çox az tədqiqat işləri aparılmışdır.

Aldığımız nəticələrə və nəzəri biliklərimizə əsaslanaraq belə bir fikrə gəlmək olar ki, C_3 -fotosintez mexanizminə malik olan lobya bitkisinde NaCl -un artan qatılıqlarına qarşı geniş spektrdə yaranan uyğunlaşma əlamətləri müxtəlif səviyyələrdə, o cümlədən, birtkinin vegetativ orqanlarının inkişafı, energetik mübadilənin əsasında duran fotosintez, tənəffüs və qlikolizin, antioksidant müdafiə sisteminin bəzi fermentləri, aralıq metabolitlər, zülallar, fotosintezin piqmentləri və mineral qidalanma səviyyələrində bir-biri ilə "uzlaşdırılmış" fəaliyyət göstərməklə stressə qarşı davamlılığın yaranmasına səbəb olurlar.

3.8. Radiasiya və duz (NaCl) streslərinin kombinativ təsirindən lobya yarpaqlarında bir sıra fizioloji-biokimyəvi proseslərin müqayisəli tədqiqi

Bu paragrafda müxtəlif radiasiya dozaları ilə şüalandırılmış toxumların müxtəlif duz qatılıqlarında cücərdilməsi və alınan bitkilərin orqanlarında piqmentlərin, ümumi zülalların, aralıq metabolitlərin, adenin nukleotidlərindən ATF, ADF^+ , nikotin kofermentlərindən NAD^+ , NADFH -in miqdarının, yarpaqlarda mübadilə yolları fermentlərinin, köklərdə isə H^+ -nasoslarının aktivliyi ilə bağlı alınan nəticələr müqayisəli analiz olunmuşdur. İkili stresin kombinativ təsiri şəraitində aldığımız nəticələr 3.8.1-3.8.4-cü cədvəllərdə verilmişdir [15, c.6, s.487].

Cədvəl 3.8.1-dən göründüyü kimi 3 optimal şüalanma dozası (5, 10, 50 Qr) seçilmiş və hər bir doza ilə şüalandırılmış toxumlar ayrı-ayrılıqda 1, 5, 10 və 50 mM

NaCl qatılıqlarında əkilmiş və əmələ gələn cücərtildə vegetasiyanın ilkin dövrlərində yuxarıda qeyd etdiyimiz fizioloji-biokimyəvi parametrlər tədqiq olunmuşdur. Müəyyən olunmuşdur ki, kontrol nümunələrində zülalların ümumi miqdarı zaman keçdikcə artır. Bu artım 50 Qr + bütün duz kombinasiyalarında ən yüksək olmuş və zaman keçdikcə tədricən azalmışdır [154, c.6, s.486].

Cədvəldən görüldüyü kimi γ -şüalanmanın 50 Qr dozası NaCl duzunun qatılıqlarından asılı olmayaraq ümumi zülalların miqdarının artmasına səbəb olur. Görünür bu doza həddi zülalların (əsasən stres zülallarının) biosintezinə cavabdeh olan genlərin fəaliyyətini stimullaşdırdığından zülalların ümumi miqdarı artır. Həmin şəraitdə LPO-nun məhsulu olan MDA-nın miqdarı daha çox duzun qatılığından asılı olur. Belə ki, lobya bitkisinin inkişafının 15-ci günü MDA-nın miqdarı γ -şüalanmanın aşağı dozalarında yüksək NaCl (50 mM) qatılığında, γ -şüalanmanın yüksək dozalarında (50 Qr) isə aşağı NaCl (1 mM) qatılığında da daha yüksək qiymətə malik olur. Buradaca qeyd edə bilərik ki, baxmayaraq ki, bitki ikili stresin təsiri altındadır, özünü müəyyən mənada, birli stresə yaxın xarakterdə aparır. Yəni γ -şüalanma dozası aşağı olanda bitki özünü duz stressi şəraitində olduğu kimi aparır. Duzun qatılığının aşağı dozalarında isə bitki bəzi fizioloji-biokimyəvi prosesləri yüksək γ -şüalanma dozalarının təsirinə uyğunlaşdırmaqla özünü radiasiya stresinin təsirinə məruz qalmış orqanizm kimi aparır.

Həmin cədvəldən görüldüyü kimi LPO-nun məhsulu olan MDA-nın miqdarı zaman keçdikcə əvvəlcə zəif artsa sonra azalır, prolinin miqdarı isə əvvəlcə azalsa da stresin təsir müddəti artdıqca artır. MDA inkişafın 5-ci günü ikili stres zamanı hər bir radiasiya dozasında NaCl-un qatılığı artdıqca tədricən artmış, 10 və 15-ci günlər 5 Qr + 5 mM NaCl variantında onun qatılığı ən yüksək olmuşdur. MDA-nın miqdarı 10 Qr γ -radiasiya dozasında vegetasiyanın ilk 5 günü ərzində duzun qatılığı artdıqca artmış, 10 günlükdə 10 Qr + 10 mM NaCl, 15 günlükcə isə 10 Qr + 50 mM NaCl kombinasiyalarında isə MDA ən yüksək qiymətə malik olmuşdur. Görüldüyü kimi MDA-nın miqdarı 5-ci günü 5, 10, 50 Qr dozalarda duzun qatılığı artdıqca artır, inkişafın 10, 15-ci günlərində 5 Qr + 5 mM qatılıqda MDA-nın miqdarı ən yüksək

olmuşdur. 50 Qr dozada isə 10, 15-ci günlər 1 mM NaCl iştirakında MDA miqdarca maksimum qiymət almışdır. Zülalların və prolinin miqdarı analizi zamanı da oxşar tendensiya müşahidə olunmuşdur. Prolinin miqdarının radiasiya dozasından və zamandan asılı olaraq artması ikili stresin lobya yarpaqlarında bəzi fizioloji-biokimyəvi proseslərə təsirinin daha tez baş verdiyini göstərir.

Cədvəl 1-dən (əlavə) görüldüyü kimi radiasiya və duz streslərinin ayrı-ayrılıqda lobya bitkisinde tədqiq olunan fizioloji-biokimyəvi parametrlərə təsirini öyrənərkən müəyyən olunmuşdur ki, MDA-nın miqdarı kontrol bitkilərinin yarpaqlarında zaman keçdikcə bir-birinə oxşar olaraq azalır. Bununla eyni vaxtda γ -radiasiyanın müxtəlif dozalarının və NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının təsirindən MDA-nın miqdarı təcrübə bitkilərinin yarpaqlarında zaman keçdikcə bir-birinə oxşar olaraq aşağı doza və qatılıqlarda artır, yüksək doza və qatılıqlarda isə azalır. Cədvəldən görüldüyü kimi radiasiyanın 1-50 Qr dozalarında MDA-nın miqdarı artır. 1-5 Qr şüalanma dozalarında bu artım 3 dəfəyə bərabər olsa da, 100-200 Qr şüalanma dozalarında azalmışdır. Duz qatılıqlarının təsirindən də MDA-nın miqdarı 1-5 mM NaCl qatılığında artsa da 10-100 mM qatılıqlarda azalır. MDA-nın miqdarı radiasiyanın təsiri şəraitində zaman keçdikcə 10-100 Qr şüalanma dozalarında azalması 15-ci gün 5-ci günə müqayisədə ~8-9 dəfəyə bərabərdir. Bütün variantlarda H_2O_2 -nin miqdarı MDA-nın miqdarına uyğun olaraq dəyişmişdir. Stresin təsir dərəcəsindən və zamandan asılı olaraq prolinin miqdarı da artmışdır (cədv. 1 əlavələr).

Həmin cədvəldən görüldüyü kimi 50 Qr + 50 mM NaCl kombinasiyasında, H^+ -nasos zaman keçdikcə daha çox aktivləşmiş, MDA daha çox azalmış və sintez olunan zülalın və prolinin ümumi miqdarı artmışdır. Bu əlamətlər onu deməyə əsas verir ki, nasosun aktivləşməsi köklərdə ion mübadiləsini sürətləndirir vəsonda qoruyucu zülalların miqdarı artır. MDA-nın miqdarca azalması, prolinin miqdarca artması bu şəraitdə digər metabolik reaksiyaları optimallaşdırır. Bu metabolik reaksiyaların nədən ibarət olmasını növbəti 3.8.2-3.8.4-cü cədvəllərdə görəcəyik.

Cədvəl 3.8.1-dən görüldüyü kimi bitkinin kök sistemi hüceyrələrinin membranlarında lokalizasiya olunan və mineral duzların mübadiləsində fəal rolu olan

H⁺-ATF-azanın aktivliyinin tədqiqi aparılmış və müəyyən olunmuşdur ki, H⁺-nasoslarının aktivliyi inkişafın 10-cu günü 5-ci günlə müqayisədə təqribən 17 dəfə artmış və sonrakı günlərdə nisbi dəyişməz qalmışdır. Kontrol variantlarda H⁺-nasosların aktivliyi götürülən bütün variantlarda bitkinin inkişafının 15-ci günü 5-ci günlə müqayisədə 16 dəfəyədək artmışdır. Təcrübə variantlarında H⁺-ATF-azanın ən yüksək aktivliyi 5, 10 Qr + bütün duz kombinasiyalarında nəzərə çarpmış, 50 Qr + bütün duz kombinasiyalarında isə 5, 10 Qr + bütün duz kombinasiyaları ilə müqayisədə H⁺-nasosunun aktivliyi ~ 10 dəfə azalmışdır [154, c.6, s.488].

H⁺-nasosun aktivliyi hər 2 stredə kontrolda artır. Belə ki, nasosun aktivliyi 1-50 Qr radiasiya dozasında, 1-50 mM NaCl qatılığında artır, 100-200 Qr və 100 mM qatılıqda azalır. Ümumiyyətlə, H⁺-nasosun aktivliyi zaman keçdikcə tədricən artır.

Cədvəldən göründüyü kimi H⁺-nasosun aktivliyi 5 günlük bitkilərdə 5 Qr + (1-50 mM NaCl) kombinasiyasında artır. Ən yüksək artım 5 Qr + 50 mM NaCl, 10 Qr + 10 mM NaCl və 50 Qr + 1 mM NaCl kombinasiyalarında baş verir. 10 günlük bitkilərdə ən yüksək artım 50 Qr + 10 mM NaCl, 10 Qr + 10 mM NaCl və 50 Qr + 10 mM NaCl kombinasiyalarında baş verir. 15 günlük bitkilərdə isə ən yüksək artım 5 Qr + 5 mM NaCl, 10 Qr + 1 mM NaCl və 50 Qr + 50 mM NaCl qatılıqlarında baş verir. Buradan belə nəticə çıxarmaq olar ki, daha qısa zamanda (5-ci gün) radiasiya dozasının artması ilə (5, 10, 50 Qr) NaCl qatılıqlarının azalmasından əmələ gələn kombinasiyalarda H⁺-nasos ən yüksək aktivlik göstərir. Görünür ikili stresin təsirini azaltmaq və neytrallaşdırmaq məqsədi ilə yüksək dozada, ən aşağı duz qatılığının kombinasiyaları şəraitində H⁺-nasos daha intensiv fəaliyyət göstərir. 10 günlük bitkilərdə götürülən hər 3 dozada duzun qatılığı 10 mM olanda H⁺-nasos ən yüksək aktivliyə, 15-ci gün isə hər bir doza özünə bərabər qatılıqda NaCl-un iştirakında ən yüksək aktivliyə malik olur.

Beləliklə alınan nəticələr göstərir ki, lobya bitkisinin kök sistemi hüceyrələrində ikili stres şəraitində H⁺-nasosun aktivliyinin zaman keçdikcə artması köklərdə ion mübadiləsini sürətləndirir və bunun da nəticəsində qoruyucu zülalların miqdarı artır. Prolin amin turşusunun miqdarının zaman keçdikcə γ -radiasiyanın

dozalarından və NaCl duzunun qatılığından asılı olaraq artması, MDA və H₂O₂-nin miqdarının azalması, H⁺-nasosun aktivliyinin artması stres şəraitində digər metabolik yolları optimallaşdırmaqla təsir göstərir.

3.8.2-ci cədvəldə radiasiya və duz streslərinin kombinativ təsiri şəraitində fotosintezin piqmentlərinin miqdarının zamandan asılı olaraq dəyişməsi verilmişdir. Cədvəldən görüldüyü kimi stresin təsirinə məruz qalmış bitkilərin inkişafının 5-ci günü xlorofillərin miqdarı γ -şüalanma dozası artdıqca daha çox artır. Sonrakı 5 gün ərzində bütün variantlarda azalma baş verir və inkişafın 15-ci günü bu azalma daha da artır. Xlorofil (a+b)/K nisbəti bitkilərin inkişafının ilk 5 günü ən yüksək (4,12), 15-ci günü isə ən aşağı (0.2) qiymət almışdır. Cədvəldən görüldüyü kimi lobya bitkisi 50 Qr + bütün duz kombinasiyalarında karotinoid və antosianların miqdarı zaman keçdikcə digər variantlarla müqayisədə daha çox artır. Bu vəziyyət xl (a+b)-nin getdikcə azalması, karotinoidlərin miqdarının isə artması nəticəsində yarana bilər. Burada 50 Qr radiasiya dozası və 5-50 mM NaCl duzunun qatılığı optimallaşdırıcı rol oynamışdır. Xl (a+b) inkişafın 5-ci günü 5 Qr + 10 mM NaCl, 10 Qr + 1,5,10 mM NaCl, 50 Qr + 5 mM NaCl duzunun kombinasiyalarında ən çox, inkişafın 10-cu günü isə 5-10 Qr + 1 mM NaCl, 50 Qr + 5 mM NaCl, 15-ci günü isə 5-10-50 Qr + 1mM NaCl kombinasiyalarında miqdarca artır [154, c.6, s.486].

Bununla yanaşı karotinoidlərin miqdarı 5-ci gün 5 Qr + 5 mM NaCl, 10 Qr + 1, 5 mM NaCl, 50 Qr + 10 mM NaCl, 10-cu gün 5 Qr + 5 mM NaCl, 10 Qr + 1 mM NaCl, 50 Qr + 10 mM NaCl, 15-ci günü isə 5-10-50 Qr + 5 mM NaCl ikili kombinasiyalarında ən yüksək miqdara malik olur [Guliyeva et al., 2021].

Xl (a+b)/K nisbəti isə 5-ci günü 5-10 Qr + 5 mM NaCl, 50 Qr + 50 mM NaCl, 10 günlük bitkilərdə 5 Qr + 5 mM NaCl, 10 Qr + 1 mM NaCl, 50 Qr + 1 mM NaCl qatılığında və 15 günlük bitkilərdə isə 5-10-50 Qr + 5 mM NaCl qatılıqda aşağı qiymət almışdır [154, c.6, s.488].

Yekun olaraq qeyd edə bilərik ki, xl (a+b), karotinoid, xl (a+b)/K nisbəti γ -radiasiya dozasının və NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının birgə təsirindən zamandan asılı olaraq dəyişir. Xl (a+b) və karotinoidlərin miqdarında ən çox stabilləşmiş artım

bitkilərin inkişafının 15-ci günü 5-10-50 Qr dozalardan hər birində 1, 5 mM NaCl iştirakında ən yüksək olur. Alınan nəticələrin müqayisəsi göstərir ki, xl (a+b)/K nisbətinin ən aşağı qiymətə malik olduğu kombinativ variantların bitkiləri ikili stresin təsirinə qarşı daha çox davamlı ola bilərlər.

Xl (a+b)-nin miqdarı 50 Qr dozada ən yüksək olsa da, zaman keçdikcə artır azalır. Karotinoidlərin miqdarı da 1-100 Qr şüalanma dozasında əvvəlcə artır, zaman keçdikcə azalır. Xl (a+b)/K nisbəti isə 1-50 Qr şüalanma dozasında artır, 100-200 Qr-də azalır. Xl (a+b) NaCl duzunun təsiri şəraitində 1-50 mM qatılıqlarda zamandan asılı olaraq artır. Karotinoidlərin miqdarı 1-100 mM NaCl qatılıqlarında artır. Aşağı, 1-5 mM NaCl qatılıqlarında karotinoidlərin miqdarında olan artım zamandan asılı olaraq davam edir. 10-100 mM NaCl qatılıqlarında isə azalır. Xl (a+b)/K nisbəti isə 1-10 mM qatılıqlarda artsa da 50-100 mM qatılıqlarda azalır (cə.d. 1 əlavələr).

Adenin nukleotidləri və nikotin kof fermentlərinin miqdarına radiasiya və duz streslərinin birgə təsirini öyrənərkən müəyyən olunmuşdur ki, ATF və ADF⁺-in miqdarı 10 Qr + NaCl duzunun bütün kombinasiyalarında zaman keçdikcə artır. Bu göstərici 5, 10 Qr + NaCl duzunun kombinasiyalarında yüksək olsa da, 50 Qr + 1 mM NaCl variantı ilə müqayisədə aşağıdır. Bu mənzərə 15 günlük bitkilərdə daha aydın nəzərə çarpır (cə.d. 3.8.3) [154, c.6, s.486].

Hər iki stressdə lobya yarpaqlarında ATF-in miqdarı kontrolda tədricən artır, ADF⁺-in miqdarı isə, bunun əksinə olaraq, azalır. Cədvəldən görüldüyü kimi ATF-in miqdarı 1-200 Qr dozalarda zaman keçdikcə artır, ADF⁺-in miqdarı isə azalır. ATF-in miqdarı NaCl duzunun bütün qatılıqlarında zaman keçdikcə artır. ADF⁺-in miqdarı isə 1-5 mM NaCl qatılıqlarında artır, sonrakı qatılıqlarda isə azalır (cə.d. 2 əlavə).

Beləliklə 3.8.3-cü cədvəldən görüldüyü kimi ATF-in miqdarı 5-10-15 günlük bitkilərdə 5-10-50 Qr + 50 mM NaCl, ADF⁺-in miqdarı 5-10-15 günlük bitkilərdə 5-10-50 Qr + 10 mM NaCl, NAD⁺-5 günlük bitkilərdə 5-10-50 Qr + 50 mM NaCl, 10 günlük bitkilərdə 5 Qr + 50 mM, 10-50 Qr + 1 mM NaCl, 15 günlük bitkilərdə isə 5-10-50 Qr + 1 mM NaCl qatılıqlarında ən yüksək olmuşdur. NADFH-ın miqdarı 5-10-15-ci günlər 5-10-50 Qr + 1 mM NaCl qatılığında ən yüksək qiymət alır.

Nikotin kofermentlərindən iki ən vacibi olan oksidləşmiş NAD^+ və reduksiya olunmuş NADFH-ların miqdarının bütün kombinasiyalarda zaman keçdikcə azalması onu göstərir ki, bitki orqanizmi energetik mübadilə səviyyəsində yaşamaq uğrunda mübarizə apararkən enerji mübadilə fermentlərinin kofaktoru olan NAD^+ və NADFH-in da miqdarını optimal saxlamağa çalışır [154, c.6, s.485].

Cədvəl 2 əlavələrdən görüldüyü kimi kontrol bitkilərinin yarpaqlarında NAD^+ -in miqdarı azalır. Təcrübə variantlarının 1-100 Qr radiasiya dozalarında NAD^+ -in miqdarı artır, bütün şüalanma dozalarında, zaman keçdikcə, azalır. Duz stresində də oxşar nəticələr alınmışdır. Bu stres amilinin təsirindən də lobya yarpaqlarında 1-50 mM qatılıqda NAD^+ -in miqdarı artır, sonrakı qatılıqlarda isə zaman keçdikcə azalır. Hər 2 stressdə kontrolda NADFH-in miqdarı azalır. Yenə də hər 2 stresin təsirindən NADFH-in miqdarı aşağı və yuxarı dozalarda zamandan asılı olaraq azalır.

Beləliklə gördük ki, ölçülən parametrlərdə, kontrol variantlarla təcrübə variantları arasında fərqlər vardır. Bu fərqlər bəzi hallarda radiasiya və duz streslərinin təsiri şəraitində alınan nəticələrdə də özünü büruzə verir. Bunları ümumiləşdirsək görərik ki, 1). Aşağı dozalarda, əsasən, 1-10, 1-50 Qr (1-50 mM NaCl) MDA-nın, H_2O_2 -nin, prolinin, xl (a+b)-nin, karotinoidlərin, ATF-in (1-5 Qr, 1-5 mM), NAD^+ -in (1-100 Qr) miqdarı, xl (a+b)/kar nisbəti (1-10 mM NaCl), H^+ -nasosun aktivliyi (1-5 Qr, 1-5 mM NaCl) artır. MDA-nın miqdarı radiasiyanın təsirindən zaman keçdikcə artır, duzun təsirindən artır və azalır, xl (a+b)-nin, kar (1-5 mM), xl (a+b)/K (50-100 mM NaCl) nisbəti, ADF⁺-in miqdarı (1-200 Qr), NAD^+ -in və NADFH-in miqdarı zaman keçdikcə azalır, 100-200 Qr (100 mM NaCl) azalır [154, c.6, s.488].

Cədvəldən görüldüyü kimi ATF, ADF⁺, NAD^+ və NADFH-in miqdarı vegetasiyanın ən aktiv dövrlərində parabolayabənzər spektr üzrə dəyişir. Beləki inkişafın 5-ci günündən başlayaraq kontrol və təcrübə variantlarında onların miqdarı 10 gün ərzində artmış, 15-ci gün isə 10-cu günə müqayisədə azalmışdır. ATF bitkinin inkişafının 10-cu günü 5-ci günə müqayisədə doza və qatılıqlardan asılı olaraq bütün variantlarda 10-15% artmış, 15-ci gün 10-cu günə müqayisədə 4-15% azalmışdır. ATF yalnız 50 Qr γ -şüalanma dozasında 5-50 mM NaCl qatılıqlarında

gün keçdikcə artır. ATF-in miqdarında belə bir artım γ -şüalanma dozasının artması şəraitində də baş verir [154, c.6, s.486].

5, 10 Qr dozalarda bütün duz qatılıqlarında ADF^+ , NAD^+ və $NADFH$ -in miqdarının zamandan asılılığı oxşar dəyişmişdir. 50 Qr+bütün duz qatılıqlarında isə ATF və ADF^+ -in miqdarı həm zamandan və həm də duz qatılığından asılı olaraq azalmışdır. Bu şəraitdə NAD^+ və $NADFH$ -in miqdarı əvvəllər qeyd etdiyimiz kimi parabolik əyri formasında artıb azalmışdır. Bütün bunları müəyyənləşdirdikdən sonra antioksidant fermentlərdən KAT, energetik mübadilə fermentlərindən PK, NAD -MDH və OAD aktivliyinin zamandan asılı olaraq dəyişməsinə baxılmış və alınan nəticələr 3.8.4-cü cədvəldə təsbit olunmuşdur. Radiasiyanın dəyişməz dozalarında (5, 10, 50 Qr) hər biri ilə kombinativ əlaqədə olan 1, 5, 10 və 50 mM NaCl [(5 Qr) +1 mM, +5 mM, +10 mM, +50 mM NaCl]; [(10 Qr) +1 mM, +5 mM, +10 mM, +50 mM NaCl]; [(50 Qr) +1 mM, +5 mM, +10 mM, +50 mM NaCl] olan variantlarda fermentlərin aktivliyi tədqiq olunmuşdur [154, c.6, s.487].

Cədvəl 3.8.1-3.8.4 ilə əlavə-1, 2 və 3-cü cədvəlləri bir-birləri ilə müqayisə etsək radiasiya və duzun ayrılıqda və kombinativ təsir zamanı lobya bitkisinde fizioloji-biokimyəvi uyğunlaşma əlamətlərini daha aydın təsəvvür etmək olar.

3.8.4-cü cədvəldən göründüyü kimi 5, 10 və 15 günlük bitkilərdə KAT aktivliyi kontrol variantlarda təcrübə variantlarından həmişə aşağı olmuş və zaman keçdikcə nisbi dəyişməz qalmışdır. KAT aktivliyi 50 Qr + 50 mM NaCl duzu kombinasiyaları kimi ikili stres şəraitində ən optimal olmuşdur (cədv. 3.8.4).

Əgər cədvəli variantlar üzrə analiz etsək görürük ki, vegetasiyanın 5, 10 və 15-ci günlərində radiasiya dozasının və duzun qatılığının artması zamanı KAT aktivliyinin artması təqribən oxşar tendensiya ilə getsə də inkişafın 15-ci günü bütün şüalanma dozaları + bütün duz qatılıqları kombinasiyalarında KAT aktivliyi 5 və 10-cu günlərlə müqayisədə daha üstün olmuşdur [154, c.6, s.486].

Həmin şəraitdə və kombinativ variantlarda PK aktivliyi NaCl-un qatılığı artdıqca artmış, zamandan asılı olaraq isə azalmışdır. Ən yüksək PK aktivliyi 50 Qr + 50 mM NaCl ekspozisiyalarında müşahidə olunmuşdur.

KAT və PK fermentlərinin tədqiq edildiyi şəraitdə OAD və NAD-MDH aktivlikləri də öyrənilmişdir. Həmin şəraitdə OAD-aza aktivliyi γ -şüalanma dozasının və duz qatılıqlarının artması ilə artsa da zamandan asılı olaraq zəifləyir. 15 günlük bitkilərin yarpaqlarında OAD-aza aktivliyi 5 və 10 günlük bitkilərin yarpaqlarında olan OAD aktivliyindən 1,2-2 dəfə aşağı qiymətə malik olmuşdur.

NAD-MDH aktivliyində isə NaCl-un qatılıqlarından və bitkinin inkişafının ilkin dövrlərinin davam etmə müddətindən asılı olaraq artır.

Bütün bunları nəzərə alaraq qeyd edə bilərik ki, lobyə bitkisiində radiasiya və duz streslərinin kombinativ təsiri zamanı aralıq metabolitlər, zülallar, piqmentlər, adenin nukleotidləri və nikotin kofermentlərinin miqdarı, KAT, PK, NAD-MDH, OAD və H^+ -nasosların aktivliyi səviyyəsində induktiv mexanizmlər yaranır. Stres şəraitinə uyğun olaraq yaranan induktiv mexanizmlər 5 energetik mübadilə yollarının kəşidiyi məkanda yaranır və çox güman ki, bu yolları substratlar və aralıq metabolitlər səviyyəsində əlaqələndirməklə və funksiyaları bir-biri ilə uzlaşdırmaqla müvəqqəti və ya daimi davamlılıq əlamətləri meydana çıxarırlar. PK fermenti qlikoliz prosesində aralıq birləşmə kimi əmələ gələn FEP-i piruvata çevirir. Piruvat bir neçə metabolik prosesin mərkəzi substratı və ya məhsuludur.

Piruvat həmçinin Krebs dövrəsinə NAD-NDH reaksiyası nəticəsində əmələ gələn OA-ın OAD-nın katalizatorluğu ilə dekarboksilləşməsindən də sintez olunur. Piruvat, göründüyü kimi, bir neçə fermentativ reaksiyanın son məhsulu olmaqla katabolizmin birinci ümumi yolunda, qlükoneogenezdə, aminturşu mübadiləsində, qliksilat dövrəsinə və s. kimi bir sıra metabolik çevrilmələrdə mərkəzi substrat kimi iştirak edir [154, c.6, s.487].

Cədvəl 1 əlavədən göründüyü kimi KAT aktivliyi ayrı-ayrılıqda götürülmüş radiasiya və duz streslərində kontrol bitkilərdə təqribən nisbi dəyişməz qalmışdır. 1-50 Qr radiasiya dozalarında KAT aktivliyi doza səviyyəsi yüksəldikcə artmış, bitkinin inkişaf dövrlərindən asılı olaraq tədricən azalmışdır (15-ci gün). Duz isə prosesə fərqli təsir etmişdir. Belə ki, duzun qatılığı duzun 1-50 mM-adək artdıqca KAT aktivliyi zamandan asılı olaraq artmışdır [154, c.6, s.486].

Cədvəl 3.8.1

Lobyə yarpaqlarında zülalların, intermediatların miqdarının və H⁺-nasosların aktivliyinin radiasiya dozalarının və NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının kombinativ təsiri şəraitində dəyişmə dinamikasının tədqiqi

Variant	5 günlük bitki				10 günlük bitki				15 günlük bitki			
	H ⁺ -ATF-aza	C zülal, (mq/ml)	MDA	Prolin	H ⁺ -ATF-aza	C zülal, (mq/ml)	MDA	Prolin	H ⁺ -ATF-aza	C zülal, (mq/ml)	MDA	Prolin
Kontrol	0.19·10 ⁻⁶	14.78	0.298	19.6	0.32·10 ⁻⁵	15.56	0.254	14.2	0.31·10 ⁻⁵	16.9	0.271	14.9
5 Qr+1 mM	0.09·10 ⁻⁵	13.03	0.095	21.3	0.35·10 ⁻⁴	14.58	0.131	20.2	0.1·10 ⁻³	15.2	0.168	21.3
5 Qr+5 mM	0.22·10 ⁻⁵	13.58	0.143	21.6	0.43·10 ⁻⁴	12.12	0.239	23.7	0.22·10 ⁻³	15.8	0.227	24.8
5 Qr+10 mM	0.62·10 ⁻⁵	13.12	0.166	22.0	0.28·10 ⁻⁴	12.09	0.172	26.9	0.19·10 ⁻³	14.9	0.171	28.1
5 Qr+50 mM	0.71·10 ⁻⁵	14.51	0.169	22.0	0.14·10 ⁻⁴	14.92	0.172	26.8	0.1·10 ⁻³	15.1	0.168	28.8
Kontrol	0.19·10 ⁻⁶	14.78	0.298	19.6	0.32·10 ⁻⁵	15.56	0.254	14.2	0.31·10 ⁻⁵	16.9	0.271	14.9
10 Qr+1 mM	0.65·10 ⁻⁵	14.21	0.127	17.0	0.86·10 ⁻⁵	15.41	0.156	16.8	0.38·10 ⁻³	16.22	0.126	18.2
10 Qr+5 mM	0.71·10 ⁻⁵	14.21	0.162	16.5	0.23·10 ⁻⁵	15.62	0.169	17.1	0.27·10 ⁻³	15.49	0.145	18.1
10 Qr+10 mM	0.86·10 ⁻⁵	14.44	0.177	16.0	0.55·10 ⁻⁴	14.93	0.196	17.6	0.41·10 ⁻³	15.11	0.133	18.8
10 Qr+50 mM	0.88·10 ⁻⁵	14.51	0.181	16.6	0.48·10 ⁻⁴	14.90	0.175	17.6	0.07·10 ⁻³	14.86	0.159	19.4
Kontrol	0.19·10 ⁻⁶	14.78	0.298	19.6	0.32·10 ⁻⁵	15.56	0.254	14.2	0.31·10 ⁻⁵	16.9	0.271	14.9
50 Qr+1 mM	0.91·10 ⁻⁶	17.22	0.223	19.11	0.6·10 ⁻⁴	16.11	0.285	19.6	0.39·10 ⁻³	14.54	0.227	20.7
50 Qr+5 mM	0.81·10 ⁻⁶	17.1	0.247	19.12	0.66·10 ⁻⁴	15.53	0.241	18.7	0.08·10 ⁻³	14.11	0.186	19.9
50 Qr+10 mM	0.86·10 ⁻⁶	16.83	0.279	18.61	0.78·10 ⁻⁴	15.04	0.228	18.4	0.08·10 ⁻³	13.96	0.193	21.7
50 Qr+50 mM	0.86·10 ⁻⁶	16.47	0.296	19.2	0.66·10 ⁻⁴	16.72	0.243	19.2	0.89·10 ⁻³	16.21	0.132	22.1

Qeyd; C_H⁺ - mkekV/saat, H₂O₂-mkM/ml; K – kontrol, MDA-malondialdehid- mM/ml;. Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır

Cədvəl 3.8.2

Lobyə yarpaqlarında piqmentlərin miqdarının radiasiya dozalarının və NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının kombinativ təsiri şəraitində dəyişmə dinamikası

Variant	5 günlük bitki					10 günlük bitki					15 günlük bitki				
	Xlorofil			K	A	Xlorofil			K	A	Xlorofil			K	A
	a+b	a/b	(a+b)/K			a+b	a/b	(a+b)/K			a+b	a/b	(a+b)/K		
Kontrol	0.008	3.0	2.6	0.003	0.001	0.008	3.0	2.5	0.003	0.003	0.007	2.5	0.58	0.002	0.001
5 Qr+1 mM	0.010	1.5	3.3	0.003	0.020	0.014	1.8	4.6	0.003	0.002	0.010	1.5	0.83	0.002	0.021
5 Qr+5 mM	0.013	1.6	2.6	0.005	0.008	0.012	2.0	2.4	0.005	0.008	0.008	3.0	0.57	0.004	0.021
5 Qr+10 mM	0.014	1.8	3.5	0.004	0.008	0.011	2.6	2.7	0.004	0.001	0.001	2.0	0.08	0.003	0.008
5 Qr+50 mM	0.011	2.6	3.5	0.002	0.012	0.010	2.3	3.3	0.003	0.009	0.010	2.3	0.83	0.002	0.009
Kontrol	0.009	2.0	3.0	0.003	0.002	0.008	3.0	2.6	0.003	0.001	0.006	2.0	0.50	0.002	0.001
10 Qr+1 mM	0.011	1.2	2.2	0.005	0.005	0.011	1.8	0.7	0.015	0.013	0.009	2.0	0.69	0.003	0.013
10 Qr+5 mM	0.011	1.8	2.2	0.005	0.005	0.009	3.5	3.0	0.003	0.002	0.008	3.0	0.57	0.004	0.001
10 Qr+10 mM	0.011	1.8	5.5	0.002	0.010	0.008	3.0	8.0	0.001	0.001	0.008	3.0	0.67	0.002	0.002
10 Qr+50 mM	0.012	3.0	6.0	0.002	0.010	0.007	6.0	3.5	0.002	0.003	0.006	5.0	0.50	0.002	0.001
Kontrol	0.008	1.50	2.08	0.004	0.012	0.008	2.7	3.33	0.008	0.028	0.009	2.3	0.90	0.01	0.013
50 Qr+1 mM	0.049	1.22	2.88	0.002	0.020	0.015	1.2	1.63	0.009	0.038	0.006	2.0	0.46	0.013	0.014
50 Qr+5 mM	0.058	0.87	3.37	0.002	0.098	0.067	1.2	5.10	0.013	0.140	0.003	0.6	0.20	0.015	0.025
50 Qr+10 mM	0.025	0.95	4.12	0.006	0.014	0.005	1.2	1.25	0.014	0.029	0.005	0.7	0.33	0.015	0.013
50 Qr+50 mM	0.011	1.10	2.10	0.005	0.014	0.006	0.5	1.20	0.005	0.013	0.004	0.4	0.29	0.044	0.009

Qeyd: Qr-qrey, A-antosian, K-karotinoid, Piqmentlərin ölçü vahidi-mM/ml, Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır.

Cədvəl 3.8.3

Lobyə yarpaqlarında adenin və nikotin kofermentlərinin miqdarının radiasiya dozalarının və NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının kombinativ təsiri şəraitində dəyişmə dinamikasının tədqiqi

Variant	5 günlük bitki				10 günlük bitki				15 günlük bitki			
	ATF	ADF ⁺	NAD ⁺	NADFH	ATF	ADF ⁺	NAD ⁺	NADFH	ATF	ADF ⁺	NAD ⁺	NADFH
Kontrol	58.0	31.0	168.1	102.4	66.0	25.0	176.5	99.8	78.0	13.0	146.0	72.0
5 Qr+1 mM	50.0	24.0	162.5	99.2	54.0	25.0	160.4	91.2	56.0	21.0	141.4	69.1
5 Qr+5 mM	52.0	19.0	162.3	93.7	53.0	25.0	158.9	89.9	55.0	29.0	138.9	67.7
5 Qr+10 mM	48.0	17.0	164.5	92.6	50.0	23.0	162.3	89.3	52.0	19.0	139.2	66.8
5 Qr+50 mM	46.0	24.0	165.2	92.2	48.0	25.0	169.9	87.9	54.0	19.0	138.6	65.7
Kontrol	58.0	31.0	168.1	102.4	66.0	25.0	176.5	99.8	78.0	13.0	146.0	72.0
10 Qr+1 mM	54.0	27.0	156.7	92.4	69.0	28.0	172.6	99.1	73.0	26.0	149.6	79.0
10 Qr+5 mM	57.0	22.0	155.4	89.3	66.0	28.0	170.8	96.8	68.0	24.0	146.2	71.7
10 Qr+10 mM	53.0	20.0	159.3	89.3	61.0	25.0	170.8	95.0	69.0	22.0	142.1	66.9
10 Qr+50 mM	49.0	27.0	161.0	86.1	58.0	26.0	166.9	91.4	57.0	22.0	142.0	64.7
Kontrol	58.0	31.0	168.1	102.4	66.0	25.0	176.5	99.8	78.0	13.0	146.0	72.0
50 Qr+1 mM	58.0	29.0	158.4	93.2	68.0	26.0	173.1	97.1	75.0	19.0	143.1	69.8
50 Qr+5 mM	57.0	27.0	158.2	90.4	66.0	24.0	166.5	91.2	66.0	17.0	139.4	65.7
50 Qr+10 mM	54.0	27.0	159.1	89.8	62.0	23.0	161.3	89.7	59.0	16.0	138.7	58.7
50 Qr+50 mM	53.0	27.0	161.0	85.9	60.0	25.0	159.8	88.6	55.0	14.0	135.5	53.0

Qeyd: ATF-adenozintrifosfaturşusu, ADF-adenozindifosfaturşusu, NAD⁺-nikotinamidadenindinukleotid, NADFH-nikotinamidadenindinukleotidfosfatın reduksiya olunmuş forması
Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır

Cədvəl 3.8.4

Lobyə yarpaqlarında KAT, PK-aza, OAD-aza və NAD-MDH fermentlərinin aktivliyinin radiasiyanın müxtəlif dozalarının və NaCl-un müxtəlif qatılıqlarının kombinativ təsiri şəraitində dəyişmə dinamikasının tədqiqi

Variant	5 günlük bitki				10 günlük bitki				15 günlük bitki			
	KAT	PK	OAD	NAD-MDH	KAT	PK	OAD	NAD-MDH	KAT	PK	OAD	NAD-MDH
Kontrol	0.50	2.69	5.63	1.01	0.43	3.02	4.16	0.63	0.59	2.54	2.89	1.16
5 Qr+1 mM	1.28	3.53	8.65	2.32	1.14	3.26	5.83	1.74	1.51	3.08	4.71	1.65
5 Qr+5 mM	2.26	3.66	8.90	2.28	2.31	3.52	7.07	2.60	2.80	3.33	5.16	1.66
5 Qr+10 mM	2.39	3.96	9.50	2.59	2.59	3.84	8.42	2.92	3.31	3.64	7.41	1.94
5 Qr+50 mM	6.42	6.07	14.8	4.26	5.40	5.0	11.63	3.58	6.56	3.87	7.49	2.08
Kontrol	0.50	2.69	5.63	1.01	0.43	3.02	4.16	0.63	0.59	2.54	2.89	1.16
10 Qr+1 mM	1.62	3.76	8.98	1.52	1.33	3.67	3.76	1.56	1.40	3.31	2.97	1.56
10 Qr+5 mM	3.90	4.12	9.23	1.67	3.02	3.58	3.73	1.66	3.20	3.54	3.30	1.83
10 Qr+10 mM	2.69	4.19	9.23	1.78	3.37	3.91	7.49	1.48	3.41	3.87	3.50	2.06
10 Qr+50 mM	5.64	4.29	9.23	1.90	5.84	3.98	7.60	2.15	6.22	3.78	3.56	2.55
Kontrol	0.50	2.69	5.63	1.01	0.43	3.02	4.16	0.63	0.59	2.54	2.89	1.16
50 Qr+1 mM	1.76	2.71	7.18	1.95	1.99	3.40	4.83	2.48	2.47	3.60	4.59	3.18
50 Qr+5 mM	2.56	2.91	8.44	2.12	2.93	3.68	5.0	2.76	3.31	3.78	4.79	3.61
50 Qr+10 mM	2.91	3.15	8.62	2.35	3.42	3.91	6.19	3.13	3.9	4.18	6.06	4.22
50 Qr+50 mM	5.81	3.58	8.93	2.58	6.96	4.07	6.33	3.58	7.15	4.75	5.44	4.44

Qeyd: KAT - $\text{mkmol H}_2\text{O}_2 \cdot \text{mq}^{-1} \text{zülal} \cdot \text{dəq}^{-1}$; NAD-MDH - $\text{mkmol OA} \cdot \text{mq}^{-1} \text{zülal} \cdot \text{dəq}^{-1}$; PK - $\text{mkmol piruvat} \cdot \text{mq}^{-1} \text{zülal} \cdot \text{dəq}^{-1}$; OAD - $\text{mkmol OA} \cdot \text{mq}^{-1} \text{zülal} \cdot \text{dəq}^{-1}$; Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən azdır.

3.8.4-cü, əlavə cədvəl və sxemlərdə verilən nəticələri ümumiləşdirsək alarıq: 1. KAT aktivliyi hər bir radiasiya dozasında duzun qatılığı artdıqca artır. Fermentin aktivliyinin zamandan asılı olaraq dəyişməsi ilə bağlı ən dəyərli nəticələr 5, 10, 50 Qr + 50 mM NaCl-un ikili kombinasiyasında alınmışdır. Bu zaman bitkinin inkişafının 5, 10 və 15-ci günləri 5, 10, 50 Qr + 50 mM NaCl kombinasiyalarında KAT aktivliyi zaman keçdikcə artmışdır. Radiasiya və duzun kombinativ təsirindən fərqli olaraq bu amillərin ayrılıqda təsiri zamanı aşağı doza və qatılıqlarda fermentin aktivliyi artsa da, zaman keçdikcə azalır. 2. PK aktivliyi isə hər iki stres amilinin kombinativ təsiri zamanı 5, 10 və 15 günlük bitkilərdə zaman keçdikcə artır. Bu artımın daha çox aşağı γ -şüalanma dozası + 50 mM NaCl, yaxud yuxarı γ -şüalanma dozası 50 Qr + duzun aşağı qatılığı-10 mM NaCl-da müşahidə edilir. Bu stres amillərinin fərdi təsiri zamanı, sxemdən də göründüyü kimi, 1-100 Qr dozalarında, 1-10 mM NaCl qatılıqlarında əvvəlcə dəyişmir, sonra artır. 3. NAD-MDH aktivliyi tək bir dozada duzun qatılığı artdıqca artır, 50 mM NaCl-da ən yüksək olur. Radiasiyanın ayrılıqda 1-100 Qr dozalarında, NaCl-un isə ayrılıqda 1-100 mM qatılıqlarında fermentin aktivliyi zaman keçdikcə artır. Kombinativ təsir zamanı bu iki amil bir yerdə olanda bir-birinin təsirini zəiflədərək onların doza və qatılıq həddini aşağı salır. 4. Əlavə sxemlərdən göründüyü kimi OAD aktivliyi 5, 10, 15-ci günlər NaCl-un qatılığı artdıqca artır və vegetasiyanın başlanğıcında bu göstəricinin daha yüksək olmasına baxmayaraq zaman küçdikcə azalır [154, c.6, s.485].

Burada qeyd etmək olar ki, aşağı radiasiya dozalarında və yuxarı duz qatılıqlarında bitkilər özlərini daha çox duz stresinin təsirinə məruz qalmış variantlarda olduğu kimi, yuxarı radiasiya dozalarında və aşağı duz qatılıqlarında daha çox radiasiya stresinin təsiri şəraitində olan bitkilər kimi, radiasiyanın və duzun orta doza və qatılıqlarında isə optimal inkişaf həddlərində olan bitkilər kimi aparmışlar.

YEKUN

Bizim düşüncələrimizə görə fotosintez, tənəffüs və bitkilərin kök vasitəsi ilə mineral qidalanması ətraf mühit amillərindən bir başa asılı olduğuna görə stres mühitində bu metabolik yollar arasında uzlaşdırılmış fəaliyyət olmalıdır. Mexanizmi hələlik tam məlum olmayan bu uzlaşdırılmış fəaliyyəti aşkar etmək üçün orqanizmin enerjiyə olan tələbatının təmin olunmasında mühüm rola malik olan karbon, malat və piruvatın metabolizmində iştirak edən fermentlərin aktivliyinin radiasiya və duz stresləri şəraitində kök sistemi hüceyrələrində H^+ -nasoslarının aktivliyi ilə müqayisəli öyrənilməsi maraqlı nəticələrin alınmasına səbəb ola bilər.

Antioksidant sistemin və energetik mübadilənin bəzi fermentlərinin paralel tədqiqinin bitkilərin yaşından, növündən, inkişaf mərhələsindən, stressorun təsir səviyyəsindən və təsiretmə müddətindən asılı olaraq ortaya çıxan morfo-fizioloji və biokimyəvi dəyişkənliklərin aşkar olunmasında mühüm vasitəçi ola bilər. Bitkilərdə biokimyəvi adaptasiyanın mexanizmlərini sonadək dərk etmək üçün fotosintezin piqmentlərinin, zülalların, adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarlarının və kök sistemlərində ion mübadiləsinin əsasında duran proton nasoslarının aktivliyinin stressorların təsiri şəraitində dəyişmə dinamikasının tədqiqinin aparılması da vacib işlərdən biridir.

Məlumdur ki, duz stresinin təsirinə ilk olaraq köklərin məruz qalmasına baxmayaraq, duzun təsirindən yaranan patoloji əlamətlər ilk olaraq yarpaqlarda təzahür edir. Bunun əsas səbəbi yarpaqlarda baş verən fotosintez və transpirasiyanın intensivliyinin azalması, duzların normadan artıq miqdarda toplanması və ağızcıq hüceyrələrinin bağlanmasıdır [146, c.178, s.537].

Stressor olaraq götürdüyümüz radiasiya dozaları və duz qatılıqları fotosintezin piqmentlərinin miqdarına da ciddi təsir edirlər. Piqmentlərin müqayisəli analizi zamanı x a , b , $(a+b)$ və karotinoidlərin miqdarı, həmçinin x a/b və x $(a+b)/kar$ nisbətləri hər bir variant üzrə dəqiq öyrənilmiş və alınan nəticələrin analizindən müəyyən olunmuşdur ki, x a/b nisbəti 5, 10 və 15 günlük bitki nümunələrində

həmişə vahiddən yüksək olması həmin nümunələrdə xl *a*-nın miqdarının xl *b*-nin miqdarından həmişə yüksək olduğunu göstərir.

Piqmentlərlə əlaqədar aldığımız nəticələr göstərir ki, hər iki stres zamanı xlorofillərin miqdarı stressorun təsiri artdıqca azalır, karotinoidlərin miqdarı isə əksinə olaraq artır. Burada söyləmək olar ki, bitkilərinin yarpaqlarında radiasiya və uzun osmotik şok yaradan təsirdən xlorofillərin molekul strukturunun tədricən dağılması fotosintez və tənəffüs kimi metabolik yolları inhibirləşdirsə də karotinoidlərin miqdarının artması bu problemi kompensasiya edir.

Yarpaqlarda fotosintezin, transpirasiyanın və enerji mübadiləsinin bəzi fermentlərinin aktivliyində baş verən dəyişmələr bitkinin biometrik göstəricilərinin də dəyişməsinə səbəb olur. Cədvəllərdən də görüldüyü kimi kökün, yarpağın və tam bitkinin inkişaf sürəti bitkinin inkişafının 10-cu günü 5-ci günə müqayisədə ~1,32, ~1,15 (kökdə) və ~1,22 (yarpaqda) dəfəyə, bitkinin inkişafının 15-ci günü isə 5-ci günə müqayisədə, uyğun olaraq, 1,33, ~1,64 və ~1,49 dəfəyə bərabərdir. Alınan nəticələri müqayisə etsək görərik ki, kökün və yarpağın böyüməsi vegetasiyanın ilk 10 günü ərzində daha sürətlə getsə də inkişafın sonrakı 5 günü ərzində orta hesabla ~15% zəifləmişdir.

Aralıq metabolitlərin miqdarının təyini zamanı müəyyən olunmuşdur ki, kontrol nümunələrinin yarpaqlarında MDA-nın və H₂O₂-nin miqdarı zaman keçdikcə stressorun təsirdən asılı olaraq azalır. Yarpaqlarda zülalların ümumi miqdarı isə 10-cu günü 5-ci günə müqayisədə ~2% artsa da, vegetasiyanın 15-ci günü 5-ci günə müqayisədə ~2%, 10-cu günə müqayisədə isə ~4% azalmışdır.

Belə bir fizioloji vəziyyətdə olan bitkinin yarpaqlarında KAT, PK, NAD-MDH və OAD fermentlərinin aktivliyini, adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarının və H⁺-nasoslarının aktivliyinin stressorların təsiri şəraitində zamandan asılı olaraq dəyişmə dinamikasını araşdırmağa çalışmışıq.

Bu fermentlərin xloroplastlarda funksiyası haqqında müxtəlif fikirlər vardır. Məsələn, qeyd olunur ki, FEPK xloroplastlarda FEP olduqda OA-ın sintezini həyata keçirir. Sintezi olunan OA OAD-nin iştirakı ilə dekarboksilləşir. NADF-MDH-ın

iştirakı ilə OA malata reduksiya olunur. NADF-ME-in iştirakı ilə isə dekarboksilləşir. Bu reaksiyaların həyata keçməsi xloroplastlarda reduksiyaedici ekvivalentlər olan NADF və NADFH qatılığı arasındakı nisbətdən asılıdır.

Əgər toxumada NADFH çatışmazsa OA OAD və NADF-ME-in iştirakı ilə dekarboksilləşə bilər. NADFH artıq olduğu halda isə OA malata reduksiya olunur. Bunun ardınca NADFH-in qatılığının xloroplastlarda azalması NADF-ME vasitəsi ilə OA-ın dekarboksilləşməsinə səbəb ola bilər. Görünür, metabolizmin bu forması xloroplastların stromasında CO₂-nin qatılığını artırmaqdan ibarətdir. Ola bilər ki, xloroplastların stromasında CO₂-nin qatılığının artırılmasına səbəb olan bu proses C₄-bitkilərin təkamülündə əsas rol oynayan amillərdən biri olmuşdur.

Murata öz əməkdaşları ilə birlikdə göstəmişlər ki, stressorun təsirindən fotosintezin inhibirləşməsinin səbəblərindən biri də CO₂-nin fiksasiyasının ferment sistemləri ilə elektronların qeyri-tsiklik daşınması arasındakı funksional əlaqənin pozulmasıdır [219, s.15]. Əgər belə bir pozuntu olmazsa, onda sahəsinə və uzunluğuna görə ən böyük yarpaq kontrol, ən ağır yarpaq isə duz stressi bitkilərində müşahidə ediləcəkdir.

Ədəbiyyat məlumatlarında da göstərilir ki, stres bitkilərdə anatomik, biometrik və morfo-fizioloji proseslərə təsir etməklə bitki metabolizmində dəyişikliklərin yaranmasına səbəb olur.

Bizim tərəfimizdən müəyyən olunmuşdur ki, KAT aktivliyi ilə hüceyrədə toplanan H₂O₂-nin miqdarı arasında əks əlaqə vardır. Belə ki, fermentin aktivliyinin artdığı şəraitdə H₂O₂-nin miqdarı azalmış və əksinə, hansı variantlarda H₂O₂-nin miqdarı aşağıdırsa, o, variantlarda KAT aktivliyi yüksəlmişdir. Aldığımız nəticələr lobyanın inkişafının 5, 10 və 15-ci günləri 100 mM NaCl qatılığında daha aydın nəzərə çarpmışdır. Bu zaman NAD-MDH və PK-aza aktivlikləri isə tədricən artaraq 100 mM NaCl qatılığında ən yüksək qiymətə çatmışdır. OAD aktivliyi 5, 10 və 15 günlük bitkilərin yarpaqlarında duzun qatılığı tədricən 100 mM-adək artdıqca azalmışdır. Buna uyğun ədəbiyyat məlumatları vardır [195, c.26, s.216].

Digər ATF-azalar kimi bitkilərin kök hüceyrələrinin membranlarında

lokalizasiya olunan H^+ -ATF-aza da bitkilərin mineral qidalanmasında mühüm rol oynayır. Bu fermentlər, əsasən, hüceyrədaxili mühitlə hüceyrəxarici mühit arasında müxtəlif növ ionların qarşılıqlı mübadiləsini həyata keçirirlər. Bu zaman mühitdə duzun artan qatılığının təsirinə məruz qalan ilk orqan kök, ilk fizioloji proses isə kök hüceyrələrinin membranlarında lokalizasiya olunan ion nasoslarıdır. Müəyyən olunmuşdur ki, NaCl-un 10-50 mM qatılıqlarında H^+ -ATF-aza aktivliyi digər variantlarla müqayisədə nəzərəcarpacaq dərəcədə artır..

Çavla və b. qeyd edirlər ki, stressorların təsirindən bitki orqanizmlərində yaranan AOR hesabına baş verən pozuntulardan orqanizmləri qorumaq üçün təbii antioksidant müdafiə sistemləri yaranmışdır [121, s.27]. Qrodzinski isə göstərir ki, canlıların mühitin ekstremal amillərinin təsirlərinə cavab reaksiyaları təkamüldə təbii seçməyə çevrilmişdir.

Duz stresinin bitkilərə spesifik təsir edərək köklərdə geotropizmi zəiflətməsi [267, c.20, s.543], əsas kökün uzanmasının lateral kökə nisbətən daha çox ləngiməsinə səbəb olur [122, s.114; 123, c.136, s.21; 283, c.166, s.1637; 296, c.61, s.211]. Bu zaman əlavə köklər mil köklərə nisbətən stresin təsirinə daha az məruz qalırlar [239, c. 888, s.109].

İonlaşdırıcı şüalar güclü mutagen təsirə malik olduqlarından onların kənd təsərrüfatında radiasiya seleksiyası zamanı tətbiqi yüksək təsərrüfət əhəmiyyətinə malik olan çox sayda yeni sortların yaranmasına gətirib çıxarmışdır. Mutasiya adlandırdığımız genetik dəyişkənlik kimyəvi faktorların, kosmiki şüalanmanın və s. təsiri ilə təbii təkamül zamanı da baş verə bilər. Şüalanma zamanı mutasiyanın tezliyi bir neçə dəfə artır. Biomolekulun strukturunun hər hansı bir sahəsinin şüalanmanın təsirindən pozulması bitkinin keyfiyyətinin aşağı düşməsinə səbəb olsa da bir çox hallarda faydalı əlamətlər əmələ gətirir [102, c.2, s.19].

Radiasiya seleksiyası zamanı tipik doza 100-300 Qr-dir. Bitkilərdə yaranan faydalı əlamətlərlə yanaşı arzuolunmaz mutasiyaları seleksiya metodları ilə kənarlaşdırmaq olar. Radiasiya seleksiyası zamanı yeni əlamət daha çox sonrakı

nəsillərdə ortaya çıxır. Radiasiya seleksiyası metodunun tətbiqi ilə bir çox ölkələrdə, sözün əsil mənasında, "*yaşıl inqilab*" baş vermişdir.

Bütün bunlarla yanaşı radiasiya və duz streslərinin kombinativ təsiri zamanı 50 Qr+10-50 mM duz qatılıqlarında lobya bitkisinə stimullaşdırıcı təsir göstərməklə intermediatlar, zülallar, piqmentlər, adenin nukleotidləri və nikotin kofermentlərinin miqdarı, KAT, PK, NAD-MDH, OAD və H⁺-nasosların aktivliyi səviyyəsində induktiv mexanizmlər formalaşdırırlar. Stres səviyyəsinə uyğun olaraq yaranan induktiv mexanizmlər energetik mübadilə yollarının kəsişdiyi məkanda funksiyalarını bir-birləri ilə uzlaşdırmaqla müvəqqəti və ya daimi davamlılıq əlamətləri meydana çıxarırlar.

Bitkilərdə adaptivlik mexanizmlərinin aşkar olunması üçün stressorun təsirindən baş verən fizioloji və genetik dəyişiklikləri müəyyən etmək lazımdır. Stresə davamlı gen ailələrinin müəyyənləşdirilməsi və onlardan praktiki seleksiyada donör kimi istifadə olunması hazırda seleksiya praktikasında tətbiq olunmalı ən vacib məsələlərdən biridir [280, c. 218, s.1].

NƏTİCƏLƏR

1. Müəyyən edilmişdir ki, lobya bitkisinin inkişafının ilk 10 günü ərzində nisbətən kiçik şüalanma dozaları və duz qatılıqlarında (1, 5, 10, 50 Qr və 1, 5, 10, 50 mM NaCl) xlorofilin miqdarı, yüksək şüalanma dozaları və duz qatılıqlarında (100, 200 Qr və 100, 200 mM) isə karotinoidlərin miqdarı yüksək olur ki, bu da göstərilən pigmentlərin həmin şəraitlərdə qoruyucu funksiyası ilə əlaqədardır.
2. Yüksək şüalanma dozalarında (100-200 Qr) və yüksək duz qatılıqlarında (10-100 mM) PK-nın aktivliyinin stresin təsir müddətindən asılı olaraq artmasının səbəbi stres şəraitində bitkinin piruvata olan ehtiyacının ödənilməsi ilə bağlıdır.
3. Yüksək şüalanma dozalarının (50-200 Qr) və NaCl-un yüksək qatılıqlarının (50-100 mM) stresin təsir müddətindən asılı olaraq NAD-MDH fermentinin aktivliyinə daha çox stimullaşdırıcı təsir göstərməsi aşkar olunmuşdur.
4. Lobyaya yarpaqlarında OAD aktivliyinin vegetasiyanın əvvəlində daha yüksək olmasına baxmayaraq, γ -radiasiyanın təsirindən xloroplastların parçalanması nəticəsində zaman keçdikcə zəifləməsi müəyyən olunmuşdur. Duzun təsirinin isə tədricən baş verməsi OAD aktivliyinin uzun müddət yüksək səviyyədə saxlanmasını təmin edir.
5. Yuxarı radiasiya dozalarında (100-200 Qr) və duz qatılıqlarında (10-100 mM NaCl) PK və NAD-MDH aktivliyinin zamandan asılı olaraq artması, OAD aktivliyinin isə radiasiyanın təsiri zamanı yalnız vegetasiyanın əvvəlində, duz qatılıqlarının təsirindən isə uzun müddət yüksək səviyyədə saxlanması ilə köklərdəki H^+ -nasoslarının aktivliyi arasında korrelyativ əlaqə tapılmışdır ki, bu da energetik mübadilə, antioksidant sistem səviyyəsində lobyanın stressə qarşı davamlılıq əlamətlərinin yaranmasına kömək edir.
6. Müəyyən olunmuşdur ki, stres şəraitlərində energetik mübadilə fermentlərinin aktivlikləri nikotin kofermentlərinin miqdarının artması ilə artır ki, bu da

enerji balansının t nzim olunmasında effektiv rola malik olur.

7. M  yy n edilmiŐdir ki, radiasiya v  duzun 50 Qr + 10-50 mM NaCl t rkibd  kombinativ t siri lobyada bitkisində stimullaŐdırıcı t sir effekti yaradır ki, bu da aralıq metabolitl r, z lallar, piqmentl r, adenin nukleotidl ri v  nikotin kofermentl rinin miqdarı, KAT, PK, NAD-MDH, OAD v  H⁺-nasosların aktivliyi s viyyəsində induktiv mexanizml r formalaŐdırır.

TÖVSÜYƏLƏR

1. Tədqiqatçı radiasiya və duzadavamlı bitki sortlarının seleksiyası zamanı energetik mübadilə yollarının və antioksidant müdafiə sistemi fermentlərinin aktivliyinin dəyişmə dinamikası ilə bağlı aldığımız nəticələrdən marker əlamət kimi istifadə etmələri müsbət nəticələrə gətirib çıxara bilər.

2. Ali mədəni bitkilərdə davamlılığı və məhsuldarlığı artırmaq üçün alimlərin radiasiya və duzun 50 Qr + 50 mM NaCl kombinativ mühitində alınan cücərtilərdən əmələ gələn bitkilər üzərində təcrübələr aparması daha effektiv ola bilər.

3. Seleksiyaçı alimlər sortu xarakterizə edərkən aşağıdakı əlamətləri nəzərə almalıdırlar: 1. Yeni sortun yarpaqlarında karotinoidlərin miqdarının dəfələrlə artmasını və $xl(a+b)/kar$ nisbətinin dəfələrlə azalmasını, 2. Vegetasiyanın əvvəlində H^+ -nasosun aktivliyinin 10 dəfəyədək artmasını və sonra nisbi sabit qalmasını, 3. Zülalların ümumi miqdarının 50 Qr + duz kombinasiyalarında artmasını, 4. MDA-nın miqdarının stresin təsir gücündən və zamandan asılı olaraq azalmasını, prolinin isə artmasını, 5. 50 Qr + 50 mM ikili stres şəraitində KAT aktivliyinin zaman keçdikcə xeyli artmasını, PK aktivliyinin daha çox artmasını, OAD aktivliyinin isə həmin şəraitdə vegetasiyanın əvvəllərində yüksək olmasını, zaman keçdikcə azalmasını, NAD-MDH aktivliyinin isə zaman keçdikcə tədricən artmasını.

ƏDƏBİYYAT SİYAHISI

1. Babayev, H.Q. C₃ və C₄-bitkilərin quraqlıq stresinə fizioloji-biokimyəvi adaptasiyası / H.Q. Babayev, N.M. Quliyev, İ.M. Hüseynova, C.Ə. Əliyev, - Bakı: Elm, - 2019, - 248 s.
2. Bayramov, Ş.M. Ali bitkilərdə karbonun ilkin assimilyasiyasının tənzimlənmə xüsusiyyətləri / N.M. Quliyev, C.Ə. Əliyev, - Bakı: Elm, - 2020, - 284 s.
3. Cəfərov, E.S. Radiobiologiya / E.S.Cəfərov, - Bakı: Elm, - 2014, - 328 s.
4. Əliyev, R.T. Stres və bitkilərin adaptasiyası / R.T. Əliyev, M.Ə. Abbasov, V.R. Rəhimli, - Bakı: Elm, - 2014, - 348 s.
5. Əzizov, Q.Z. Azərbaycanın şoranlaşmış torpaqlarının duzluluq dərəcəsi və tiplərinə görə təsnifatı / Q.Z. Əzizov, - Bakı, - 2002, - 29 s.
6. Məmmədov, Q.Ş. Azərbaycanın ekoetik problemləri: elmi, hüquqi, mənəvi aspektlər / Q.Ş. Məmmədov, - Bakı: Elm, - 2004, - 377 s.
7. Məmmədov Q. Torpaqşünaslıq və torpaqların coğrafiyasının əsasları. Bakı: Elm, 2007, 321 s.
8. Şhiri, M. Quraqlıq stresinin qarğıdalı (*Zea mays* L.) xətlərinin kombinasiya qabiliyyətinə və hibrid bitkilərin genetik xüsusiyyətlərinə təsiri / Biologiya üzrə fəlsəfə doktoru dissertasiyası / - Bakı, 2013, -187 s.
9. Тарчевский, И.А. Катаболизм и стресс растений / И.А. Тарчевский, - М.: Наука, - 1993. - 83 с.
10. Абдуллаев, А., О распределении некоторых ферментов метаболизма С₄-кислот в хлоропластах ржи / А.Абдуллаев, Д.Г. Горенкова, В.В. Иванишев // Физиол. раст., - 1989, 36, № 4, - с. 665-668.
11. Аверина, Н.Г. Механизмы формирования устойчивости растений ячменя к солевому стрессу под действием 5-аминолевулиновой кислоты / Н.Г. Аверина, Е.Р. Грицкевич, И.В. Вершиловская [et al.] // Физиол. раст., - 2010, 57, № 6, - с. 849-856.
12. Алехина, Н.Д. Балнокин, Ю.М. и др. Физиология растений / Под ред. И.П.

- Ермакова. - М.: Издат. центр “Академия“, - 2005, - 635 с.
13. Анторов и др., 2002
 14. Афанасьева, Н.Б. Введение в экологию растений / Н.Б.Афанасьева, Н.А.Березина, - М.: Изд-во МГУ, - 2011, - 800 с.
 15. Бараненко, В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология, - 2006, 48, № 6, - р. 465-474
 16. Василик, Ю.В. Влияние высоких концентраций NaCl на содержание пигментов и свободнорадикальные процессы в листьях проростков кукурузы / Ю.В.Василик, В.И.Луцак // Укр. Биохим. журн., - 2011, 83, № 4, - с. 94-103.
 17. Волкова, П.Ю. Генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной в условиях хронического радиационного воздействия: дисс. канд. биолог. Наук / Волкова Полина Юрьевна. Обнинск, - 2013. – 135 с.
 18. Воробьев, Л.Н. / Л.Н.Воробьев. Итоги науки и техники, сер. физиол. растений, - М.: ВИНТИ, - 1988, 5, - 179 с.
 19. Воробьев, Л.Н. / Л.Н.Воробьев. Регулирование мембранного транспорта в растениях // Итоги науки и техники, сер. физиол. Растений, -М.: ВИНТИ, - 1980, 4, - с. 38-46.
 20. Гапоненко, В.И. Повышение чувствительности проростков ржи и ячменя к экстремальным условиям после гамма-облучения семян в стимулирующих дозах / В.И. Гапоненко, Л.К. Суховер, И.В. Шамаль // Радиационная биология. Радиоэкология, 1998. т. 38, №. 5, с. 713–720.
 21. Гудвин, Т. Введение в биохимию растений / Т.Гудвин, Э.Мерсер, - М.: Мир, - 1986, 1, - 392 с.
 22. Джафаров Э.С. Исследование коррелятивного функционирования элементов антиоксидантной защиты *Alhagi pseudalhagi*, произрастающей в условиях хронического γ -облучения / Э.С. Джафаров // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды // Материалы Международной конференции. - Сыктывкар, - 2014, - с. 48-53.

23. Джафаров, Э.С. Исследование синтеза хлорофиллов на основе изучения активности ферментов антиоксидантной защиты растений / Э.С.Джафаров, А.К. Джафарлы // Вестник Ужгородского Национального Университета (биолог. науки), -2020, вып. 27, № 1-4, - с. 1-4.
24. Доспехов, В.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Доспехов, В.А. -М.: Агропромиздат, - 1985, - 35 с.
25. Дымова, О.В. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптации с световым условиям произрастания / О.В.Дымова, Т.К.Головко // Физиология растений, - 2007, 54, № 1, - с. 47-53.
26. Егорова, Н.И. К⁺-стимуляция Н⁺-насосов и биоэлектrogenез / Н.И.Егорова, Л.Н. Воробьев. Транспорт веществ и биоэлектrogenез у растений. - Горький: - 1983, - с. 16-22.
27. Ермакова, / – М.: Издательский центр «Академия», - 2005. – 640 с.
28. Иванишев, В.В. Биологическое значение метаболизма оксалоацетата в хлоропластах С₃-растений // Физиол. раст., - 1997, 44, № 3, - с. 462-470.
29. Иванишев, В.В. Выделение и некоторые свойства высокоочищенной оксалоацетат декарбоксилазы из хлоропластов листьев подсолнечника // Физиол. раст., - 1992, 39, № 4, - с. 760-768.
30. Иванишев, В.В. Об оксалоацетат декарбоксилазной активности хлоропластов из листьев С₃-растений // Физиол. раст., - 1990, 37, № 6, - с. 1065.
31. Иванишев, В.В. Исследование ферментов биосинтеза фосфоэнол-пирувата и утилизации оксалоацетата у изогенных мутантов гороха / В.В.Иванишев, Л.Г.Горенкова // Физиол. раст., - 1995, 42, № 5, - с. 754-758.
32. Иванишев, В.В. Исследование свойства / В.В.Иванишев, Б.И.Курганов // Биохимия, - 1993а, 58, № 2, - с. 250-254.
33. Иванишев, В.В. Выделение и кинетические свойства НАД-зависимой МДГ из хлоропластов листьев / В.В.Иванишев, Б.И.Курганов // Биохимия, -

1993b, 58, № 4, - с. 606-611.

34. Касумов, Н.А. Механизм действия солей на растительный организм / Н.А. Касумов, Lap Lambert Academic Publishing GmbH and Co. KG, - 2012, - 175 с.
35. Касумов, Н.А. Действие засоления на сверхслабое излучение корней проростков одно и двудольных культур / Н.А.Касумов, С.И.Мустафаев, Н.Ф.Абдуллаева, С.М.Абдуева // Вестник Бакинского Университета. Серия естественных наук. - Баку, - 2002, № 4, - с. 94-98.
36. Кафи, М. Содержание углеводов и пролина в листьях, корнях и апексах сортов пшеницы, устойчивых и чувствительных к засолению / М.Кафи, В.С.Стюарт, Л.М.Борланд // Физиол. раст., - 2003, 50, № 2, - с. 174-182.
37. Козьмин, Г.В. Радиационные технологии в сельском хозяйстве и пищевой промышленности / Г.В.Козьмин, С.А.Гераськин, Н.И.Санжарова. – Обнинск: ВНИИРАЭ, - 2015. – 87 с
38. Козьмина, Г.В. Радиационные технологии в сельском хозяйстве и пищевой промышленности (под ред., Г.В.Козьмина, С.А.Гераскина и Н.И.Санжаровой), Обнинск, - 2015b, - с. 243 – 310.
39. Козьмина, Г.В. Радиационные технологии в сельском хозяйстве и пищевой промышленности / под ред. Г.В.Козьмина, С.А.Гераскина, Н.И.Санжаровой. Обнинск, - 2015а, - 399 с.
40. Косаковская, И.В. Синтез кислоторастворимых ядерных белков в проростках озимой пшеницы под действием гамма-радиации и высокой температуры / И.В.Косаковская, Н.В.Гудкова // Док. Нац. АН Украины, 2004, № 7, с. 160-162
41. Кузнецов, Вл.В. Взаимодействие конститутивной и индуцибельной устойчивости растений при засолении / Вл.В.Кузнецов, Б.В.Рощупкин, Б.В. Хыдыров, [и др.] // ДАН СССР, - 1990, 314, - с. 509-512.
42. Кулаева, О.Н. Белки теплового шока и фотосинтетическая активность при длительном температурном воздействии на семядоли тыквы / О.Н.Кулаева, Т.П.Микулович, Т.В.Веселова, [и др.] // Докл. АН СССР. - 1988, 300, № 5. -

с. 1277-1279.

43. Кун, И. Физиологические характеристики и альтернативный путь дыхания у двух сортов пшеницы, различающихся по солеустойчивости / И.Кун, Г.Чжоу, Ю.Би, [и др.] // Физиол. раст., - 2001, 48, - с. 692-698.
44. Ладыгин, В.Г. Влияние корневой гипоксии и аноксии на функциональную активность и структуру хлоропластов листьев *Pisum sativum* *glysine max* // Физиол. раст., - 1999, 46, - с. 246-258.
45. Ладыгин, В.Г. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот / В.Г.Ладыгин, Г.Н.Ширшикова // Журнал общей биологии, - 2006, 67, - с. 163-189.
46. Лебедев, С.И. Физиология растений / - М.: Колос, - 1982, - с. 125, 144-147, 208.
47. Леи, Я. Физиологические ответы *Populus przewalskii* на окислительный стресс, вызванный засухой // Физиол. раст., - 2008, 55, № 5, - с. 945–953.
48. Ленинджер, А. Основы биохимии / - М.: Мир, - 1985, 3, - 368 с
49. Магомедов, И.М. Фотосинтез и органические кислоты / - Л.: Илд-во ЛГУ, - 1988, - 204 с.
50. Махдавиан, К. Влияние салициловой кислоты на формирование окислительного стресса, индуцированного УФ-облучением в листьях перца / К. Махдавиан, М.Горбанли, Х.М.Калантари // Физиол. раст., - 2008., 55, - с. 620–624.
51. Михеев, А.Н. Гиперадаптация. Стимулированная онтогенетическая адаптация растений /А.Н.Михеев. К.: Фотосоциоцентр, - 2015. 423, - с 70.
52. Михеев, А.Н. Системность механизмов радиогормезесных эффектов у растений / А.Н.Михеев, Л.Г.Овсянникова, Л.В.Войтенко, [и др.] // Доров. Нас. Akad. nauk Ukr.- 2016, № 4. - с. 106–110.
53. Мухаелян, Ж.Г. Изменение некоторых морфометрических показателей проростков пшеницы, облученных ЭМИ КВЧ-диапазона // Биолог. журн. Армении, - 2017, № 1(69), - с. 96-101.

54. Насыров, Ю.С. Генетическая регуляция формирования и активности фотосинтетического аппарата // Физиология фотосинтеза / Под. ред. А.А. Ничипоровича - М.: Наука, - 1982, - с. 146-164
55. Николаева, М.К., и др. Влияние засухи на содержание хлорофилла и активность ферментов антиоксидантной системы в листьях 3-х сортов пшеницы, различающихся по продуктивности / М.К.Николаева, С.Н.Маевская, А.Г.Шугаев, [и др.] // Физиол. раст., - 2010, 57, № 1, - с. 94-102.
56. Петров, К.А. Сезонные изменения содержания фотосинтетических пигментов у многолетних травянистых растений криолитозоны / К.А.Петров, В.Е.Софронова, В.А.Чепалов, [и др.] // Физиол. раст., - 2010, 57, № 2, - с. 192-199.
57. Полевой, В.В. Протонные насосы и их функциональная роль / В.В.Полевой, Т.С.Саламатова // Итоги науки и техники, сер. физиол. Растений. - М., ВИНТИ, - 1980, 4, - с. 78-125.
58. Полесская, О.Г. Влияние солевого стресса на антиоксидантную систему растений в зависимости от условий азотного питания / О.Г.Полесская, Е.И.Каширина, Н.Д.Алехина // Физиол. раст., - 2006, 53, № 2, - с. 207-214.
59. Полесская, О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода / О.Г. Полесская. – М.: КДУ, 2007. – 140 с.
60. Прадедова, Е.В. Ферменты антиоксидантной защиты вакуолей клеток корнеплодов столовой свеклы / Е.В.Прадедова, О.Д.Ишеева, Р.К.Салаев // Физиол. раст., - 2011, 58, № 1,- с. 40-48.
61. Пронина, Н.А. Зависимость карбоангидразной активности клеток *Chlorella* от концентрации CO₂ / Н.А.Пронина, З.М.Рамазанов, В.Е.Семененко // / Физиол. раст., - 1981, 28, № 3, - с. 494-502.
62. Рогожин, В.В. Практикум по физиологии и биохимии растений / - СПб.: ГИОРД, - 2013, - 352 с.
63. Рогожин, В.В. Биохимия сельскохозяйственной продукции / В.В.Рогожин, Т.В.Рогожина. – СПб.: ГИОРД, - 2014. – 544с.

64. Романова, А.К. Биохимические методы изучения автотрофии у микроорганизмов / - М.: Наука, - 1980, - 160 с.
65. Романова, Е.В. Ферменты в антиоксидантной системе растений: супероксиддисмутаза / Е.В.Романова // Агро 21. - 2008, № 7–9, - с. 27–30.
66. Сааков, В.С. Особенности действия γ -излучения на тонкую структуру фотосинтетического аппарата; оценка характера нарушений *in vivo* с помощью производных спектров высоких порядков // Докл. РАН., - 2002, № 2, - с.265-271.
67. Санжарова, Н.И. Фундаментальные и прикладные аспекты применения радиационных технологий в сельском хозяйстве и пищевой промышленности / Н.И. Санжарова, Г.В. Козьмин, С.А. Гераськин // Применение химических веществ, ионизирующих и неионизирующих излучений в агробιοтехнологиях: Сборник докладов круглого стола в рамках XX Менделеевского съезда по общей и прикладной химии. - Обнинск: ФГБНУ ВНИИРАЭ, - 2016, с. 109–112.
68. Селье, Г. На уровне целого организма / - М.: Наука, - 1972. - 122 с.
69. Скулачев, В.П. Энергетика биологических мембран / - М.: Наука, - 1989, - 565 с.
70. Смоликова, Г.Н. Роль хлорофиллов и кароти-ноидов в устойчивости семян к абиотическим стрессорам / Г.Н.Смоликова, Н.А.Даман, О.В. Борискевич // Физиол. раст., - 2011, 58, № 6, - с. 817-825.
71. Соловченко, А.Е. Экранирование видимого и УФ излучения как фотозащитный механизм растений / Автореф. дис. доктора биол. наук. - Москва, - 2009, - 410 с.
72. Филиппов, Э.В. Радиочувствительность семян растений центральной Якутии к острому гамма-облучению / Э.В.Филиппов, Е.И.Троева // Растительный мир Азиатской России, - 2016, № 3(23), - с. 75–80.
73. Филиппова, Г.В. Влияние предпосевного γ -облучения семян костреча безостого (*Bromopsis inermis* Leys.) и люцерны серповидной (*Medicago*

- falcate* L.) на выживаемость в условиях высокой щелочности почв Центральной Якутии / Г.В. Филиппова, К.И. Ксенофонтова // Наука и образование. - 2009, № 2, - с. 77–80
74. Филиппова, Г.Г. Основы Биохимии растений: курс лекций / Г.Г. Филиппова, И.И. Смолич. – Мн.: БГУ, - 2004. – 136 с.
75. Хелдт, Г.В. Биохимия растений / - М.: Бином,- 2011, - 472 с
76. Чиркова, Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / СПб: Изд-во СПб ун-та, - 2002, - 244 с.
77. Чумикина, Л.В. Активность малатдегидрогеназы в прорастающем зерне тритикале / Л.В.Чумикина, Л.И.Абрамова, В.В.Колпакова, [и др.] // Физиология растений и генетика. - 2013, т. 45, № 5.
78. Чупахина, Г.Н. Природные антиоксиданты (экологический аспект): монография / Г.Н.Чупахина – Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта, - 2011-111 с.
79. Чупахина, Г.Н. Физиологические и химические методы анализа растений / Калининградский университет, - Калининград, - 2000, - 59 с.
80. Чхубианишвили, Е.И.и др. Структурно - функциональные особенности листьев луговых растений в условиях высокогорий Малого Кавказа / Е.И.Чхубианишвили, Ш.Ш.Чанишвили, Н.Ф.Качарава. [и др.] // Физиология и биохимия культ. растений, - 2009, 4, № 2, - с. 132-139.
81. Шанько, А.В., и др. Активность протонной помпы в растущей части корня кукурузы / А.В.Шанько, М.М.Месенко, О.И. Клычников, [и др.] // Биохимия, - 2003, 68, - с. 1639-1647.
82. Юдина, Р.С. Генетика и фенотипика малатдегидрогеназы растений // Вестник ВОГиС. - 2010, 14, № 2, - с. 243–254.
83. Abebe, T. Tolerance of mannitol accumulating transgenic wheat to water stress and salinity / T.Abebe, A.C.Gunzi, B. Martin, [et al.] // Plant Physiol., - 2003, № 131, - p. 1748-1755.

84. Agheleh, M., Nikham, V., Ebrahimzadeh, H., Razavin, Kh. Effect of salt stress on physiological and antioxidative responses on two species of *Salicornia* (*S. persica* and *S. europian*) / M.Agheleh, V.Nikham, H.Ebrahimzadeh, [et al.] // *Acta Physiol.Plant*, - 2011, 33, № 4, - p. 1261-1270.
85. Akram, M.S. Exogenous application of potassium dihydrogen phosphate can alleviate the adverse effects of salt stress on sunflower / M.S.Akram, M.Ashraf // *J. Plant Nutr.*, - 2011, 34, - p. 1041-1057.
86. Alamgir, A. Some aspects of mechanisms of NaCl stress tolerance in the seedlings of four rice genotypes / A.Alamgir, M.Musa, M.Yousuf Ali // *Bangladesh Journal of Botany*, - 2008, 36, № 2, - p. DOI: 10.3329/bjb.v36i2.1510.
87. Alija, A.J. Cytotoxic and genotoxic effects of β -carotene breakdown products on primary rat hepatocytes / A.J.Alija, N.Bresgen, O.Sommerburg, [et al.] // *Carcinogenesis*, - 2004, 25, № 5, - p. 827-831.
88. Aliyev, J.A. Genotypic variation for drought tolerance in wheat plants / J.A.Aliyev, I.M.Huseynova // - Chapter 2014, 6, - p. 151-169
89. Ambasht, P.K. Plant pyruvate kinase / P.K. Ambasht, A.M. Kayastha // *Biologia Plantarum*, - 2002, 45, № 1, - p. 1–10.
90. Amengual, J., Widjaja-Adhi, M.A., Rodriguez-Santiago, S. et al. Two carotenoid oxygenases contribute to mammalian provitamin A metabolism / J.Amengual, M.A.Widjaja-Adhi, S.Rodriguez-Santiago, [et al.] // *J.Biol. Chem.*, - 2013, 288, - p. 34081-34096.
91. Amirjani, M.R. Effect of salinity stress on growth, mineral composition, proline content, antioxidant enzymes of Soybean // *American Journal of Plant Physiol.*, - 2010, 5, № 6, - p. 350-360.
92. Anthony, T. Plant intelligence // *Naturwissenschaften*. - 2005, 92, - p. 401–413
93. Asada, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // *Plant Physiol.*, - 2006, 141, - p.391-396.

94. Asada, K. The water-water cycle in chloroplast: Scavenging of Active Oxygens and Dissipation of Excess Photons / K.Asada // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, - 1999, 50, - p. 601–639.
95. Ashraf, M. The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant processes and salt tolerance / M.Ashraf, N.Akram, R.Arteca, [et al.] // *Crit Rev Plant Sci.*, - 2010, 29, - p. 1-29.
96. Ashraf, M. Effect of gamma rays on M1 generation in Basmati rice. Pak / M.Ashraf, M.Cheema, Z.Qamar // *J. Bot.*, - 2003, 35, № 5, - p. 791-795.
97. Ashraf, M. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants / M.Ashraf, P.J.C.Harris // *Plant Sci.*, -2004, 166, - p. 3-16.
98. Bailey-Serres, J. The dynamic plant: Capture, transformation and management of energy / J.Bailey-Serres, R.Pierik, A.Ruban, [et al.] // *Plant Physiol.*, - 2018, 176, - p. 961-966.
99. Bailly C. Catalase activity and expression in developing sunflower seeds as related to drying / C.Bailly, J.Leymarie, A.Lehner, [et al.] // *Journal of Exp. Bot.*, - 2004, 55, № 396, - p. 475–483.
100. Bais, A.F. Environmental effects of ozone depletion, V radiation and interactions with climate change / A.F.Bais, R.M.Lucas, J.F. Bornman, [et al.] // *Photochemical and Photobiological Sciences*, - 2018, 12, - p. 127-179.
101. Banzet, N. Accumulation of small heat shock proteins, including mitochondrial HSP22, induced by oxidative stress and adaptive response in tomato cells / N.Banzet, C.Richard, Y.Deveaux, [et al.] // *Plant Journal*, - 1998, 13, - p. 519–527.
102. Barnes, P.W. The importance and direction of current and future plant-UV research: break-out session discussions at the UV4Plants Network Meeting in Bled / P.W.Barnes, M.A K.Jansen, G.I.Jenkins, [et al.] // *UV4Plants Bulletin*. Helsinki, Finland, - 2018, 2, - p. 19–32.
103. Bartels, D. Drought and Salt Tolerance in Plants / D.Bartels, R.Sunkar // *Critical Reviews in Plant Sciences*. - 2005, 24, - p. 23-58.

104. Bassi, R. Chlorophyll binding proteins with antenna function in higher plants and green algae / R.Bassi, F.Rigoni, G.M.Giacometti // Photochem. Photobiol., - 1990, 52, - p. 1187-1206.
105. Bates, L.S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L.S.Bates, R.P.Waldren, I.D.Teare, // Plant and Soil, - 1973, 39, - p. 205-207.
106. Baud, S. Function of plastidial PK-ses in seeds of *A. thaliana* / S.Baud, S.Wuileme, B.Dubreucq [et al.] // The Plant Journal, - 2007, 52, - p. 405-419.
107. Bela, K. Plant glutathione peroxidases: Emerging role of the antioxidant enzymes in plant development and stress responses / K.Bela, E.Horvath, L Szabados, [et asl.] // Journal of Plant Physiol., - 2015, 176, - p. 192–201
108. Bohnert, H. Adaptations to environmental stresses / H.Bohnert, D.Nelson, R.Jensen // Plant Cell, - 1995, 7, - p. 1099–1111.
109. Borzouel, A. Effects of gamma radiation on germination and physiological aspects of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings / A.Borzouel, M.Kafi, H.Khazaei, [et al.] // Pakistan J. Bot.,- 2010, 42, № 4, - p. 2281-2290.
110. Boyer, J. Plant productivity and environment potential for increasing crop plant productivity, genotypic selection // Science, - 1982, 218, - p. 443-448.
111. Breusegem, F.V. The role of active oxygen species in plant signal transduction // Plant Science, - 2001, 161, - p. 405–414.
112. Bruns, S. Light and electron-microscope studies on leaves of several potato cultivars after application of salt at various developmental stages / S.Bruns, C.Hecht-Buchholz // Potato Res., - 1990, № 33, - p. 33-41.
113. Calabrese, E.J. Hormesis and plant biology / E.J.Calabrese // Environmental Pollution, - 2009, 157, - p. 42–48.
114. Calabrese, E.J. Hormetic mechanisms / E.J.Calabrese // Critical Reviews in Toxicology, - 2013, 43, № 7, - p. 580–606.
115. Calabrese, E.J. The hormesis database: The occurrence of hermetic dose responses in the toxicological literature / E.J.Calabrese, R.B.Blain // Regulatory Toxicology and Pharmacology, - 2011, 61, - p. 73–81.

116. Camp, P.J. Some kinetic and regulatory properties of the pea chloroplasts dehydrogenase complex / P.J.Camp, J.A.Miornyk, D.D.Randall // BBA: Bioenergetic, - 1988, 933, № 2, - p. 269.
117. Camp, P.J. Purification and characterization of the pea chloroplasts pyruvate dehydrogenase complex / P.J.Camp, D.Randall // Plant Physiol., - 1985, 77, № 3, - p. 571.
118. Casano, L.M. Inactivation and degradation of CuZn-SOD by active oxygen species in wheat chloroplasts exposed to photo-oxidative stress / L.M.Casano, L.D.Gomez, H.R.Lascano, [et al.] // Plant Cell Physiol., - 1997, 38, - p. 433-440.
119. Chang, C.S. Reactive oxygen species scavenging activities in a chemiluminescence model and neuroprotection in rat pheochromocytoma cells by astaxanthin, betacarotene, and canthaxanthin. Kaohsiung / C.S.Chang, C.L.Chang, G.H.Lai // J. Med. Sci., - 2013, 29, - p. 412-421.
120. Chaves, M.M. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell / M.M.Chaves, J.Flexas, C.Pinheiro // Annals of Botany. - 2009, 103, - p. 551-560.
121. Chawla, S. Salinity induced oxidative stress and antioxidant system in salt-tolerant and-self-sensitive cultivars of rice (*Oryza sativa*) / S.Chawla, S.Jain, V.Jain // J. of plant Biochem. and Biophys., - 2013, №, 22, - p. 27-34.
122. Christa, Testerink. Root morphology changes upon salt stress / Ch. Testerink // Plant Physiology Preview, - 2014, as DOI:10.1104/pp.114.248963
123. Christmann, A. Are GTGs ABA's biggest fans? / A.Christmann, E.Grill // Cell, - 2009, 136, - p. 21-23.
124. Christopher, R.B. Maize drought tolerance: Potential improvement through arbuscular mycorrhizal symbiosis? / R.B.Christopher, J.V. Tony // Field Crops Res. - 2008, 108, - p. 14-31.
125. Claudivan, F. Morpho-physiological responses of cowpea leaves to salt stress / F.Claudivan, J.O.,Lacerda, C.A.Luiz, [et al.] // Braz. J. Plant Physiol. – 2006, 18, № 4, Londrina

126. Costa, M.M.R. Molecular cloning and characterization of a vacuolar class in peroxidase involved in the metabolism of anticancer alkaloids in *Catharanthus roseus* / M.M.R.Costa, F.Hillion, P.Duarte, [et al.] // *Plant Physiol.*, - 2008, 146, - p. 403-417.
127. Dall'Osto, L. Zeaxanthin protects plant photosynthesis by modulating chlorophyll triplet yield in specific light-harvesting antenna subunits / L.Dall'Osto, N.E.Holt, S.Kaligotla, [et al.] // *J. Biol. Chem.*, - 2012, 287, - p. 41820-41834.
128. Davenport, R. Control of sodium transport in durum wheat / R.Davenport, R.James, A.Zakrission-Plogander, [et al.] // *Plant Physiology*, - 2005, 137, - p. 807-818.
129. Debnam, P.M. Subcellular distribution of enzymes of the oxidative pentose phosphate pathway in root and leaf tissues / P.M.Debnam, M.J.Emes // *Journal of Exp. Bot.*, - 1999, 50, № 340, - p. 1653–1661.
130. Dietz, K. T. Novel regulators in photosynthetic redox control of plant metabolism and gene expression / K.Dietz, T.Pfannschmidt // *Plant Physiology.*, - 2011, 155, - p. 1477–1485.
131. Dimroth, P. Coupling mechanism of the oxaloacetate decarboxylase Na⁺-pump / P.Dimroth, P.Jockel, M.Schmid, // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics.* - 2001, 1505, № 1, - p. 1-14.
132. Dyson, H.I.T. Population and food. Global trends and future prospects // *European Journal of Population*, - 1999, 15, - p. 203-204.
133. Efterpi, C. Functional properties of carotenoids originating from algae / C.Efterpi, B.Eleftherios, Ilias, G., [et al.] // *J. of the Science of Food and Agriculture*, - 2012, 93, Issue 1, - p. 5-11.
134. Ellouzi, H. Early effects of salt stress on the physiological and oxidative status of *Cakile maritima* (halophyte) and *Arabidopsis thaliana* (glycophyte) cell / H.Ellouzi, H.K.Ben, S.Munne-Bosh, [et al.] // *J. Physiol. Plant.*, - 2011, 142, № 2, - p. 128-138.

135. El-Siddig, K., Luders, P. Interactive effects of nitrogen nutrition and salinity on reproductive growth of apple trees / K.El-Siddig, P.Luders // Gartenbauwiss, - 1994, № 59, - p. 127-31.
136. Elster, E.F Mechanisms of oxygen activation in different compartments of plant cell // American society of plant physiologist, -1991, - p. 13-25.
137. Elzbieta, K. Ascorbate-glutathione cycle and biotic stress tolerance in plants, ascorbic acid in plant growth / K.Elzbieta, T.Kopczewski, J. Chojak-Koźniewska // Development and Stress Tolerance: - 2017, - p. 201-231.
138. Fatemeh, D. Physiological responses to NaCl stress in three wild spesies of pototo *in vitro* / D.Fatemeh, A.Javad, K.Manoucheri // Acta. Physiol. Plant., - 2010, 32, № 1, - p. 91-101.
139. Fernands, C. Water status and leaf area production in water and nitrogen stressed cotton / C.Fernands, K.Meinnes, T.Cothern // Crop Science. - 1996, 36, - p. 1224-33.
140. Flexas, J. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress / J.Flexas, J.Bota, J.Galme's, [et al.] // Physiologia Plantarum, - 2006, 127, - p. 343–352.
141. Foyer, C. Redox sensing and sgnalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria / C.Foyer, G.Noctor // Physiologia Plantarum, - 2003, 119, - p. 355-364.
142. Friske, W. Biophysical limitation of cell elongation in cereal leaves // Annals of Botany, - 2002, 90, - p. 157-167.
143. Geraskin, S.A. Modification of γ -irradiation of seeds of barley plant development in the early stages of ontogenesis / S.A.Geraskin, R.S.Churyukin, E.A.Kazakova // Radiation biology. Radioecology. -2015, 55, № 6, - p. 607-615.
144. Giersch, C. Intracellular metabolite gradiends and flow of carbon during photosynthesis of leaf protoplasts / C.Giersch, H.Heber, G. Kaiser, [et al.] // Arch. Biochem. Biophys., - 1980, 205, № 2, - p. 246.

145. Gill T. Over-expression of *Potentilla* superoxide dismutase improves salt stress tolerance during germination and growth in *A. thaliana* / T.Gill, S.R Kumar, P.S.Ahuja, [et al.] // J. Plant Genetics and Transgenics, - 2010, 1, № 1, - p. 1-10.
146. Gitelson, A., Solovchenko, A. Non-invasive quantification of foliar pigments: possibilities and limitations of reflectance- and absorbance-based approaches / A.Gitelson, A.Solovchenko // J. Photochemistry and Photobiology B: Biology, - 2018, 178, - p. 537-544.
147. Gondim, F.A. Catalase plays a key role in salt stress acclimation induced by hydrogen peroxide pretreatment in maize / F.A Gondim, E.Gomes-Filho, J.Costa, [et al.] // Plant Physiol. and Biochem. - 2012, 56, - p. 62–71.
148. Gorham, J., Wyn Jones, R.G., Bristol, A. Partial characterization of the trait for enhanced K^+ - Na^+ discrimination in the D genome of wheat / J.Gorham, R.G.Wyn Jones, A. Bristol // Planta, - 1990, 180, - p. 590-597.
149. Guliev, N.M. Purification, properties, and localization of two carbonic anhydrase from *Amaranthus cruentus* leaves / G.G.Babaev, Sh.M.Bairamov, [et al.] // Russian Journal of Plant Physiology, - 2003, 50, № 2, - p. 213-219.
150. Guliyeva, N.R. The study of biometric indicators of the bean plant in the condition of salt and radiation stress / J.R. Orucova, H.G. Babayev // Journal of Radiation Researches, -2019, 6(1), -p. 70-75
151. Guliyeva, N.R. The effect of various γ -ray doses on the development dynamics of bean (*Phaseolus*) plants grown from seeds exposed to pre sowing irradiation // Journal of Radiation Researches, -2020, 7, №1, -p. 17-26
152. Guliyeva, N. Comparative study of the effects of radiation and salt stresses on the activity of oxaloacetate decarboxylase in leaves of common bean / E.Jafarov, H.Babayev // International Journal of Botany Studies, -2020a, 5(3), - p. 269-273
153. Guliyeva, N.R. Effect of various radiation doses on the pyruvate kinase activity in common bean leaves / E.S.Jafarov, H.G.Babayev // Reports of ANAS, - 2020b, v. LXXVI, № 3-4, -p. 79-83

154. Guliyeva, N.R. Comparative study of some pyruvate and oxalacetate metabolism enzymes in common bean leaves under combined effect of radiation and salt / H.G. Babayev, E.S.Jafarov // International Journal of Botany Studies, -2021, 6(3), -p. 485-488
155. Guliyeva, N.R. Comparative study of catalase, pyruvate kinase, oxaloacetate decarboxylase, NAD-malate dehydrogenase activities in leaves and activity of H⁺-pumps in roots bean plants exposed to salt stress / E.S. Jafarov, H.G. Babayev // Advanced Studies in Biology, -2020c, 12(1), -p. 1-7
156. Hammad, A.K. Vegetative and reproductive growth of salt-stressed chickpea are carbon-limited: sucrose infusion at the reproductive stage improves salt tolerance / A.K.Hammad, K.H.M.Siddique, T.D.Colmer // Journal of Experimental Botany Advance Access published May 2, 2016,
157. Hasan Korkmaz, Alper Durmaz. Responses of plants to abiotic stress factors / Alper Durmaz // GÜFBED/GUSTIJ, - 2017, 7, № 2, - p. 192-207.
158. Hasanuzzaman, M., et al. Glutathione in plants: biosynthesis and physiological role in environmental stress tolerance / K.Nahar, I.A.T.Taufika, [et al.] // Physiol Mol Biol Plants, - 2017, 23, № 2, - p. 249–268.
159. Hasanuzzaman, M. Regulation of ascorbate-glutathione pathway in mitigating oxidative damage in plants under abiotic stress / M.Hasanuzzaman, I.A.Taufika, P.Khursheda, [et al.] // Antioxidants, - 2019, 8, № 9, - p. 384.
160. Hasegawa, P.M. Plant cellular and molecular responses to high salinity / R.Bressan, J.Zhu [et al.] // Plant Physiol., - 2000, 51, - p. 463-499.
161. Hatch, M.D. Mechanism of C₄-photosynthesis in *Chloris gayana*: Pool sizes and kinetics of ¹⁴CO₂ incorporation into 4-carbon and 3-carbon intermediates // Arch. Biochem. Biophys., - 1979, 194, № 4, - p. 117.
162. Hatch, M.D. NADP-specific malate dehydrogenase and glycerate kinase in leaves and evidence for their location in chloroplasts / M.D.Hatch, C.R Shlack, // Biochemical and Biophysical Research Commun., - 1969, 34, - p. 589-593.
163. Hatsch, M. A specific translocator for oxaloacetate transport in chloroplasts /

- L.Droscher, H.I. Flugge, [et al.] // FEBS Lett. - 1984, 178, № 1, - p. 15.
164. He, W. Chemistry of Biomimetic mixed valence oxomanganese-based materials mimicking photosynthetic water splitting. Edited by Allakhverdiev S.I., Rubin A.B., Shuvalov V.A. Contemporary problems of Photosynthesis. Moscow, - 2014, 1, - p. 381-405.
165. Heber, U. Metabolite exchange between chloroplasts and cytoplasm // Ann. Rev. Plant Physiol., - 1974, 25, - p. 393.
166. Hernandez-M. E. Cis carotenoids: colorful molecules and free radical quenchers / A.Galano, A. Martinez, // J. Phys. Chem. B., - 2013, 117, - p. 4050-61.
167. Hodges, D.M. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds / J.M.DeLong, C.F.Forney, [et al.] // Planta, - 1999, 207, - p. 604-611.
168. Hong, Y. Multicultural Minds: A dynamic constructivist approach to culture and cognition / M.Morris, C.Chiu, [et al.] // American Psychologist, - 2000, 55, - p. 709.
169. Hu, Y. Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants / U.Schmidhalter, // J. Plant Nutr. Soil Sci., - 2005, 168, - p. 541-49.
170. Huseynova, I.M. Hydrogen peroxide generation and antioxidant enzyme activities in the leaves and roots of wheat cultivars subjected to long-term soil drought stress, Springer / D.R.Aliyeva, A.Ch.Mammadov, [et al.] // Photosynthesis Research, - 2015, 125, № 1-2
171. Inoue, M., Li, X. Highly active and stable oxaloacetate decarboxylase Na⁺-pump complex for structural analysis / X.Li, // Protein Expression and Purification., - 2015, 115, - p. 34-38.
172. Ivanishchev, V.V. The transformation of oxaloacetate with enzymes from chloroplasts of C₃-plants / Proc. V Intern. Youth Symp. Plant metabolism regulation. Sofia. - 1991, - p. 88-95.
173. Iyengar, E.R. Reddy, M.P. Photosynthesis in highly salt tolerant plants. USA:

- Marshal Dekar and Betan Rose, -1996, -909 p.
174. Jafarov E.S. Role of Pre-Sowing Gamma-Irradiation of Seeds in the Salt-Resistance of *Phaseolus vulgaris* L. / N.R. Guliyeva, H.G. Babayev, G.A. Gojaeva, G.A. Mamedova // Journal of Stress Physiology and Biochemistry, - 2020, 16(3), -p. 116-125
175. Jager, T. Hormesis on life-history traits: is there such thing as a free lunch? / A.Barsi, V.Ducrot // Ecotoxicology, - 2013, 22, - p. 263–270.
176. Jaleel, C.A. et al. Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits / P.Manivannan, G.M.A.Lakshmanan, [et al.] // Colloids and Surfaces B-iointerface. - 2008, 61, - p. 298-303.
177. Jan, S. Effect of gamma radiation on morphological, biochemical, and physiological aspects of plants and plant products / T.Parween, T.O.Siddiqi, [et al.] // Environmental Reviews, - 2012, 20, - p. 17–39.
178. Johari-Pireivatlou, M. Effect of soil water stress on yield and proline content of four wheat lines // Africanian Journal of Biotechnology. - 2010, 9, - p. 36-40.
179. John, T. Landrum. Editor(s): Carotenoids: Physical, Chemical, and Biological Functions and Properties / Part V. Antioxidant and photoprotection functions and reactions involving singlet oxygen and reactive oxygen species, - 2009, CRC Press, - 568 p.
180. Joseph, B. Development of salt stress-tolerant plants by gene manipulation of antioxidant enzymes / D.Jini, // Asian J. Agric., - 2011, 5, - p.17-27.
181. Katiyer, S. Salinity-induced accumulation of polyamines in germinating rice seeds differing in salt tolerance / Dubey, // Trop. Sci., 1990, № 30, - p. 229-240.
182. Kawai, S. / H.Suzuki, K.Yamamoto, [et al.] // Appl. Environ. Microbiol. - 1996, 62, - p. 2692-2700.
183. Ke, B. Photosynthesis: Photobiochemistry and photobiophysics, - 2001, - 763 p. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

184. Kibinza, S. Catalase is a key enzyme in seed recovery from ageing during priming / J.Bazin, C.Bailly, [et al.] // *Plant Science*, - 2011, 181, - p. 309–315.
185. Kilambi, H.V. Chromoplast-specific carotenoid associated protein appears to be important for enhanced accumulation of carotenoids in hp1 tomato fruits / R.Kumar, R.Sharma, [et al.] // *Plant Physiol.*, - 2013, 161, - p. 2085-2101.
186. Kim, J.H. Alterations in the photosynthetic pigments and antioxidant machineries of red pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings from gamma-irradiated seeds / M.H.Baek, B.Y.Chung, [et al.] // *J. Plant Biotechnol.*, - 2004, 47, № 2, - p. 314-321.
187. Kobayaschi, Y. Regulation of adenylate levels in intact Spinach chloroplasts / Y.Inoue, Furuya, [et al.] // *Planta*, - 1979, 147, № 1, - p. 68-75.
188. Kumar, C. Changes in lipid peroxidation and lipolytic and free-radical scavenging enzyme during aging and sprouting of potato (*Solanum tuberosum* L.) seed-tubers / N.Knowles, // *Plant Physiol.*, - 1993, 102, - p. 115-124.
189. Laemmly, U.K. Cleavage of structural proteins during assembly of the head of bacteriophage T₄ // *Nature*, - 1970, 77, № 4, - p. 680-683.
190. Lamb, C. The oxidative burst in plant disease resistance / R.A.Dixon // *Ann. Rev. of Plant Physiol. and Plant Mol. Biol.* - 1997, 48, - p. 251-275.
191. Lehninger, A. Principles of Biochemistry (5th ed.) / - New York, NY: W.H. Freeman and Company. - 2008, - p. 528.
192. Li, L. Chloroplast biogenesis and carotenoid accumulation / H.Yuan, // *Arch. Biochem. Biophys.*, - 2013, 539, - p. 102-109.
193. Lietzan A.D. Functionally diverse biotin-dependent enzymes with oxaloacetate decarboxylase activity / M.St Maurice, // *Archives of Biochemistry and Biophysics. Cofactor , catalysis.* - 2014, 544, - p. 75-86.
194. Ling, A.P.K. Physiological Responses of Citrus sinensis to Gamma Irradiation / A.P.K.Ling, J.Y. Chia, S.Hussein, [et al.] // *World Applied Sciences Journal*, - 2008, 5, № 1, - p. 12-19.

195. Lui, A.R. / Zhang, Y.B., Chen, D.K., [et al.] // Bull. Bot. Res., - 2006, 26, № 2, - p. 216-221 (Çin dilində).
196. Magyar, A. Neutral carotenoid radicals in photoprotection of wild - type *Arabidopsis thaliana* / M K.Bowman, P.Molnar, [et al.] // J. Phys. Chem. B., - 2013, 117, - p. 2239-2246.
197. Mamoru, M. Carotenoids in photosynthesis: absorption, transfer and dissipation of light energy / K.Tetzuya, // Pure and Appl. Chern., - 1991, 63, №. 1, - p. 123-130.
198. Mancini, A. Oxidative stress as DNA damage in different transgenic tobacco plants / A.M.Buschini, F.M.Restivo, [et al.] // Plant Sci., - 2006, 170, № 4, - p. 845-852.
199. Mann, T. Hemocuprein and hepatocuprein copper-protein compounds of blood and liver in mammals / D.Keilin, // Proc. R. Soc. Lond. B. - 1938, 126, - p. 303-315.
200. Mansour, A.E.M. Effect of some organic acids on alleviating the adverse effects of salinity on El-Hamawy apricot seedlings / F.F.Ahmed, A.M. Ragab, [et al.] // Eryp. J. Hort., - 1998, 25, № 3, - p. 359-369.
201. Marcelis, L. Effect of salinity on growth, water use and nutrient use in radish (*Raphanus sativus* L.) / J.Van Hooijdonk, // Plant Soil, - 1999, № 215, - p. 57-64.
202. Marschner, H. Mineral nutrition of higher plants. - UK: Academic press. - 1995, - 889 p.
203. Mackerness, S.A.H. Effects of Supplementary Ultraviolet-B Radiation on Photosynthetic Transcripts at Different Stages of Leaf Development and Light Levels in Pea (*Pisum sativum* L.): Role of Active Oxygen Species and Antioxidant Enzymes / S.Lynn Surplus., R.Brian, [et al.] // Photochemistry and Photobiology, - 1998, 68 (1), - p. 88-96.
204. Mauromicale, G. Salinity and temperature effects on germination, emergence and seedling growth of globe artichoke / P.Licandro, // Agronomie, - 2002, 22, -

p. 443-450.

205. Meinke, M. Influence of dietary carotenoids on radical scavenging capacity of the skin and skin lipids / A.Friedrich, K.Tscherch, [et al.] // Eur. J. Pharm. Biopharm., - 2013, 84, - p. 365-373.
206. Melendez, M. Carotenoid pigments: structural and physico chemical considerations / I.Vicario, F.Heredia, // Arch. Lat.am. Nutr., - 2007, 57, - p. 109-17.
207. Melki, M. Studies the effects of low dose of gamma rays on the behavior of *Chickpea* under various conditions / D.Salami, // Pak. J. Biol. Sci., - 2008, 11, № 19,- p. 2326-2330.
208. Meloni, D.A. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in Cotton under salt stress / M.A.Oliva, C.A.Martinez, [et al.] // Environ. Exp. Bot., - 2003, 49, - p. 69-76.
209. Mhamdi. A. Catalase function in plants: a focus on Arabidopsis mutants as stress-mimic models / G.Queval, S.Chaouch, [et al.] // J. Exp. Bot., - 2010, doi: 10.1093/jxb/erq282.
210. Miflin, B. Crop improvement in the 21st century // Journal of Exp. Botany, - 2000, 51, - p. 1-8.
211. Minarik, P. Malate Dehydrogenases. Structure and Function // Gen. Physiol. Biophys., - 2002, 21, - p. 257–265.
212. Mittler R. Oxidative stress, antioxydants and stress tolerance // Trends Plant Sci., - 2002, 7, - p. 405-409.
213. Mohammad, M. Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition / R.Shibli, M. Ajouni, [et al.] // J. Plant Nutr., - 1998, № 21, - p. 1667-1680.
214. Mohammadkhani, N. Drought-induced accumulation of soluble sugars and proline in two maize varieties / R.Heidari, // World Appl. Sci. J. - 2008, 3, - p. 448-453.

215. Mueller, L. Antioxidant activity of beta-carotene compounds in different in vitro assays / V.Boehm, // *Molecules*, - 2011, 16, - p. 1055-1069.
216. Munns, R. Strategies for crop improvement in salina soil. In Ashraf M., Ozturk M., Athar HR (eds). *Salinity and water stress improving crop efficiency*, v. 44, *Taska for vegetation sci.* Springer, Berlin, - 2009, - p. 99-110.
217. Munns, T. Mechanisms of salinity tolerans / M.Tester, // *Annu Rev Plant Biology*. - 2008, 59, - p. 651-681.
218. Munoz, M.E. Pyruvate kinase: current status of regulatory and functional properties / E.Ponce // *Comparative Biochem. and Physiol., Part B*, - 2003, 135, - p. 197–218.
219. Murata, N. Photoinhibition of photosystem II under - Laun F, Sallanon H. *Physiology* / S.Takanashi, Y.Nishiyama, [et al.] // *Mol Biol Plants*, - 2014, № 20, - p.,15-19.
220. Muscolo, A. The effect of phenols on respiratory enzymes in seed germination respiratory enzyme activities during germination of *Pinus laricio* seeds treated with phenols extracted from different forest soils // *Plant Growth Regulation*, - 2001, 35, - p. 31– 35.
221. Musrati, R.A. Malate Dehydrogenase: Distribution, Function and Properties // *General Physiology Biophysics*, - 1998, 17, - p. 193– 210.
222. Nakaune, M. Molecular and physiological dissection of enhanced seed germination using short-term low-concentration salt seed priming in tomato // *Plant Physiol. Biochem.*, - 2012, № 52, - p. 28–37.
223. Nico D.S. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms / Danny G. // *Plant, Cell and Environ.*, - 2014, 37, - p. 1–18.
224. Nishiyama, Y. Mechanisms of the protection of photosystems from environmental stress // *Plant Cell Physiol.*, - 2005, 46, - p. 6-16.
225. Noctor, G. Glutathione in plants: an integrated overview / A.Mhamdi, S.Chaouch, [et al.], // *Plant and Cell Environ.*, - 2012, 35, - p. 454-484.

226. Noreen, Z. Salt induced regulation of some key antioxidant enzymes and physio-biochemical phenomena in five diverse cultivars of turnip (*Brassica rapa* L.) / M.Ashraf, N.A.Akram, // J. Agron. and Crop Sci., - 2010, 196, № 4, - p. 273-285.
227. Okuma, E. Effects of exogenous application of proline and betaine on the growth of tobacco cultured cells under saline conditions / Y.Murakami, Y.Shimoishi, [et al.] // Soil and Plant Nutrition - 2004, 50, - p. 1301-1305.
228. Ouyang, B. Identification of early salt stress response genes in tomato root by suppression subtractive hybridization and microarray analysis / T.Yung, H.Li, [et al.] // J Exp Bot., - 2007, 58, - p. 507-520.
229. Page, A.L. Deficiencies and toxicities of trace elements / A.C.Chang, D.C.Adriano, // Agric. Salinity Asses. Manage., - 1990, № 71, - p. 138-160.
230. Parida, A.K. Salt tolerance and salinity effects on plants / A.B.Das, // Ecotoxic. Environ. Safety, - 2005, № 60, - p. 324-349.
231. Peng, Z. Reciprocal regulation of D1 - pyrroline-5-carboxylate synthetase and proline dehydrogenase genes control levels during and after osmotic stress in plants / Q.Lu, D.Verma, // Mol Gen Genet., - 1996, 253, - p. 334-341.
232. Psencik, J. Structural and functional roles of carotenoids in chlorosomes / J.B.Arellano, A.M.Collins, [et al.] // J. Bacteriol., - 2013, 195, - p. 1727-1734.
233. Qin, W. Effect of salt stress on germination percentage of plant chewing and enzyme activity in seeds *Cydonia oblonga* / J.Han, // Agr. Sci., - 2009, 46, № 1, - p. 23-27.
234. Raju, M. Carotenoid composition and vitamin A activity of medicinally important green leafy vegetables / S.Varakumar, R.Lakshminarayana, [et al.] // Food Chem., 2007, v. 101, pp. 1598-1605
235. Ranjbar, A. Chlorophyll fluorescence performance of sweet almond (*Prunus dulcis* Mill.) in response to salinity stress induced by NaCl / R.Samson, P.Vandamme, // Photosynthetica, - 2006, 44, № 4, - p. 513-522.

236. Rawson, H.M. An examination of selection criteria for salt tolerance in wheat, barley and triticale / R.A.Richards, R.Munns, // Aust J Agric Res. 1988, v. 39, p. 759–772.
237. Reiland, S. Large-scale Arabidopsis phosphoproteome profiling reveals novel chloroplast kinase substrates and phosphorylation networks / G.Messerli, K Baerenfaller, [et al.] // Plant Physiol., - 2009, 150, - p. 889–903.
238. Rewald, B. Influence of salinity on root hyd-raulic properties of three olive varieties / C.Leuschner, Z.Wiesman, [et al.] // Plant Biosyst., - 2011, 145, - p. 12-22.
239. Rewald, B. Salt stress effects on root systems of two mature olive cultivars / S.Rachmilevitch, J.E.Ephrath, // Acta Hortic, - 2011b, 888, - p. 109-128.
240. Rewald, B. Phenotypic plasticity and water flux rates of Citrus root orders under salinity /E.Raveh, T.Gendler, [et al.] // J Exp. Bot., - 2012, 63 (7), -p. 2717-27
241. Riccardi, F. Protein changes in response to progressive water deficit in maize / P.Gazeau, De Vienne, // Plant Physiol., - 2000, 11, - p. 1253-1263.
242. Rodrigues, E. Carotenoids and phenolic compounds from Solanum sessiliflorum, an unexploited Amazonian fruit, and their scavenging capacities against reactive oxygen and nitrogen species / L.R.Mariutti, A.Z.Mercadante, // J. Agric. Food Chem., - 2013, 61, - p. 3022-3029.
243. Roughan, H.G. Acetate in the preferred substrate for long-chain fatty acid synthesis in isolated Spinach chloroplasts / R.Holland, C.R.Slack, // Biochem. J., - 1979, 184, № 3, - p. 565-569.
244. Sairam, R.K. Changes in antioxidant activity in subcellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress / G.C.Srivastava, // Plant Sci., - 2002, № 162, - p. 897-904.
245. Sandor, S. The legacy of Hans Selye and the origins of stress research: / Y.Tache, A.Somogyiș / A retrospective 75 years after his landmark brief “Letter“ to the Editor of Nature Stress, - 2012, 15, № 5, - p. 472–478.

246. Sauer, U. The PEP-pyruvate-oxaloacetate node as the switch point for carbon flux distribution in bacteria / B.J.Eikmanns, // FEMS Microbiology Reviews, - 2005, 29, № 4, - p. 765-94.
247. Scheibe, R. NADP-malate dehydrogenase in C₃-plants. Regulation and role of a light-activated enzymes // Physiol. Plant, - 1987, 71, № 3, - p. 393.
248. Scheibe, R. Comparison of NADP-malate dehydrogenase activation, QA reduction and O₂ evolution in spinach leaves / M.Stitt, // Plant Physiol. Biochem., - 1988, 26, - p. 473-481.
249. Schmitz-Eiberger, M. UV-B-radiation: Influence on antioxidative components in *Phaseolus vulgaris* leaves / G.Noga, // J. Appl. Bot., - 2001, 75, - p. 210-215.
250. Sedmak, J.J. A rapid, sensitive, and versatile assay for protein using coomassie Brilliant Blue G-250 / S.E. Grossberg, // Annals of Biochem., - 1977, 79, - p. 544-552.
251. Selye, H. Stress and disease. Science, - 1955, 122, - p. 625–631.
252. Selye, H. Stress and general adaptation syndrome. British Medical J., - 1950
253. Shahpiri, A. From proteomics to structural studies of cytosolic / Mitochondrial-type thioredoxin systems in Barley seeds / B.Svensson, C.Finnie // Molecular Plant, - 2007, 2, № 3, - p. 378–389.
254. Sharma, K.D. (1990) Effect of chloride and sulphate type of salinity on some metabolic drifts in Chickpea, *Cicer arietinum* / K.S.Datta, S.K.Varma, // Ind. J. of Exp. Biology, - 2004, 28, № 9, - p. 890-898.
255. Shibli, R.A. Growth, osmotik adjustment and nutrient acquisition of bitter almond under induced sodium chloride salinity in vitro / M.A.Shatnawi, I.Q.Swaidat, // Comm. Soil Sci. Plant Anal., - 2003, № 34, - p. 13-14.
256. Shinozaki, K. Gene network involved in drought stress response and tolerance / K.Yamaguchi-Shinozaki, // Journal Exp. Bot., - 2007, № 58, - p. 221-227.
257. Sims, D. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages / J.Gamon, // Remote Sensing of Environment, - 2002, 81, - p. 337-354.

258. Sio-Se Marde, A., et al. Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions / A.Ahmadi, K.Pustini, [et al.] // *Field Crop Res.* – 2006, 98, - p. 222-229.
259. Sotiropoulos, T.E. Effect of NaCl and CaCl₂ on growth and contents of minerals, chlorophyll, proline and sugars in apple rootstock M4 cultured in vitro // *Biologia Plantarum*, - 2007, 51, № 1, - p. 177-180.
260. Sozer, O. Proteins, glycerolipids and carotenoids in the functional photosystem II architecture / M.Kis, Z.Gombos, [et al.] // *Front Biosci.*, - 2011, 16, - p. 619-643.
261. Spalding, M.H. Membrane-associated polypeptides induced in *Chlamidomonas* by limiting CO₂ concentration / M.Jeffrey, // *Plant Physiol.*, - 1989, 89, № 1, - p. 133-137.
262. Stark, M. Hormesis, Adaptation, and the Sandliper Model // *Critical Reviews in Toxicology*, - 2008, 38, - p. 641–644.
263. Stepien, P. Antioxidant defense in the leaves of C₃ and C₄ plants under salinity stress / G.N.Klobus, // *Physiologia Plantarum*, - 2005, № 125, - p. 31-40.
264. Studer, R. Crystal structure of the carboxyltransferase domain of the oxaloacetate decarboxylase Na⁺ pump from *Vibrio cholera* / P.Dahinden, W.W.Wang, [et al.] // *J of Mol. Biol.*, - 2007, 367, № 2, - p. 547-557.
265. Subbarao, G.V. Glycine betaine accumulation, ionic and water relations of red-beet at contrasting levels of sodium supply / R.M. Wheeler, L.H.Levine, [et al.] // *J. Plant Physiol.*, - 2001, № 158, - p. 767-776.
266. Sun, F. Salt modulates gravity signaling pathway to regulate growth direction of primary roots in *Arabidopsis* / W.Zhang, H.Hu, [et al.] // *Plant Physiol.*, - 2008, 146, № 1, - p. 178-88.
267. Sun, J.B. Effects of salt stress on mulberry seedlings growth, leaf water status, and ion distribution in various organs / G.Y.Sun, X.D.Liu, [et al.] // *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao.*, - 2009, 20, № 3, - p. 543-548.

268. Takahara, K., Kasajima, I., Takahashi, H. et al. Metabolome and photochemical analysis of rice plants overexpressing *Arabidopsis* NAD kinase gene / I.Kasajima, H.Takahashi, [et al.] // *Plant Physiol.*, - 2010, 152, - p. 1863–1873.
269. Tang, F.R. Molecular mechanisms of low dose ionizing radiation induced hormesis, adaptive responses, radioresistance, bystander effects, and genomic instability / W.K.Loke // *Intern. J of Radiation Biology*, - 2015, 91, № 1, - p. 13–27.
270. Tattini, M. Growth, gas exchange and ion content in *Olea europaea* plants during salinity and subsequent relief / R.Gucci, M.A., P.Coradeschi, [et al.] // *Physiologia Plantarum*, - 1995, 95, - p. 117–124.
271. Tavallali, V. Zinc alleviates salt stress and increase antioxidant enzyme activity in the leaves of pistachio (*Pistaciavera* L. Badami) seedlings / M.Rahemi, S.Eshghi, [et al.] // *Turk J. Agric.*, - 2010, № 34, - p. 349-359.
272. Tester, M. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants / R.Davenport, // *Ann. Bot.*, (- London). - 2003, 91, - p. 503-527.
273. Ting, I. NADP-specific malatedehydrogenase of green spinach leaf tissue / V.Rocha, // *Arch. Biochem. and Biophys.*, - 1971, 147, № 1, - p. 156.
274. Tovar-Mendez, A. Regulation of pyruvate dehydrogenase complex activity in plant cells / J.A.Miernyk, D.D.Randall // *European Journal of Biochemistry*, - 2003, 270, - p. 1043–1049.
275. Turkan, İ. Recent developments in understanding salinity tolerance / T.Demiral, // *Environ. and Exp. Botany*, - 2009, 67, Special issue 1, - p. 2-9.
276. van Breusegem, F. Reactive oxygen species in plant cell death / J.F.Dat, // *Plant Physiol.*, - 2006, 141, - p. 384-390.
277. Velikova, V. Oxidative stress and some antioxidant sistems in acid rain-treated Bean plants: Protective role of exogenous polyamines / I.Yordanov, A.Edreva, // *Plant Science*, - 2000, 151, - p. 59-66.
278. Verslues, P., Sharma, S. Proline metabolism and its implications for plant-environment interaction. *The Arabidopsis Book*. - 2010, v. 8.

279. Wahl, R.A. / L.M. Kozaloff // J. Biol. Chem., - 1962, 237(6), - p. 1953.
280. Wang, W.X. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance / B.Vinocur, A.Altman, // Planta, - 2003, 218, - p. 1-14.
281. Wang, Y. Salt-induced plasticity of root hair development is caused by ion disequilibrium in *Arabidopsis thaliana* / W.Zhang, K.Li, [et al.] // J Plant Res., - 2008, 121, - p. 87-96.
282. Wang, Y. Physiological responses of *Iris lacteal*. Pall. var *Chinensis koodz*) neutral and alkaline salt / J.X. Guo, // J. Agron and Crop Sci., - 2008, 194, № 6, - p. 429-437.
283. Wang, Y. Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana* / K.Li, X. Li, // J. of Plant Physiol., - 2009, 166, - p. 1637-1645.
284. Wojtczak, A.B. Mitochondrial oxaloacetate decarboxylase from rat liver / E.Walajtys, // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics. - 1974, 347, № 2, - p. 168-182.
285. Wyn, J.R.G. Salt stress and comparative physiology in the Gramineae. IV. Comparison of salt stress in *Spartina x townsendii* and three barley cultivars / R.Storey, // Aus. J. of Plant Physiol., -.1978, 5, - p. 839–850.
286. Xiong, L. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress / J.K. Zhu, // Plant, Cell and Environment, - 2002, 25, - p. 131-139
287. Xu, D. Influence of pH, metal chelator, free radical scavenger and interfacial characteristics on the oxidative stability of beta-carotene in conjugated whey protein-pectin stabilised emulsion / F.Yuan, Y.Gao, [et al.] // Food Chem., - 2013, 139, - p. 1098-1104.
288. Xue, F. In vivo antioxidant activity of carotenoid powder from tomato byproduct and its use as a source of carotenoids for egg-laying hens / C.Li, S.Pan, // Food Funct., - 2013, 4, - p. 610-617.
289. Zekri, M. Salinity and calcium effects on emergence, growth and mineral

- composition of seedlings of eight citrus rootstocks // J. Hort. Sci., - 1993, 68, № 1, - p. 53-62.
290. Zhang, D. Germination and physiological reaction of seeds *Albizia julibrissin* in salt NaCl stress / D.Zhang, B.Gao, B.Jia, [et al.] // Silv. Sin., - 2008, 44, № 9, - p. 157-161.
291. Zhang, G,W. Xibei zhiwu xuebao / G,W.Zhang, Y.L.Zhu, L.F.Yang, [et al.] // Acta bot. boreali-occident.sin., - 2006, 26, № 10, - p. 2069-2074 (Çin dilində).
292. Zhao, Y. Effect of seed swelling in solutions of different concentrations of S-aminolevulinic acid on the germination of tomato seeds (*Solanum lycopersicum*) under NaCl stress / Y.Zhao, X.Hu, Zh.Zou, [et al.] // Acta. Ecol. Sin., - 2013, 33, № 1, - p. 62-70.
293. Zhou, M. Phytochemical content and antioxidant activity in aqueous extracts of *Cyclocarya paliurus* leaves collected from different populations / Y.Lin, Sh.Fang, [et al.] // - 2019, Peer J., v. 7, - p. 1-18.
294. Zhu, D. Differential accumulation of manganese-superoksidedismutase transcripts in maize in response to abscisic acid and high osmoticum / L.G. Scandalios, // Plant Physiol., - 1994, 106, - p. 173-178.
295. Zhu, J. Efficiency of C₄ photosynthesis in *Atriplex lentiformis* under salinity stress / F.C.Meinzer, // Aust. J. Plant Physiol., - 1999, № 26, - p.79-86,
296. Zolla, G., et al. Mild salinity stimulates a stress-induced morphogenic response in *Arabidopsis thaliana* roots / Y.M.Heimer, S. Barak, // J. of Exp. Botany., - 2010, 61, - p. 211-224.

ƏLAVƏLƏR

Cədvəl 1

Radiasiya və duz streslərinin ayrılıqda lobya yarpaqlarında fermentlərin aktivliyinə, adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarına təsirinin zamandan asılılığı

Variant		Ölçülən parametrlər: fermentlərin aktivliyi, adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarı					
		V gün	X gün	XV gün	V gün	X gün	XV gün
Rad, Qr	NaCl, mM	MDA-Radiasiya			MDA-Duz		
K	K	0,362±0.04	0,327±0.03	0,292±0.03	0.362±0.04	0.327±0.17	0.292±0.09
1	1	0,115±0.01	0,152±0.02	0,436±0.05	0.173±0.02	0.244±0.16	0.204±0.32
5	5	0,118±0.01	0,169±0.02	0,696±0.07	0.163±0.03	0.234±0.13	0.171±0.41
10	10	0,125±0.03	0,540±0,06	1,406±0.24	0.179±0.09	0.154±0.20	0.115±0.39
50	50	0,179±0.09	0,790±0.07	1,146±0.15	0.144±0.10	0.093±0.01	0.088±0.44
100	100	0,140±0.1	0,190±0,02	1,180±0.18	0.091±0.01	0.041±0.01	0.022±0.39
200	-	0,169±0.23	0,269±0.03	1,033±0.1	-	-	-
		Xl (a+b)-Radiasiya			Xl (a+b)-Duz		
K	K	7,58±1.13	13,2±1.22	8,84±0.97	8.02±1.21	15.7±3.18	11.0±1.01
1	1	7,76±1.13	14,3±1.25	8,67±0.92	8.01±0.99	12.9±3.01	15.3±3.31
5	5	10,2±1.65	15,7±1.49	8,72±0.93	8.49±0.97	9.94±1.58	15.5±2.99
10	10	12,98±1.24	16,8±1.28	10,5±1.42	9.40±1.10	14.1±1.93	15.0±3.06
50	50	14,80±1.38	17,0±1.79	12,18±0.99	5.16±0.98	14.1±1.88	15.0±2.77
100	100	8,38±1.34	17,0±1.72	11,1±0.81	4.88±0.55	13.9±3.45	9.83±4.47
200	-	3,90±0.49	9,97±0.84	9,93±0.89	-	-	-
		Karotinoid-Radiasiya			Karotinoid-Duz		
K	K	3,21±0.74	2,09±0.29	1,30±0.23	1.72±0.35	1.61±0.22	1.07±0.09
1	1	1,99±0,42	2,10±0.27	1,56±0.25	1.60±0.19	1.64±0.17	1.72±0.11
5	5	1,78±0,56	2,58±0.31	1,74±0.26	1.69±0.16	1.72±0.15	1.75±0.33
10	10	1,83±0,49	3,05±0.29	1,87±0.28	1.81±0.28	1.81±0.46	1.76±0.25
50	50	0,86±0,23	3,10±0.28	2,24±0.22	1.90±0.43	1.84±0.44	1.83±0.21
100	100	0,97±0.11	3,28±0.30	2,29±0.28	1.91±0.08	1.92±0.39	1.88±0.36
200	-	0,85±0.19	4,19±0.36	2,37±0.24	-	-	-
		Xl (a+b)/Kar-Radiasiya			Xl (a+b)/Kar-Duz		
K	K	2,36	6,33	6,80	4.7	9.8	9.9
1	1	4,02	6,81	5,56	5.0	7.9	8.9
5	5	5,74	6,09	5,01	5.1	5.8	8.9
10	10	4,36	4,03	5,61	5.2	7.8	8.5
50	50	10,23	5,49	5,44	2.7	7.7	8.2
100	100	8,63	5,17	4,85	2.5	7.2	5.2
200	-	4,59	4,53	4,19	-	-	-
		Xl (a/b)-Radiasiya			Xl (a/b)-Duz		
K	K	0,85	0,84	0,55	1.06	1.77	1.65
1	1	1,25	0,79	1,13	2.35	0.64	0.63
5	5	1,29	0,72	0,77	2.07	0.75	0.78
10	10	1,03	0,73	0,66	2.12	0.87	0.66
50	50	0,97	0,51	0,69	1.44	0.62	0.78
100	100	1,05	0,69	0,65	1.14	0.71	0.47
200	-	1,11	0,72	0,58	-	-	-

Qeyd: MDA - mM/ml; Piqment-mM/ml; zülal-mq/ml; H₂O₂-mkm/ml,

Cədvəl 2

Radiasiya və duz streslərinin ayrılıqda lobya yarpaqlarında adenin nukleotidlərinin, nikotin kofermentlərinin miqdarına və H⁺-ATF-azanın aktivliyinə təsirinin zamandan asılılığı

Variant		Ölçülən parametrlər: fermentlərin aktivliyi, adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarı					
		V gün	X gün	XV gün	V gün	X gün	XV gün
Rad, Qr	NaCl,mM	ATF-Radiasiya			ATF-Duz		
K	K	58,0	66,5	76,0	43,3	44,0	50,0
1	1	65,0	75,0	83,0	35,0	45,0	51,0
5	5	66,0	67,0	79,0	39,0	40,0	48,0
10	10	64,0	65,0	67,0	35,0	36,0	39,0
50	50	58,0	64,0	71,0	28,0	29,0	38,0
100	100	51,0	57,0	59,0	26,0	28,0	33,0
200	-	40,0	50,0	50,0	-	-	-
		ADF-Radiasiya			ADF-Duz		
K	K	30,0	19,5	14,0	15,0	16,0	20,6
1	1	29,0	25,0	24,0	12,0	17,0	17,0
5	5	36,0	33,0	26,0	13,0	18,0	14,0
10	10	31,0	30,0	28,0	8,0	17,0	12,0
50	50	17,0	15,0	10,0	3,0	18,0	12,0
100	100	16,0	14,0	13,0	3,0	11,0	10,0
200	-	10,0	8,0	12,0	-	-	-
		NAD ⁺ -Radiasiya			NAD ⁺ -Duz		
K	K	181,8	179,6	149,1	154,4	143,6	132,6
1	1	183,0	182,3	151,6	140,3	138,9	130,7
5	5	184,7	181,8	152,1	139,8	136,0	125,6
10	10	185,5	184,4	153,7	144,3	142,7	126,4
50	50	199,7	188,5	155,8	145,7	144,0	125,1
100	100	199,9	188,7	156,1	142,7	141,9	123,2
200	-	176,8	172,9	147,3	-	-	-
		NADFH-Radiasiya			NADFH-Duz		
K	K	106,1	103,7	76,4	88,3	83,9	77,8
1	1	102,3	100,9	69,3	85,5	82,5	71,5
5	5	103,1	100,0	66,6	84,3	79,7	68,7
10	10	102,0	98,14	64,4	82,2	78,5	66,9
50	50	100,6	95,7	61,6	81,7	75,8	64,7
100	100	88,9	86,2	59,5	80,1	73,9	61,7
200	-	87,7	84,6	57,7	-	-	-
		H ⁺ -ATF-aza-Radiasiya			H ⁺ -ATF-aza-Duz		
K	K	0,14·10 ⁻⁶	0,12·10 ⁻⁵	0,24·10 ⁻⁵	0,14·10 ⁻⁶	0,12·10 ⁻⁵	0,24·10 ⁻⁵
1	1	0,20·10 ⁻⁵	0,19·10 ⁻⁴	0,30·10 ⁻³	0,4·10 ⁻⁵	0,23·10 ⁻⁴	0,62·10 ⁻³
5	5	0,32·10 ⁻⁵	0,38·10 ⁻⁴	0,35·10 ⁻³	0,71·10 ⁻⁵	0,55·10 ⁻⁴	0,65·10 ⁻³
10	10	0,65·10 ⁻⁵	0,48·10 ⁻⁴	0,39·10 ⁻³	0,76·10 ⁻⁵	0,66·10 ⁻⁴	0,79·10 ⁻³
50	50	0,98·10 ⁻⁵	0,60·10 ⁻⁴	0,43·10 ⁻³	0,86·10 ⁻⁵	0,56·10 ⁻⁴	0,89·10 ⁻³
100	100	0,44·10 ⁻⁵	0,18·10 ⁻⁴	0,20·10 ⁻³	0,43·10 ⁻⁵	0,46·10 ⁻⁴	0,78·10 ⁻³
200	-	0,35·10 ⁻⁵	0,12·10 ⁻⁴	0,17·10 ⁻³	-	-	-

Qeyd: C_H⁺ - mkekv/saat, Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən aşağıdır.

Radiasiya və duz streslərinin ayrılıqda lobyə yarpaqlarında fermentlərin aktivliyinə təsirinin zamandan asılılığı

Variant		Ölçülən parametrlər: fermentlərin aktivliyi, adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarı					
		V gün	X gün	XV gün	V gün	X gün	XV gün
Rad, Qr	NaCl, mM	KAT-Radiasiya			KAT-Duz		
K	K	0.371	0.382	0.386	0.371±0.14	0.383±0.07	0.486±0.31
1	1	0.551	0.671	0.664	1.291±0.37	1.781±0.28	1.939±0.32
5	5	0.598	0.878	0.823	1.753±0.81	2.620±1.08	2.887±1.22
10	10	0.692	0.707	1.127	2.387±0.16	2.580±0.98	3.123±1.12
50	50	1.361	1.506	1.668	3.599±1.01	4.720±1.76	5.782±2.43
100	100	0.769	1.04	1.113	0.879±0.92	1.230±0.11	1.335±0.86
200	-	0.514	0.638	0.625	-	-	-
		NAD-MDH-Dadiasiya			NAD-MDH-Duz		
K	K	88.81	88.63	124.99	88.81±9.44	98.63±14.7	125.0±17.1
1	1	121.33	116.03	115.43	91.14±11.3	99.63±15.1	121.5±14.3
5	5	131.92	176.51	157.09	98.14±14.2	117.6±21.7	123.9±12.9
10	10	101.17	102.48	174.71	109.2±15.1	127.1±20.2	159.9±26.5
50	50	165.65	223.81	231.43	115.4±18.6	141.0±23.0	215.8±25.9
100	100	181.83	247.27	274.13	136.8±20.3	154.5±19.8	247.7±22.2
200	-	209.74	220.83	202.05	-	-	-
		PK-Radiasiya			PK-Duz		
K	K	2.084	1.804	2.234	2.08±1.20	1.81±0.99	2.23±1.00
1	1	2.169	1.975	2.194	2.51±0.89	1.99±0.87	2.41±0.34
5	5	2.122	2.521	2.090	2.79±0.78	2.62±0.11	2.36±1.03
10	10	2.462	2.063	2.475	2.11±1.22	2.48±0.39	2.96±1.12
50	50	2.530	2.790	3.386	2.05±1.11	2.45±0.76	2.95±2.11
100	100	2.765	3.245	3.877	1.87±0.65	2.41±1.31	2.92±0.92
200	-	3.095	3.177	2.652	-	-	-
		OAD-Radiasiya			OAD-Duz		
K	K	4.43	2.48	1.93	4.43±0.65	2.48±0.92	1.93±0.59
1	1	4.50	2.64	2.36	4.75±0.81	4.53±1.18	4.49±2.11
5	5	4.08	3.12	2.49	5.96±1.16	4.90±1.15	4.56±2.34
10	10	4.65	2.12	2.36	7.49±3.39	6.42±1.47	6.23±2.25
50	50	4.66	1.72	1.58	6.25±2.43	5.60±2.41	5.56±2.24
100	100	4.60	1.15	1.01	3.67±1.77	3.58±1.23	3.48±1.45
200	-	2.24	0.89	0.54	-	-	-

Qeyd: KAT - mkmol $H_2O_2 \cdot mq^{-1}$ zülal-dəq⁻¹; NAD-MDH - mkmol OA $\cdot mq^{-1}$ zülal-dəq⁻¹; PK - mkmol piruvat $\cdot mq^{-1}$ zülal-dəq⁻¹; OAD - mkmol OA mq^{-1} zülal-dəq⁻¹; K - kontrol

Dəqiqlik göstəricisi 3%-dən aşağıdır.

Sxem 1

KAT, PK-aza, NAD-MDH və OAD-aza fermentlərinin aktivliyinin radiasiya və duz streslərinin təsirindən dəyişməsi zamanı alınan nəticələrin sxematik təsviri

KAT aktivliyi	Radiasiya Duz	Kontrol nisbi dəyişməz qalır
		1-50 Qr, 1-50 mM NaCl-da (~2.5 dəfə) artır
		100 Qr, 100 mM NaCl qatılığında azalır
		Radiasiyanın təsirindən 5, 10-cu günlər artır, 15-ci gün azalır
		Duzun təsirindən zamandan asılı olaraq 1.4-1.7 dəfə artır
	Radiasiya + Duz	Hər bir dozada duzun qatılığı artdıqca artır. 5, 10, 15-ci günlər 5, 10, 50 Qr + 50 mM NaCl kombinasiyasında artır
		Radiasiya və duzun birgə təsirindən zaman keçdikcə artır Ümumi: Götürülən radiasiya dozalarında +50 mM NaCl iştirakında ~2.5 dəfə artır
PK aktivliyi	Radiasiya Duz	Kontrolda zəif azalır, sonra artır
		1-100 Qr, 1-5 mM NaCl (5-ci gün) qatılığında artır
		1-100 Qr dozada zamandan asılı olaraq zəif azalır, sonra artır
		10-100 mM NaCl qatılığında 5 günlük bitkidə azalır
		200 Qr-də 5-ci gün artsa da, inkişafın 10, 15-ci günləri azalır
		10, 15 günlük bitkidə 1-10 mM NaCl-da artır, 50-100 mM NaCl-da azalır Zamandan asılı olaraq əvvəlcə nisbi sabit qalır, sonra artır
	Radiasiya + Duz	Hər 2 stresdə duzun qatılığı artdıqca artır. 10-15-ci günlər 5 Qr+50 mM, 10 Qr+10 mM, 5,10-cu gün 50 Qr+50 mM, 15-ci gün 50 Qr+10 mM NaCl 5, 10, 15-ci günlər 5-10 Qr+duz qatılıqlarında zaman keçdikcə artır 5, 10, 15-ci günlər 50 Qr+duz qatılıqlarında zaman keçdikcə azalır
NAD-MDH aktivliyi	Radiasiya Duz	Kontrol nümunələrində əvvəlcə sabit alır, sonra isə artır
		1-100 Qr radiasiya dozalarında, 1-100 mM NaCl qatılıqlarında artır
		200 Qr radiasiya dozasında azalır və sabit qalır
		100 mM NaCl qatılığında ən yüksək olur
		Zamandan asılı olaraq artır
	Ümumi: radiasiya dozasından və zamandan asılı olaraq artır	
	Radiasiya + Duz	Hər bir dozada duzun qatılığı artdıqca artır. 50 mM NaCl-da ən yüksək olur Aşağı dozalarda zaman keçdikcə zəif azalır: 5, 10, 50 Qr + 50 mM NaCl Yuxarı dozalarda (10, 50 Qr) zaman keçdikcə artır
OAD aktivliyi	Radiasiya Duz	Kontrolda tədricən azalır
		5-ci gün 1-50 Qr radiasiya dozalarında və 1-100 mM NaCl qatılığında artır
		5-ci gün 100-200 Qr radiasiya dozalarında və 50-100 mM NaCl qatılığında azalır
	Radiasiya + Duz	5, 10, 15 günlük bitkilərdə zamandan asılı olaraq azalır
		5, 10, 15-ci günlər bütün variantlarda duzun qatılığı artdıqca artır Vegetasiyanın əvvəlində bütün doza və qatılıqlarda daha çox yüksəlir Zaman keçdikcə bütün doza və qatılıqlarda tədricən azalır Fermentin 4-də də təcrübə variantında aktivlik kontroldan yüksək olmuşdur

Sxem 2

Piqmentlərtin, adenin nukleotidlərinin və nikotin kofermentlərinin miqdarının radiasiya və duz streslərinin təsirindən dəyişməsi zamanı alınan nəticələrin sxematik təsviri

Piqmentlər		5-ci gün	10-cu gün	15-ci gün
	xl (a+b)		5 Qr + 10 mM NaCl, 10-50 Qr + 5 mM NaCl	5-10 Qr + 1 mM NaCl, 50 Qr + 5 mM NaCl
karotinoid		5-10 Qr+5 mM NaCl, 50 Qr + 50 mM NaCl	5 Qr + 5 mM, 10 Qr + 1 mM 50 Qr + 10 mM NaCl	5-10-50 Qr + 5 mM
xl (a+b)/kar		5-10 Qr+5 mM NaCl 50 Qr+50 mM (ən az)	5 Qr + 5 mM NaCl 10-50 Qr + 1 mM (ən az)	5-10-50 Qr + 5 mM (ən az) NaCl
Adenin- nikotin kofermentlə	ATF	5-10-50 Qr + 50 mM NaCl		
	ADF	5-10-50 Qr + 10 mM NaCl		
	NAD ⁺	5-10-50 Qr + 50 mM	5 Qr + 50 mM NaCl, 10-50 Qr + 1 mM NaCl	5-10-50 Qr + 1 mM NaCl
	NADFH			

İXTİSARLARIN SİYAHISI

ATF	- adenzintrifosfat
BSA	- qaramalın zərdab albumini
DTT	- ditiotreytol
[ES]	- ferment-substrat kompleksi
EDTA	- etilendiamintetraasetat turşusu
FEP	- fosfoenolpiruvat
PK	- piruvatkinaza
NAD-MDH	-NAD-malatdehidrogenaza
OAD	-oksalasetatdekarboksilaza
FEPK	- fosfoenolpiruvatkarboksilaza
kDa	- kilodalton
LPO	- lipidlərin peroksid oksidləşməsi
NAD(F)H	- reduksiya olunmuş nikotinamidadenin dinukleotid (fosfat)
MDA	- malondialdehid
mMDH	- mitoxondri malatdehidrogenazası
PVP	- polivinilpirrolidon
FQT	- fosfoqliserin turşusu
FQA	- fosfoqliserin aldehidi
RBFK	- ribulozo-bis fosfatkarboksilaza
RuBF	- ribuloza-1,5-bisfosfat
sMDH	- sitoplazmatik malat dehidrogenaza
SOD	- superoksiddismutaza
TBT	- tiobarbitur turşusu
K_m	- Mixaelis Menten sabiti
V_{max}	- reaksiyanın maksimum sürəti

İSTİFADƏ OLUNAN REAKTİVLƏR

β -NADH x 2Na (Sigma-Aldrich, Almaniya)
 β -NAD⁺ (Sigma-Aldrich, Almaniya)
HEPES sodium salt (4-(2-oksietil)-1-piperazinmetansulfat)
Ethylendiaminetetraacetic acid x 4Na (Sigma, Almaniya)
L-Proline (Appli Chem, Almaniya)
2-thiobarbituric acid (Appli Chem, Almaniya)
ATF-adenozintrifosfat (Sigma-Aldrich, Almaniya)
Sodium Piruvate (Sigma-Aldrich, Almaniya)
PVP-polivinilpirrolidov (Serva, Almaniya)
L-malat (Sigma-Aldrich, Almaniya)
MOPS (Sigma-Aldrich, USA)
MES sodium salt (Sigma-Aldrich, USA)
K₂HPO₄ (Fluka, Switzerland)
KH₂PO₄ (Fluka, Switzerland)
FEP-fosfoenolpiruvat (Sigma-Aldrich, Almaniya)
Oxalaceticacid (Sigma-Aldrich, Almaniya)
Tris-HCl-trishidroximetilaminometan hydroxychoric acid
BSA-qaramalın zərdab albumini (Sigma-Aldrich, Almaniya)

İSTİFADƏ OLUNAN CİHAZLAR

UV/Visible spectrophotometer (Ultrospec 3300 pro, Amersham, USA)

Sentrifuqa (Multispeed refrigerated centrifuge PK 131R , Fransa)

Elektron tərəzisi (A 13104-S, Mettler Toledo, Switzerland)

Homogenizator-dezintegrator, (MPW-302, Polşa)

Termostat (Multi Temp III, Amersham, Biosciencea, USA),

pH-metr HI 122 (Hanna Instruments, Romania)