

Bitkilərin Stresdən Müdafiəsində Qeyri-Fermentativ Antioksidant Maddələrin Rolu (icmal)

D.R. Əliyeva

AMEA Molekulyar Biologiya və Biotexnologiyalar İnstitutu, Mətbuat prospekti, 2A, Bakı AZ 1073, Azərbaycan; E-mail: aliyeva-1965@inbox.ru

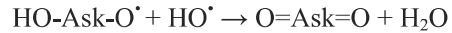
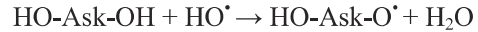
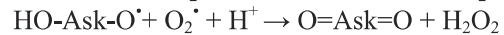
Ətraf mühitin qeyri-əlverişli şəraiti nəticəsində əmələ gələn oksidləşdirici stressə qarşı bitkilər kifayət qədər davamlı olurlar. Bu bitki hüceyrələrinin möhkəm müdafiə mexanizmlərinə malik olması ilə izah olunur. Bitkilərin antioksidant müdafiə sistemi (AOS) mürəkkəb və çox komponentlidir. Bu sistem kiçik molekullu çəkili qeyri fermentativ antioksidant maddələrdən və iri molekullu çəkili antioksidant fermentlərdən ibarətdir. Qeyri fermentativ sistem daha mürəkkəb və çoxşaxəlidir. Bu maddələr birbaşa və ya dolaylı yolla antioksidant təsirə - membran-protektor, şaperon, siqnal-requlyator və s. malikdirlər.

Açar sözlər: Antioksidant müdafiə sistemi, qlutation, tokoferol, riboflavin, prolin

Hal-hazırda antioksidant təbiətli maddələrin sayı durmadan artmaqdadır. Belə maddələrə qlutation, askorbat, tokoferol, karotinoidlər, poliaminlər, bəzi amin turşular və s. aiddir. Ümumilikdə bütün bu maddələri 2 qrupa bözlür: suda həll olan antioksidantlar və lipid fazanın antioksidantları. Suda həll olan antioksidantlardan - qlutation və askorbat turşusu daha güclü təsirə malikdir. Antioksidant lipid faza kiçik molekullu maddələrin iki əsas sinfi ilə təmsil olunur. Birinci sinfə fenollu tokoferollar, quruluşca ona yaxın olan ubuxinonlar və vitamin K aiddir. Bu birləşmələr əsasən peroksid və alkoksil radikallarını zərərsizləşdirirlər, eyni zamanda O^{2-} , HO^{2-} , 1O_2 , OH^{\cdot} qruplarını inhibirləşdirirlər. İkinci sinfə retinol və onun törəmələri daxildir. Antioksidant kimi karotinoidlər əsasən sinqlet oksigenin inhibirləşməsində iştirak edirlər. Hal-hazırda yeni təbii və sintetik antioksidantların tapılması istiqamətində intensiv axtarışlar aparılmaqdadır. Bir sıra kiçik molekullu steroidlərin – vitamin D₃ və ekdisteronun, monosaxaridlərinin, bəzi dipeptidlərin – karnozin, karsinil və s. antioksidant xassəyə malik olması aşkarlanmışdır. Bu maddələr bilavasitə aktiv radikallarla qarşılıqlı əlaqədə olub hidroperoksidləri və dəyişkən valentli metalları reduksiya edirlər.

Askorbat turşusu: Askorbat turşusu (vitamin C) bitkilərdə ən geniş yayılmış antioksidant maddələrdəndir. Bitki hüceyrələrində onun miqdarı təkamül nəticəsində get-gedə artmışdır. Məs: sianobakteriyalarda onun miqdarı 1 q quru kütləyə görə çox cüzi, mamır və şibyələrdə 0,1-0,5 mkmol, yosunlarda təqribən 0,5 mkmol, ali bitkilərdə isə (*Arabidopsis thaliana*) – 5 mkmol təşkil edir (Kaur, Nayyar, 2014). Askorbat turşusuna hüceyrənin bütün orqanoidlərində - sitoplazmada, xloroplastda, mitoxondridə, peroksisomlarda və apoplastda rast gəlmək olur (Asada, 1999). Ümumilikdə askorbat turşusunun 30-40%-i xloroplastda yerləşir (Foyer,

Noctor, 2005). Askorbat turşusu sinqlet oksigen, hidrogen peroksid və radikal şəklində olan OFF ilə qarşılıqlı təsirdə olaraq onları zərərsizləşdirir. Askorbat turşusundan bir elektronun qopması askorbat radikalının əmələ gəlməsinə səbəb olur ki, bu da sonradan oksidləşərək ikinci elektronunu itirir və dehidroaskorbata çevrilir. Askorbat turşusunun OFF ilə qarşılıqlı əlaqəsi aşağıdakı kimidir:



burada HO-Ask-OH – dehidroaskorbat turşusu, HO-Ask-O[·] – askorbat radikalı, O=Ask=O – dehidroaskorbat.

Askorbat turşusunun oksidləşməsi zamanı yaranan aralıq radikallar və molekullar OFF radikallarına nəzərən daha az fəallığa malikdirlər. Askorbatın reduksiya olunmuş forması nəinki bilavasitə OFF ilə qarşılıqlı təsirdə olur, həm də digər kiçik molekullu antioksidantların (α-tokoferolların, qlutationun) fermentativ və qeyri fermentativ yolla reduksiyasında iştirak edir (Gill, Tuteja, 2010).

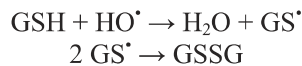
Bitkilərdə askorbat turşusunun sintezi L-qalaktozanın çevrilmələri ilə əlaqədardır (Foyer, Noctor, 2005). Eyni zamanda güman olunur ki, bitkilərdə askorbat turşusunun sintezi tənəffüsün elektron-nəqliyyat zəncirinin fəallığından asılıdır (Millar et al., 2003).

Müxtəlif stressorların təsiri zamanı yaranan oksidləşdirici stresin təsirindən bitki hüceyrələrinin müdafiəsində askorbat turşusunun rolu haqqında ədəbiyyatda çoxlu məlumatla rast gəlmək olur. Lascano və həmmüəliifləri (2001) tərəfindən göstərilmişdir ki, quraqlıq stressi zamanı davamlı buğda genotiplərinin hüceyrələrində həssas genotiplərlə müqayisədə daha çox askorbat turşusu sintez olunur. Bundan başqa askorbat turşusunun sintezinin

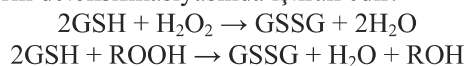
güclənməsi quraqlığa davamlı noxud sortlarında (Гунес и др., 2008), soyuğa davamlı noxud (Kumar et al., 2011), düyü (Huang, Guo, 2005) və arpa (Dai et al., 2009) genotiplərində müşahidə olunmuşdur. Lakin bu zaman müdafiə sisteminin digər komponentləri də (prolin, qlisin-betain, antioksidant fermentlər və s.) aktivləşir ki, bu da stres zamanı həmin genotiplərdə AsT-nun rolunu dəqiq qiymətləndirməyə imkan vermir. Quraqlıq zamanı ekzogen AsT təsirindən buğda bitkisinin transpirasiyanın intensivliyi artır. Bu zaman askorbat turşusunun miqdarının artması ağızcıqların keciriciliyini artırır. Ağızcıqların vəziyyətinin tənzimlənməsində AsT-nun iştirakı molekulyar genetik metodların köməyi ilə təsdiqlənmişdir (Chen, Gallie, 2004). Belə ki, dehidroaskorbatreduktazanın güclü ekspressiyasına malik bitkilərdə ağızcıqların bağlı olduğu hüceyrələrdə hidrogen peroksidin miqdarı ağızcıqları açıq olan hüceyrələrlə müqayisədə daha az olur. AsT həm də askorbat peroksidazanın substratı kimi fotosintetik aparatın oksidləşdirici zədələnmələrdən müdafiəsində iştirak edir (Kaur, Nayyar, 2014). Ekzogen AsT soya bitkisinin ağır metalların təsirinə davamlılığını artırmaqla yanaşı, həm də lipidlərin peroksidləşmə məhsulu olan malondialdehidin (MDA) miqdarının azalmasına və antioksidant fermentlərin fəallığının artmasına səbəb olmuşdur (Саиди-Сар и др., 2007).

Qlutation: Bitkilərdə qlutationun (GSH) ümumi miqdarı təqribən 0,1–10,0 mM təşkil edir (Wornish, Schaur, 2001). Qlutationun və onun sintezində iştirak edən fermentlərin əsas kütləsi xloroplastlarda toplanmışdır. GSH həm də sitoplazmada sintez oluna bilər. Qlutation 307 kDa molekulyar çəkili polifunksional tripeptid olub bitki və heyvan orqanizmlərində iştirak edir. Oksidləşmə stressi zamanı o, OFF və eləcə də disulfid rabitələri olan birləşmələrlə əlaqəyə girərək onları zərərsizləşdirməklə yanaşı həm də askorbat-qlutation tsiklinin fermentlərindən olan qlutation peroksidaza, qlutation-S-transferazanın substratı kimi də funksiya göstərir. Bilavasitə antioksidant xassəyə malik olmaqla yanaşı qlutation həm də hüceyrənin redoks homeostazının tənzimlənməsində siqnal funksiyasını da həyata keçirir (Han et al., 2013a).

Antioksidant maddə kimi qlutation (GSH) sərbəst radikalları tutaraq GS-radikal əmələ gətirir və sonra dimerləşərək disulfidə (oksidləşmiş forma – GSSG) çevrilir:



Bundan başqa qlutation qlutation peroksidazanın iştirakı ilə hidrogen peroksidin və üzvi peroksidlərin detoksifikasiyasında iştirak edir:



Hal-hazırda xloroplastlarda hidrogen peroksi-

din qlutationun iştirakı ilə detoksifikasiyasının iki yolunun mümkünlüyü nəzərdən keçirilir (Гришко, Сыщикова, 2012). Birinci halda GSH hidrogen peroksidin qlutation peroksidazanın iştirakı ilə reduksiya edilir. H₂O₂ reduksiyasında ikinci yol askorbat turşusunun askorbatperoksidaza fermentinin təsiri ilə dehidroaskorbat turşusuna qədər oksidləşməsi nəticəsində baş verir. Əmələ gələn dehidroaskorbat askorbat turşusuna ya GSH-ın qeyri fermentativ oksidləşməsi hesabına, ya da fermentativ yolla dehidroaskorbat və yaxud qlutationdehidrogenazanın iştirakı ilə reduksiya oluna bilər.

Qlutationun oksidləşmiş və reduksiya olunmuş formaları arasındakı nisbət müxtəlif təbiətli stressorların təsirindən dəyişə bilər. Bitki hüceyrələrində onların miqdarı stressorun təbiətindən və təsir müddətindən asılıdır. Orta dərəcəli quraqlığın təsirindən yazlıq buğda yarpaqlarında qlutationun reduksiya olunmuş formasının miqdarının azalması, lakin bu zaman GSH/GSSG nisbətində artma müşahidə olunmuşdur (Chen et al., 2004). Bununla yanaşı müəlliflər qeyd edirlər ki, quraqlığa cavab olaraq bitkidə sistein və qlutamilsisteinin miqdarı, eləcə də qlutamilsisteinsintetaza, qlutationsintetaza, qlutationreduktaza fermentlərinin fəallığı artmışdır. Müxtəlif buğda genotiplərinin istiyə davamlılığı ilə qlutationun reduksiya olunmuş forması arasında mütənasqı korelyasiyanın olduğu müəyyən olunmuşdur (Dash, Mohanty, 2002). Wang və həmmüəllifləri (2012) öz tədqiqatlarında qeyd edirlər ki, quraqlığın təsirindən davamlı düyü genotiplərində GSH-ın miqdarının azalması davamsız genotiplərlə müqayisədə az nəzərəçarpan olmuşdur. Müxtəlif bitkilərdə duz stressi zamanı qlutationun və onun sintezini və çevrilmələrini kataliz edən fermentlərin rolu haqqında ədəbiyyatda məlumatlara rast gəlinir (Wasikiewicz et al., 2014). Ümumiyyətlə, müxtəlif kənd təsərrüfatı bitkiləri üzərində aparılan tədqiqatların nəticələri göstərir ki, bitkilərin stressorun (torpağın ağır metallarla çirklənməsi (Smirnov, 2000), radiasiya (Horemans, 2000), quraqlıq (Esfandiari et al., 2008), şoranlıq (Joseph and Jini, 2011) təsirinə davamlılığı askorbat turşusunun və qlutationun miqdarından asılıdır.

Bir çox müəlliflər bitkilərin ağır metalların təsirindən müdafiəsində qlutationun rolunu tədqiq etmişlər. Belə ki, Arabidopsis bitkisinin Cd ionlarının təsiri qlutationun sintezində iştirak edən fermentlərin genlərinin mRNT-nin və fitoxelatin sintetaza fermentinin geninin induksiyanı gücləndirmişdir (Semane et al., 2007). Eyni zamanda qlutationun reduksiya olunmuş formasının miqdarının azalması, fitoxelatinlərin miqdarının isə artması qeyd olunmuşdur. Hal-hazırda müəyyən olunmuşdur ki, ağır metalların təsiri zamanı qlutation nəinki bitkini oksidləşdirici stressin təsirindən qoruyur, həm də fitoxelatinlərin sintezi üçün ilkin material

olaraq ağır metalların tutulmasında iştirak edir (Гришко, Същиков, 2012).

Glutation həmçinin hüceyrədə redoks siqnal funksiyasını da yerinə yetirir. Hüceyrədə hidrogen peroksidin miqdarının artması qlutationun oksidləşmiş formasının toplanmasına və sistemdə oksidləşmə-reduksiya potensialının çoxalmasına gətirib çıxarır ki, bu da öz növbəsində qlutationun *de novo* sintezi üçün siqnal olur (Noctor et al., 2012). Qlutation redoks-siqnalın iştirakçısı kimi bitki hüceyrələrinin genetik aparatının transduksiyasında salisil turşusuna siqnal ötürülməsində iştirak edir (Han et al., 2013a). Müəyyən olunmuşdur ki, yabanı arabisidopsis bitkisinde ekzogen qlutationun təsirindən PR1 geninin ekspressiyası güclənir. Ekzogen salisil turşusu yabanı tip arabisidopsis bitkisinde PR1 geninin ekspressiyasını gücləndirir, lakin qlutation olmayan cad2 mutantlarda bu effekt çox zəif olmuşdur. Qlutation həm də jasmın turşusuna siqnal ötürülməsində iştirak edir. Arabidopsis mutantlarında (cad2) jasmın turşusunun nəzarət etdiyi VSP2 və PDF1.2a genlərinin ekspressiyasının zəif olması müşahidə olunmuşdur (Han et al., 2013b). Eyni zamanda müşahidə olunmuşdur ki, ekzogen qlutation jasmindən asılı genlərin (LOX3, JAZ10, VSP2) ekspressiyasını stimullaşdırır (Han et al., 2013b).

Beləliklə, qlutation bitkilərin adaptasiya reaksiyalarında çoxşaxəli funksiyaları yerinə yetirir: hüceyrədə siqnalların transduksiyası, ağır metalların tutulması, ksenobiotiklərin detoksifikasiyası, zülal molekullarında tiol qruplarının reduksiyası və s. (Szalai et al., 2009; Han et al., 2013a; b).

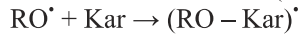
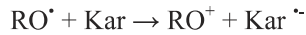
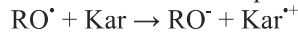
Tokoferol: Tokoferol (vitamin E) yağda həll olan antioksidantlardandır. Molekulunda olan metil qruplarının sayından və yerləşdiyi vəziyyətdən asılı olaraq onun bir neçə formasına rast gəlinir: α -, β -, γ -tokoferollar (Путилина и др., 2008). Tokoferollar ali bitkilər, yosunlar və sianobakteriyalar da daxil olmaqla yalnız fotosintez qabiliyyətinə malik orqanizmlər tərəfindən sintez olunur (Waskiewicz et al., 2014). Bitkidə onun miqdarı quru çəkiyə görə yarpaqda 1 mq/q, isə 0,1 mq/q-a qədər olur. (Munne-Bosch, Alegre, 2002). Adətən vegetativ orqanlar α -tokoferollarla, toxumlar isə γ -tokoferollarla zəngin olur, β - və δ -tokoferollara isə nisbətən az rast gəlinir (Velasco et al., 2013; Waskiewicz et al., 2014).

Tokoferolun sintezi plastidlərin membranında baş verir. Onun əsas funksiyası oksidləşdirici stresin təsirindən hüceyrənin lipid fazasında əmələ gələn oksigenin fəal formalarını zərərsizləşdirməkdən ibarətdir. Bir tokoferol molekulu 120 sinqlet oksigen molekulu neytrallaşdırmaq qabiliyyətinə malikdir (Jaleel et al., 2009). OFF ilə (superoksid anion radikal, hidrosil radikal) qarşılıqlı təsirdə olaraq α -tokoferol α -tokoferolxinona çevrilir ki, bu da öz növbəsində xloroplastda yenidən α -tokoferola reduksiya olunur (Kobayashi et al., 2008; Kruk et al., 2008).

Hüceyrədə tokoferolun sintezi müxtəlif stressorlar və fitohormonlar tərəfindən induksiya olunur (Szarka et al., 2012). Bir sıra müəlliflərin işlərində onun biosintezinin fotosintez prosesində əmələ gələn OFF tərəfindən tənzimləndiyi də qeyd olunur (Munne-Bosch et al., 2007). Stressorun təsirindən tokoferolun miqdarının dəyişməsi iki mərhələdə baş verir: birinci mərhələdə OFF-nin zərərsizləşdirilməsində müdafiə rolunu oynayan tokoferolun miqdarı artır; ikinci mərhələdə isə stressor güclü və uzunmüddətli olarsa tokoferolun deqradasiyası onun sintezini üstələyir. Fotosintez edən orqanizmlərdə quraqlığın, ağır metalların, duzun, yüksək intensivlikli işığın təsirindən tokoferolun miqdarı dəyişir (Collakova, DellaPenna, 2003; Ledford et al., 2004; Tonuneki et al., 2011 a,b; Waskiewicz et al., 2014). Maeda və həmmüəlliflər (2006) tokoferol-çatışmazlıq arabisidopsis mutantları ilə apardığı təcrübələrdə bu bitkilərin normal bitkilərə nəzərən aşağı-temperaturada daha davamsız olduğu qənaətinə gəlmişlər. Müəyyən olunmuşdur ki, α -tokoferolun çatışmazlığı Arabidopsis bitkisinin inkişafını zəiflədir (Munne-Bosch et al., 2007). Bu bitkilərdə jasmın turşusunun miqdarı artır ki, bu da müvafiq jasmonat siqnallarının formalaşmasına səbəb olur. Tokoferolların sintezi zədələnmiş arabisidopsis bitkisinde duz stresinin təsiri zamanı karotinoid və antosianların sintezi artmışdır (Semchuk et al., 2009).

Karotinoidlər: Tokoferollar kimi karotinoidlər (vitamin A) də lipid fazanın fenollu antioksidantlarından hesab olunur. Bu birləşmələr sarı, narıncı və qırmızı rəngdə olurlar. Əksər karotinoidlər ikiqat rabitəli C_{40} karbon skeletindən təşkil olunmuşlar. Məhz bu ikiqat rabitələr xromofor funksiyasını yerinə yetirərək konkret karotinoidin spektral xüsusiyyətlərini özündə əks etdirir (Смоликова, Медведев, 2015). Həm sərbəst, həm də qlikozidlər formasında olan karotinoidlər zülal və membran lipidləri ilə qeyri-kovalent rabitələrlə birləşə bilərlər. Bitkinin yaşıl orqanlarının xloroplastlarında lokalizasiya olunan karotinoidlər yerləşdiyi yerdən asılı olaraq müxtəlif funksiyalar yerinə yetirirlər. Belə ki, tilakoid membranlarında yerləşən Kar fotosintezin işıq reaksiyalarında iştirak edərək işıq toplayan kompleksin quruluşunun stabilliyini təmin edir (Cuttriss et al., 2004). Xloroplastların membranlarında lokalizasiya olunan Kar ABT-nin sintezində iştirak edirlər (Shumskaya, Wurtzela, 2013). Karotinoidlərə həm də ali bitkilərin toxumlarında da rast gəlinir (Смоликова, Медведев, 2015). Karotinoidlərin antioksidant xassəsi triplet xlorofilin və sinqlet oksigenin iştirakı ilə baş verən zədələnmələri aradan qaldırmaqdan ibarətdir. Bu zaman onlar ya triplet xlorofilin həyəcənlanma enerjisini qəbul edib onu istilik şəklində paylayır, ya da sinqlet oksigen molekulu söndürürlər (Смоликова, Медведев, 2015). Kar radikal şəklində olan OFF

ilə, xüsusən də peroksid radikalları ilə reaksiyaya girirlər (Gill, Tuteja, 2010). Kar tərəfindən sərbəst radikalların tutulmasının ən azı 4 tipi məlumdur:



Bəzi müəlliflərə görə OFF özü də karotinoidlərin sintezini induksiya edə bilir (Bouvier et al., 1998). Karotinoidlərin bitkinin antioksidant müdafiəsində rolu danılmaz olsa da, müxtəlif stressorların təsirindən onların miqdarının dəyişməsi haqqında fikirlər ziddiyyətlidir. Belə ki, Cd bitkiyə təsiri zamanı Kar miqdarının həm atması, həm də azalması müşahidə olunur (Rai et al., 2005; Demirevska-Kepova et al., 2006; Gill, Tuteja, 2010). Bu bir tərəfdən stresin təsirindən Kar sintezinin induksiyası, digər tərəfdən isə güclü stresin təsirindən onun deqradasiyası ilə izah oluna bilər.

Flavonoidlər: Flavonoidlər (vitamin P) molekulunda bir və ya bir neçə hidrosil qrupuna malik benzol həlqəsi saxlayan təbii heteroaromatik birləşmələrdir. Bitkidə gedən bioloji proseslərə cavabdeh olan bu fenollu birləşmələr bitki çiçəklərinə və meyvələrinə parlaq rəng verirlər. Onların əsas rolu bitkidə böyümə və çoxalma proseslərini tənzimləməkdən ibarətdir. Bundan başqa, fenollu birləşmələr hüceyrə divarlarının qurulmasında substrat kimi istifadə edilir, ultrabənövşəyi filtrlərin tərkibinə daxil olaraq bitkini müxtəlif zədələyici təsirlərdən qoruyurlar. Fenollu birləşmələr bəzi bakteriya ştamlarının inkişafını zəiflədə və hətta tamamilə dayandıra bilirlər, virus təbii fermentləri (məs: əks transkriptaza, proteaza) inhibirləşdirirlər. Bu zaman bitki təbii polifenolların insan və heyvan hüceyrələrinə mənfi təsiri çox cüzi olur. İndiyə qədər bitkilərdən 4000-dən artıq müxtəlif polifenol maddə alınmışdır. Polifenollardan flavonoidlər, fenollu turşular və izoflavonoidlər bitkilərdə daha çox rast gəlinir və hal-hazırda geniş surətdə öyrənilməkdədir.

Bioloji aktiv maddələrdən olan flavonoidlər əsasən, meyvə və tərəvəzlərin kök, gövdə, qabıq və çiçəklərində, həmçinin çay və şərab kimi içkilərin tərkibində toplanır. Flavonoidlərin bioloji fəal maddə olması haqqında ilkin məlumat 1936-cı ildə portağaldan yeni tip maddə aldıqdan sonra verildi və bu maddə P vitamini adlandırıldı. Sonradan bu maddənin flavonoidlər qrupundan olan rutin olması təsdiqləndi və bu tədqiqatlar müxtəlif bitki təsirli flavonoidlərin alınması və təsir mexanizmlərinin öyrənilməsi üçün əsas oldu.

Flavonoid molekulunun fenol karkası 3 karbon atomu ilə birləşmiş 2 aromatik həlqədən (A və B) təşkil olunaraq, ümumilikdə 15 karbon atomundan ibarətdir. Flavonoidlərin ümumi formulu $C_6-C_3-C_6$ kimi qeyd olunur. Benzol həlqələrində hidrosil qruplarının olmasından, ikiqat rabitələrin yerindən

asılı olaraq flavonoidləri təqribən 10-13 sinfə bölürlər ki, bura da əsasən flavanlar, flavonlar, flavonollar, flavanonlar, flavononollar, katexinlər, antosianlar, izoflavonlar, xalkonlar, neoflavonoidlər və s. daxildir. Flavonlar qrupuna apigenin, xrizin, kempferol, lyüteolin, mirisetin, rutin, sibelin, kvarsetin və s. aiddir. Bu qrupdan olan flavonoidlər kifayət qədər öyrənilmişdir. Mirisetin çoxlu miqdarda çayda, meyvədə, giləmeyvədə, soğanda, dərman bitkilərində rast gəlinir. Kvarsetin də geniş tədqiq olunan flavonlardan olub bəzi meyvə və giləmeyvələrdən - üzümdən, brokkolidən, kərəvüzdən, cəfəridən, zeytun, soğan, qırmızı şərab və çaydan alınmışdır. Kempferol çoxlu miqdarda brokkolidə aşkar olunmuşdur.

Demək olar ki, bütün flavonoidlər bu və ya digər şəkildə bitkinin stressdən müdafiəsində iştirak edirlər. Flavonoidlərin antioksidant xassəsi radikal proseslərdə iştirak edən metal ionlarını xelatlaşdırmaqda və həmçinin sərbəst radikalları tutmaq qabiliyyətində təzahür edir (Es-Safi et al., 2007). Bəzi tədqiqatlarda flavonoidlərin digər antioksidantlarla müqayisədə daha yüksək fəallığa malik olduğu göstərilmişdir. Məs., Xleskina və həmmüəlliflərinin tədqiqatlarında qeyd olunur ki, flavonoidlərin OFF və azotun aktiv formaları ilə ilə qarşılıqlı əlaqəsinin effektivliyi askorbin turşusu və α -tokoferolla olan əlaqədən 4 dəfə yüksəkdir (Khlestkina et al., 2013). Flavonoidlər əsasən vakuolda lokalizasiya olunur və bu kompartmentə ötürülən hidrogen peroksidin detoksifikasiyasında iştirak edirlər (Gould, Lister, 2006). Flavonoidlər OFF ilə birbaşa qarşılıqlı təsirdə olmaqla yanaşı, həm də dolaylı yolla da antioksidant təsirə malikdirlər. Onların əsas təsir mexanizmlərindən biri artıq işıq enerjisini (xüsusən ultrabənövşəyi şüaları) udmaqdan ibarətdir ki, bu yolla da işıqla induksiya olunan oksidləşdirici stresin təsirini azaldırlar (Deckmyn, İmpens, 1997; Treutter, 2006; Bilger et al., 2007). Flavonoidlərlə yanaşı antosianlar da fotosintetik aparatın işıqdan müdafiəsində iştirak edirlər. Yüksək gərginlikli işıqlanma zamanı antosianlar optik filtr rolunu oynayaraq elektron-nəqliyyat zəncirini yüksək enerjili kvantlardan mühafizə edirlər. Buna görə də antosianları karotinoidlərlə birgə qeyri-kimyəvi müdafiə mexanizmlərinə aid edirlər (Макаревич и др., 2010). Antosianlar fotosintez zamanı fotonları absorbsiya edərək yarpağın müdafiəsini həyata keçirirlər. Qırmızı yarpaqların daha çox işıq udmasına baxmayaraq, onların fotosintetik toxumaları yaşıl yarpaqlarla nisbətə daha az kvant qəbul edir, çünki antosianların lokalizasiya olunduğu vakuollar tərəfindən udulan enerji xloroplasta ötürülə bilmir (Gould et al., 2002).

Müxtəlif təbii stressorların təsirindən bitki hüceyrələrində flavonoidlərin miqdarı dəyişə bilər. Arabidopsis bitkisinin aşağı temperaturda və yüksək intensivlikli işığın təsiri zamanı antosianların və

flavonoidlərin miqdarının artması müşahidə olunmuşdur (Havaux, Kloppstech, 2001; Munne-Bosch et al., 2002). UB şüaların təsirindən xiyar bitkisinə (Kondo, Kawashima, 2000), qaranlıqda böyüdülmüş noxud bitkisinin yarpaqlarında (Jordan et al., 1994), çovdar bitkisinə (Deckmyn, Impens, 1997) flavonoidlərin sintezinin gücləndiyi qeyd olunmuşdur. Azot çatışmazlığı da arabidopsis bitkisinə flavonoidlərin sintezinin induksiyasına səbəb olur. Müəyyən olunmuşdur ki, bu prosesdə əsas transkript-faktorlar olan MYB və bHLH iştirak edir (Lea et al., 2007). Şaxtaya davamlı buğda sortlarının aşağı temperatura adaptasiyası zamanı da flavonoidlərin miqdarının artması müşahidə edilmişdir (Оленниченко и др., 2008). Temperaturun aşağı düşməsi sorqo bitkisinə antosianların sintezinin artmasına səbəb olmuşdur (Shichijo, 1993). Analoji nəticələr qarğıdalı bitkisi ilə aparılan təcrübələrdə də qeyd olunmuşdu (Christie et al., 1994). Çiyələyin patogenlə yoluxması flavonoidlərin biosintezini gücləndirir (Casañal et al., 2013). Qaragilə (*Vaccinium myrtillus*) flavonoidlərlə zəngin bitkilərdən hesab olunur. Koskimäki və həmmüəllifləri (2009) qaragilə bitkisinin endofit göbələklərdən (*Paraphaeosphaeria* sp.) və patogendən (*Botrytis cinerea*) müdafiəsində flavonoidlərin rolunu tədqiq etmişlər. Müəyyən olunmuşdur ki, bütün yoluxmuş nümunələrdə fenollu turşuların, flavanların və oliqomer proantosianidinlərin biosintezi artmışdır.

Beləliklə, flavonoidlər bitkilərdə antioksidant təsirə malik müxtəlif fizioloji funksiyaları yerinə yetirirlər. Antioksidant müdafiə funksiyası ilə yanaşı onlar hüceyrədə osmoprotektor rolunu yerinə yetirir, ağır metalları birləşdirir və həmçinin siqnalın ötürülməsində iştirak edirlər.

Prolin: Prolin bitkinin çoxfunksiyalı metabolitlərindən hesab olunur. O, kiçik molekullu şaperon tipli fermentlərin, o cümlədən də oksidləşdirici stres fermentlərinin nativ quruluşunun qorunub saxlanması üçün yaxından iştirak edir (Liang et al., 2013). Müxtəlif təbiətli stressorların təsirindən (quraqlıq, şoranlıq, şaxta, ağır metallar, radiasiya, patogen və s.) bitki hüceyrələrində prolinin miqdarı artır (Hossain et al., 2014). Çovdar bitkisinin soyuğa akklimasiyası zamanı prolinin miqdarı təqribən 10 dəfə artmışdır (Koster et al., 1992). Digər tərəfdən şaxtaya davamlı buğda bitkisindən fərqli olaraq çovdar cücərtiləri konstitutiv soyuğa davamlılıq göstərmiş və onlarda prolinin yüksək miqdarı aşkarlanmışdır (Колупаев и др., 2015). Özündə çoxlu miqdarda prolin toplayan çiyələk sortları aşağı temperaturlara daha çox davamlılıq göstərmiş və antioksidant fermentlərin yüksək fəallığı ilə fərqlənmişlər (Luo et al., 2011). Transgen bitkilərlə aparılan təcrübələr də prolinin bitkilərin stresdən müdafiəsində mühüm rol oynadığını sübut edir. Belə ki, *Vigna aconitifolia* bitkisindən transformasiya

olunmuş P5KC geninin ekspresiyasının gücləndiyi bütün bitkisi nəzarət variantla müqayisədə 10-18 dəfə artıq prolin sintez edir və yüksək duzadavamlılığı ilə xarakterizə olunur (Kavi Kishor et al., 2005). İkizəncirli RNT-supressor prolin dehidrogenaza daşıyan regenerant günəbaxan bitkisi torpaq quraqlığı zamanı prolinin yüksək miqdarı və osmotik stressə davamlılığı ilə fərqlənmişdir (Комисаренко и др., 2015).

Bəzi tədqiqatlarda ekzogen prolinin bitkinin stressə davamlılığında müsbət rol oynadığı qeyd edilir. Məs., ekzogen prolinin təsirindən noxud bitkisinin istiyə davamlılığı artmışdır (Kaushal et al., 2011). Ekzogen prolin duz stresinə məruz qalmış 6 günlük düyü cücərtilərində hidrogen peroksidinin miqdarının azalmasına səbəb olmuşdur (Nounjan and Theerakulpisut, 2012). Bu zaman prolin əlavə olunmuş variantda superoksiddismutazanın və askorbat peroksidazanın fəallığı prolin əlavə olunmamış variantla müqayisədə daha aşağı olmuşdur. In vitro şəraitdə prolin düyü cücərtilərində arsenitin təsirindən denaturasiyaya məruz RNTaza fermentinin fəallığını bərpa etmişdir (Mishra, Dubey, 2006).

Ümumiyyətlə, bitkinin stres şəraitdə fəaliyyətində prolin çoxşaxəli funksiyalara malikdir. Stres zamanı o, nəinki antioksidant, həm də prooksidant xassələrə malik olur. Mitoxondridə prolinin katabolizmi OFF-nin əmələ gəlməsinin güclənməsinə səbəb ola bilər (Miller et al., 2009). Patogenlə yoluxmuş arabidopsis bitkisinə prolinin sintezinin artması prolindehidrogenaza fermentinin fəallığının və ona uyğun genin ekspresiyasının güclənməsi ilə müşayiət olunur (Cecchini et al., 2011). Bəzi tədqiqatlarda ekzogen prolinin təsirindən askorbat turşusunun və qlutatonin miqdarının artması qeyd olunur (Kaushal et al., 2011). Kolupayev və həmmüəllifləri (Колупаев и др., 2015) yumşaq buğda cücərtilərində şaxtaya davamlılığında prolin və karbohidratların rolunu qeyd etmişlər. Həmçinin aşağı temperaturalarda şaxtaya davamlı taxıllar prolinin sintezini gücləndirmək qabiliyyətinə malikdirlər. Çox güman ki, prolin molekulyar şaperon funksiyasını yerinə yetirərək stres zamanı antioksidant fermentlərin fəallığının saxlanılmasına təsir edir. Stresin təsirindən bitkilərdə prolinin sintezinin induksiyası bir sıra siqnal (Ca^{2+} ionları, OFF) və hormonal (ABT, ST) funksiyaya malik maddələrin vasitəsilə baş verir (Liang et al., 2013).

Bitkilərin stressə davamlılığında prolinin çoxşaxəli funksiyalara malik olması haqda həddən artıq məlumatların toplanmasına baxmayaraq, bu orqanizmlərin abiotik stressə davamlılığı ilə prolinin miqdarının artması arasında əlaqənin olması haqqında fikirlər birmənalı deyil. Belə ki, bəzi tədqiqatçılar arpa bitkisinin duzadavamlılığı ilə prolinin miqdarı arasında heç bir korrelyasiya aşkar etməmişlər (Widodo et al., 2009). Duza və soyuğa həs-

sas arabidopsis mutantlarında isə prolinin yüksək miqdarı müşahidə olunmuşdur (Xin, Browse, 1998). Soyuğa davamlı düyü genotiplərinin yarpaq və gövdəsində normal və aşağı temperaturlarda prolinin miqdarı həssas genotiplərlə müqayisədə aşağı olmuşdur (Aghaee et al., 2011). Bir sıra tədqiqatlarda qeyd olunduğu kimi prolinin miqdarının artması ilə bitkinin bu və ya digər stresə davamlılığı arasında asılılığın olmaması həmin bitkilərdə digər stres-protektor mexanizmlərin (məs., antioksidant ferment sistemi, və ya digər osmolitlərin toplanması və s.) daha güclü olması ilə izah oluna bilər. Bitkilərdə prolinin iki yolla – qlutamat və ya ornitin yolu ilə sintez oluna bilər. Belə hesab olunur ki, stressorların təsiri ilə induksiya olunan prolinin sintezi qlutamat yolu ilə baş verir (Liang et al., 2013). Bu yolun əsas fermenti $\Delta 1$ -pirrolin-5-karboksilatsintazadır (P5KC, KФ 2.7.2.11.1.2.1.41). Əksər bitkilərdə P5KC əsasən iki genlə kodlaşır və uyğun olaraq iki molekulyar forma ilə təmsil olunur – P5KC1 və P5KC2 (Armengaud et al., 2004). P5KC1 sitoplazma və xloroplastlarda, P5KC2 isə ancaq sitoplazmada lokalizasiya (Szekely et al., 2008; Szabados, Savoure, 2010). Prolinin deqradasiyası mitoxondrilərdə baş verir ki, bu zaman prolinin deqradasiyasının sürəti prolindehidrogenazanın fəallığından asılı olur (Liang et al., 2013). Stressorların təsirindən prolinin miqdarının artması onun sintezinin sürətinin və katabolizminin dəyişməsi ilə bağlı ola bilər. Stresin təsirindən bitkilərdə prolinin sintezinin induksiya bir sıra siqnal (Ca^{2+} ionları, OFF) və hormonal (ABT, ST) funksiyaya malik maddələrin vasitəsilə baş verir. Prolinin sintezində Ca-un rolu bəzi bitkilərdə geniş öyrənilmişdir. Duz stresinə məruz qalmış *Casuarina equisetifolia* şitillərinə kalsium duzları ilə təsir etdikdə də anoloji nəticələr alınmışdır (Liang et al., 2013).

Qlisin-betain: Qlisin-betain (QB) əsasən bir çox yosun və ali bitkilərin hüceyrələrində əmələ gəlir. Hüceyrə daxilindəki miqdarı onların sintez və katabolizm sürətləri arasındakı balansla tənzimlənmənin prolinədən və digər osmolitlərdən fərqli olaraq hüceyrədə bir dəfə əmələ gələn qlisin-betain sonradan katabolik çevrilmələrə məruz qalmır. Belə hesab olunur ki, qlisin-betainin hüceyrə daxilindəki qatılığı onun biosintez və floemadan toxumaya daşınma sürətlərindən asılıdır. Qlisin-betain xloroplastlarda xolindən əmələ gəlir. Proses iki mərhələdə baş verir: birinci ferment – xolinmonooksigenaza fotosintetik reduksiya olunmuş ferredoksin və molekulyar oksigendən istifadə edərək xolinin betain aldehidə qədər oksidləşməsini kataliz edir; ikinci ferment – betainaldehiddehidrogenaza betain aldehidinin qlisin-betainə oksidləşməsini kataliz edir. Hər iki ferment ayrılmış, təmizlənmiş və onların kDNT-ləri alınmışdır. Tədqiqatlar göstərmişdir ki, bitkinin yetişdirildiyi məhlulda osmotik təz-

yiqi artdıqda hər iki fermentin fəallığı bir neçə dəfə çoxalır və eyni zamanda onların transkriptlərinin miqdarı da artır. Bitkini daha sonra adi suya keçirdikdə transkriptlərin miqdarı azalır. Müxtəlif bitkilərdə xolinin miqdarı eyni olmur. İspanaqda (*Spinacia oleracea*) və şəkər çuğundurunda (*Beta vulgaris*) xolin etanolaminfosfatın metilləşməsi zamanı xolinfosfatın əmələ gəlməsi hesabına yaranır. Sonra xolinfosfat hidroliz edərək xolinə çevrilir (Russell et al., 1998). İspanaqda xolinin biosintezinə cəlb olunan fermentin fəallığı ətraf mühitdə duzun qatılığı çox olduqda daha yüksək olur. Arpada (*Hordeum vulgare*) xolin membranın tərkibində olan fosfatidilxolinin fosfolipidə çevrilməsi yolu ilə əmələ gəlir (André and Tetsuko, 2001). Hüceyrədə qlisin-betainin toplanması bitkinin quraqlığa və duzadavamlılıq qabiliyyətini artırır. Su çatışmazlığı və duz stressi zamanı qlisin betain toplayan bitkilər nisbi su tutumunu və turqor təzyiqini daha yüksək səviyyədə saxlamaq və daha böyük fotosintezmə qabiliyyətinə malik olurlar. Kənd təsərrüfatı bitkilərinin böyük əksəriyyəti QB toplamaq qabiliyyətinə malik deyillər. Bitkilərin quraqlığa və duzadavamlılığını artırmaq məqsədilə qlisin-betainin biosintezinə cavabdeh olan fermentlərin genlərini daşıyan transformantların alınması istiqamətində bir sıra tədqiqatlar aparılmışdır. Bu zaman məlum olmuşdur ki, xolinin betain-aldehidə çevrilməsinə cavabdeh olan bakterial xolindehidrogenaza fermentinin geni transformasiya olunmuş tütün bitkisi (*Nicotiana tabacum*) yabanı forma ilə müqayisədə duz stressi zamanı daha yüksək böyümə və inkişaf tempinə malik olmuşdur (Yang et al., 2005).

Müəyyən olunmuşdur ki, qlisin betain bitkilərdə bir çox fermentləri yüksək temperaturun təsirindən inaktivasiyadan müdafiəsində iştirak edir (Palle et al., 1998). Fotosistem II yüksək temperatura həssasdır. Bitki hüceyrələrinə betainlərin ekspressiyasını gücləndirən genlərin daxil edilməsi fotosistemin zülallarının müdafiəsində yaxından iştirak edir (Mamedov et al., 1993; Allahverdieva et al., 2001). Xolindehidrogenaza fermentini kodlaşdıran bakterial betA geninin tütün bitkisinə köçürülməsi transgen bitkilərin duzadavamlılıq qabiliyyətini güclənməsinə və yaşıl biokütlənin artmasına səbəb olmuşdur (Lilius et al., 1996). Düyü bitkisi nisbətən duzadavamlı hesab olunur. betA geninin ekspressiyası düyü bitkisinin xloroplastlarında qlisinbetainin toplanmasına və duzadavamlılığın artmasına səbəb olmuşdur (Takabe et al., 1997). Betainaldehiddehidrogenaza geninin ispanaga daxil edilməsi qlisinbetainin sintezini gücləndirməklə bitkinin istiyədəvamlılığını artırmışdır. Belə ki, hətta 45°C temperaturda belə bitki fotosintez qabiliyyətinə malik olur (Yang et al., 2005). Xolinoksidazanın codA geninin arabidopsis və düyü bitkilərinin genomuna daxil edilməsi transgen bitkilərin xloroplastlarında qlisin-

betainin miqdarının çoxalmasına səbəb olmuşdur ki, bu da həmin bitkilərin duza, aşağı və yuxarı temperaturalara və şüalanmaya qarşı davamlılığını artırmışdır (Murata, 1998; Sakamoto et al., 1998). Yüksək temperatura davamlılıq, xolinoksidazanın fəallığı və qlisinbetainin toplanması arasında korrelyasiya müşahidə olunmuşdur. Sitozolunda və xloroplastlarında yüksək miqdarda qlisinbetain toplanan transgen düyü bitkisinin fotosintez proseslərinin tədqiqi göstərmişdir ki, xloroplastlarında QB lokalizasiya olunan transgen bitkilər sitozolunda QB lokalizasiya olunan bitkilərlə müqayisədə daha davamlı olurlar (Alia et al., 1998).

Antosianlar: Antosianlar ikinci metabolitlərdən olub suda həll olan pigmentlər sinfinə daxildir. Onların quruluşu ilk dəfə 1913-cü ildə alman alimi R.Vilşetter tərəfindən müəyyən olunmuş, 1928-ci ildə isə ilk dəfə ingilis kimyaçısı R.Robinson tərəfindən kimyəvi yolla sintez olunmuşdur (Запрометов, 1993). Anatomik olaraq vakuolda lokalizasiya olunan antosianlar əsasən epidermisdə (85%) və periferik mezofildə (15%) toplanırlar. Antosianlar kation olduqlarından hüceyrədə onlar üzvi turşuların duzları şəklində mövcud olurlar. pH-ın neytral qiymətlərində onlar qeyri-stabil rəngsiz psevdosəslər əmələ gətirirlər. Buna görə də antosianların ekstraksiyası zəif turş mühitdə aparılır. Bitkilərdən alınmış antosianlar və antosianidlər qırmızı və bənövşəyi-qırmızı rəngdə olur. Bitkilərdə bu maddələr bir çox funksiyaları yerinə yetirirlər ki, bunlardan biri də günəşdən müdafiədir (Костюк и Потапович, 2004). Antosianlar bitkilərin aşağı temperaturalara davamlılığını artırır. Vegetasiyanın başlanğıcında bəzi bitkilərdə antosianların sintezi fenollu birləşmələrin sintezi ilə üst-üstə düşür. Işıqdan müdafiə funksiyası ilə yanaşı antosianlar həm də antioksidant rolunu oynayırlar. Bununla yanaşı onların sərbəst radikalların neytrallaşdırılmasındakı rolu tam aydın deyil. Çünki vakuolda yerləşdiklərinə görə antosianlar məkanca oksigenin fəal formalarından ayrı yerləşirlər. Buna baxmayaraq bəzi tədqiqatlarda göstərilmişdir ki, digər orqanellərdə yaranan peroksidlər vakuolyar antosianlarla neytrallaşa bilirlər (Масленников, 2003).

Riboflavin: Riboflavin suda həll olan vitamin (B2) olub təbiətdə geniş yayılmışdır. Bir sıra mikroorqanizmlər riboflavin sintez etmək qabiliyyətinə malikdirlər. Bu maddə daha çox dənli bitkilərdə toplandığından həmin bitkilər B2 vitamininin mənbəyi hesab oluna bilər. İnsan qidası üçün riboflavin mənbəyi süd məhsulları hesab olunur. Riboflavin tənəffüs fermentlərindən olan – flavinadeninmononukleotid və flavinadeninonukleotidin kofermentinin tərkibinə daxildir. Məhlulda bu maddə kifayət qədər davamlıdır, onun parçalanma sürəti işıqdan və mühitin pH-dan asılıdır: qələvi mühitdə riboflavin parçalanır, turş mühitdə isə temperaturun artma-

sına davamlıdır. Təbiətdə riboflavinə 3 formada rast gəlinir: sərbəst riboflavin və onun koferment formaları – flavinmononukleotid və flavinadeninonukleotid. Riboflavinin koferment formalarının əmələ gəlməsi əsasən ATF və iki ferment – flavokinaza və flavinnukleotidfosforilaza vasitəsilə həyata keçir. Onun bioloji rolu oksidləşmə-reduksiya qabiliyyətinə malik olması nəticəsində orqanizmdə bir çox maddələr mübadiləsi reaksiyalarında iştirakı ilə əlaqədardır. Heyvanlarda riboflavin çatışmazlığı ilə qanda lipidlərin peroksidləşmə məhsulları, katarakt və ateroskleroz arasında birbaşa əlaqə mövcuddur. Bu fakt lipidlərin peroksidləşmə məhsullarının sintez və parçalanmasının molekulyar mexanizmlərinin tədqiqində flavoproteinlərin mühüm rolunu göstərir. Bəzi flavoproteinlər tərkibində flavinmononukleotid və flavinadeninonukleotidə yanaşı həm də qeyri-üzvi ionlar – dəmir və molibden də saxlayır, onlar da elektronların nəqli proseslərini kataliz etmək qabiliyyətinə malik olurlar. Bu fermentlərin kataliz etdiyi 2 tip kimyəvi reaksiyaları göstərmək olar: birinci tip reaksiyalarda ferment oksigenin iştirakı ilə ilkin substratı və ya aralıq metaboliti birbaşa oksidləşdirir. Bu qrup fermentlərə L- və D-aminturşuların oksidazalarını, qlisinoksidazasını, aldehidoksidazasını, ksantinoksidazasını aid edirlər. İkinci tip reaksiyalarda flavoproteinlər elektronun və protonun ilkin substratdan deyil, reduksiya olunmuş piridin kofermentindən nəqlini kataliz edirlər.

ƏDƏBİYYAT

- Гришко В.Н., Сыщиков Д.В.** (2012) Функционирование глутатионзависимой антиоксидантной системы и устойчивость растений при действии тяжелых металлов и фтора. Киев: Наук. думка, 239 с.
- Гунес А., Инал А., Адак М.С., Багци Е.Г., Цицек Н., Ераслан Ф.** (2008) Влияние засухи до и после зацветания растений нута на ряд физиологических параметров – возможных критериев засухоустойчивости. *Физиология растений*, **55(1)**: 64-72
- Запрометов М.Н.** (1993) Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Высш. шк., 185 с.
- Колупаев Ю.Е., Рябчун Н.И., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И.** (2015) Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе. *Физиология растений*, **63(4)**: 533-541.
- Комисаренко А.Г., Михальская С.И., Курчий В.М., Сытник С.К., Сергеева Л.Е., Тищенко Е.Н.** (2015) Физиологобиохимическая характеристика трансгенных растений подсолнечника

- с двухцепочечным РНК-супрессором гена пролиндегидрогеназы. *Физиология растений и генетика*, **47(2)**: 160-166.
- Костюк В.А., Потапович А.И.** (2004) Биорадикалы и биоантиоксиданты. Минск: БГУ, 179 с.
- Макаревич А.М., Шутова А.Г., Спиридович Е.В., Решетников В.Н.** (2010) Функции и свойства антоцианов растительного сырья. *Труды Белорусск. гос. ун-та*, **4(2)**: 1-11.
- Масленников П.В.** (2003) Экологические аспекты накопления антоциановых пигментов: Дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 162 с.
- Олениченко Н.А., Загоскина Н.В., Астахова Н.В., Трунова Т.И., Кузнецов Ю.В.** (2008) Первичный и вторичный метаболизм озимой пшеницы при холодовом закаливании и действии антиоксидантов. *Прикл. биохимия и микробиология*, **44(5)**: 589-594.
- Путилина Ф.Е., Галкина О.В., Ещенко Н.Д., Диде Г.П., Красовская И.Е.** (2008) Свободно-радикальное окисление. СПб.: СПбУ, 161 с.
- Саиди-Сар С., Хавари-Неджд Р.А., Фахим Х., Горбанли М., Мажд А.** (2007) Совместное влияние гибберелловой и аскорбиновой кислот на перекисное окисление липидов и активность антиокислительных ферментов в проростках сои при обработке никелем. *Физиология растений*, **54(1)**: 85-91.
- Смоликова Г.Н., Медведев С.С.** (2015) Каротиноиды семян: синтез, разнообразие и функции. *Физиология растений*, **62(1)**: 3-16.
- Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H., Zarin-kamar F., Pour Irandoost H., Sharifi P.** (2011) Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage. *African J. of Biotechnology*, **10(39)**: 7617-7621.
- Alia H.H., Chen T., Murata N.** (1998) Transformation with a gene for choline oxidase enhances the cold tolerance of *Arabidopsis* during germination and early growth. *Plant Cell Environ.*, **(21)**: 232-239.
- Allakhverdieva Y.M., Mamedov M.D., Gasanov R.A.** (2001) The effect of glycinebetaine on the heat stability of photosynthetic reactions in thylakoid membranes. *Turk. J. Bot.*, **25**: 11-17.
- André T.J., Tetsuko T.** (2001) Inducers of glycinebetaine synthesis in barley. *Plant Physiol.*, **127(4)**: 1827-1835.
- Armengaud P., Thiery L., Buhot N., March G., Savoure A.** (2004). Transcriptional regulation of proline biosynthesis in *Medicago truncatula* reveals developmental and environmental specific features. *Physiol. Plant.*, **120**: 442-450.
- Asada K.** (1999) The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **50**: 601-639.
- Bilger W., Rolland M., Nybakken L.** (2007) UV screening in higher plants induced by low temperature in the absence of UV-B radiation. *Photochem. Photobiol. Sci.*, **6(2)**: 190-195.
- Bouvier F., Backhaus R.A., Camara B.** (1998) Induction and control of chromoplast-specific carotenoid genes by oxidative stress. *J. Biol. Chem.*, **273**: 30751-30659.
- Casañal A., Zander U., Muñoz C., Dupeux F., Luque I., Botella M.A., Schwab W., Valpuesta V., Marquez J.A.** (2013) The strawberry pathogenesis-related 10 (PR-10) Fra a proteins control flavonoid biosynthesis by binding to metabolic intermediates. *J. Biol. Chem.*, **288(49)**: 35322-35332.
- Cecchini N.M., Monteoliva M.I., Alvarez M.E.** (2011) Proline dehydrogenase contributes to pathogen defense in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, **155**: 1947-1959.
- Chen K.M., Gong H.J., Chen G.-C., Wang S.M., Zhang C.L.** (2004) Gradual drought under field conditions influences the glutathione metabolism, redox balance and energy supply in spring wheat. *J. Plant Growth Regul.*, **23**: 20-28.
- Christie P.J., Alfenito M.R., Walbot V.** (1994) Anthocyanin pathways: Enhancement of transcript abundance and impact of low-temperature stress on general phenylpropanoid and anthocyanin pathways: Enhancement of transcript abundance and anthocyanin pigmentation in maize seedlings. *Planta*, **194**: 541-549.
- Collakova E., Della Penna D.** (2003) The role of homogentisate phytyltransferase and other tocopherol pathway enzymes in the regulation of tocopherol synthesis during abiotic stress. *Plant Physiol.*, **133**: 930-940.
- Cuttriss A.J., Pogson B.J.** (2004) Carotenoids. *Plant pigments and their manipulation* (K.M. Davies, ed.). Boca Raton: CRC Press, pp. 57-91.
- Dai F., Huang Y., Zhou M., Zhang G.** (2009) The influence of cold acclimation on antioxidative enzymes and antioxidants in sensitive and tolerant barley cultivars. *Plant Biol.*, **53**: 257-262.
- Dash S., Mohanty N.** (2002) Response of seedlings to heat-stress in cultivars of wheat: growth temperature-dependent differential modulation of photosystem 1 and 2 activity and foliar antioxidant defense capacity. *J. Plant Physiol.*, **159**: 49-59.
- Deckmyn G., Impens I.** (1997) Combined effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen deficiency on the growth, composition and photosynthesis of rye (*Secale cereale*). *Plant Ecol.*, **128**: 235-240.
- Demirevska-Kepova K., Simova-Stoilova L., Sto-**

- yanova Z.P., Feller U.** (2006) Cadmium stress in barley: growth, leaf pigment, and protein composition and detoxification of reactive oxygen species. *J. Plant Nutr.*, **29**: 451-468.
- Es-Safi N. E., Ghidouche S., Ducrot P.H.** (2007) Flavonoids: hemisynthesis, reactivity, characterization and free radical scavenging activity. *Molecules*, **12**: 2228-2258.
- Foyer C.H., Noctor G.** (2005) Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell*, **17**: 1866-1875.
- Gill S.S., Tuteja N.** (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.*, **48**: 909-930.
- Gould K.S., Lister C.** (2006) Flavonoid functions in plants. *Flavonoids: chemistry, biochemistry, and applications* (O.M.Andersen, K.R. Markham, eds.) Taylor & Francis Group: pp. 397-442.
- Gould K.S., Vogelmann T.C., Han T., Clearwater M.J.** (2002) Profiles of photosynthesis within red and green leaves of *Quintinia serrata*. *Plant Physiol.*, **116**(1): 127-133.
- Han Y., Chaouch S., Mhamdi A., Queval G., Zechmann B., Noctor G.D.** (2013a) Functional analysis of arabidopsis mutant's points to novel roles for glutathione in coupling H₂O₂ to activation of salicylic acid accumulation and signaling. *Antioxidants Redox Signal.*, **18**: 2106-2121.
- Han Y., Mhamdi A., Chaouch S., Noctor G.** (2013b) Regulation of basal and oxidative stress-triggered jasmonic acid-related gene expression by glutathione. *Plant Cell Environ.*, **36**: 1135-1146.
- Havaux M., Kloppstech K.** (2001) The protective functions of carotenoid and flavonoids pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis* npq and tt mutants. *Planta*, **213**: 953-966.
- Hossain M.A., Hoque M.A., Burritt D.J., Fujita M.** (2014) Proline protects plants against abiotic oxidative stress: biochemical and molecular mechanisms. *Oxidative damage to plants antioxidant networks and signaling* (P.Ahmad, ed.). Acad. Press is an imprint of Elsevier, pp. 477-521.
- Huang M., Guo Z.** (2005) Responses of antioxidant system to chilling stress in two rice cultivars differing in sensitivity. *Plant Biol.*, **49**: 81-84.
- Jaleel C.A., Riadh K., Gopi R. Manivannan P., Jallali I., Al-Juburi H.J., Xing Z.C., Hong-Bo S., Pan-neerselvam R.** (2009) Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. *Acta Physiol. Plant.*, **31**: 427-436.
- Janne J., Koskimäki J.J., Hokkanen J., Jaakola L., Suorsa M., Tolonen A., Mattila S., Pirttilä A.M., Hohtola A.** (2009) Flavonoid biosynthesis and degradation play a role in early defence responses of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) against biotic stress. *Eur. J. of Plant Pathol.*, **125**: 629
- Jordan B.R., James P.E., Strid A., Anthony R.G.** (1994) The effect of ultraviolet-B radiation on gene expression and pigment composition in etiolated and green pea leaf tissue: UV-B-induced changes are gene-specific and dependent upon the developmental stage. *Plant, Cell Environ.*, **17**: 45-54.
- Kaur R., Nayyar H.** (2014) Ascorbic acid a potent defender against environmental stresses. *Oxidative damage to plants antioxidant networks and signaling* (P.Ahmad, ed.). Academic Press is an imprint of Elsevier, pp. 235-287.
- Kaushal N., Gupta K., Bhandhari K., Kumar S., Thakur P. Nayyar H.** (2011) Proline induces heat tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) plants by protecting vital enzymes of carbon and antioxidative metabolism. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, **17**: 203-213.
- Kavi Kishor P.B., Sangam S., Amrutha R.N., Sri Laxmi P., Naidu K.R., Rao K. R.S.S., Rao S., Reddy K.J., Theriappan P., Sreenivasulu N.** (2005) Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Sci.*, **88**: 424-438.
- Khlestkina E.K.** (2013) The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Res. Commun.*, **41**: 185-198.
- Kobayashi N., DellaPenna D.** (2008) Tocopherol metabolism, oxidation and recycling under high light stress in *Arabidopsis*. *Plant J.*, **55**: 607-618.
- Kondo N., Kawashima M.** (2000) Enhancement of the tolerance to oxidative stress in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings by UV-B irradiation: possible involvement of phenolic compounds and antioxidative enzymes. *J. Plant Res.*, **113**: 311-317.
- Kruk J., Szymbalska R., Krupinska K.** (2008) Tocopherol quinone content of green algae and higher plants revised by a new high-sensitive fluorescence detection method using HPLC – Effects of high light stress and senescence. *J. Plant Physiol.*, **165**: 1238-1247.
- Kumar S., Malik J., Thakur P., Kaistha S., Sharma K.D., Upadhyaya H.D.** (2011) Growth and metabolic responses of contrasting chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes to chilling stress at reproductive phase. *Acta Physiol. Plant.*, **33**: 779-787.
- Lascano H.R., Antonicelli G.E., Luna C.M., Melchiorre M.N., Gomez L.D., Racca R.W.** (2001) Antioxidant system response of different wheat cultivars under drought: field and *in vitro* studies. *Aust. J. Plant Physiol.*, **28**: 1095-1102.

- Lea U.S., Slimestad R., Smedvig P., Lillo C.** (2007) Nitrogen deficiency enhances expression of specific MYB and bHLH transcription factors and accumulation of end products in the flavonoid pathway. *Planta*, **225**: 1245-1253.
- Ledford H.K., Baroli I., Shin J.W., Fischer B.B., Eggen R.I.L., Niyogi K.K.** (2004) Comparative profiling of lipid-soluble antioxidants and transcripts reveals two phases of photooxidative stress in a xanthophyll-deficient mutant of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Mol. Genet. Genomics*, **272**: 470-479.
- Liang X., Zhang L., Natarajan S. K., Becker D. F.** (2013). Proline mechanisms of stress survival. *Antioxid. Redox Signal.*, **19**: 998-1011.
- Lilius G., Holmberg N., Bulow L.** (1996) Enhanced NaCl stress tolerance in transgenic tobacco expressing bacterial choline dehydrogenase. *Bio-technol.*, **14**(2): 177-180.
- Maeda H., Song W.N, Sage T.L., DellaPenna D.** (2006) Tocopherols play a crucial role in low-temperature adaptation and phloem loading in *Arabidopsis* // *Plant Cell*, **18**: 2710-2732.
- Mamedov M., Hayashi H., Murata N.** (1993) Effects of glycine-betaine and unsaturation of membrane lipids on heat stability of photosynthetic electron-transport and phosphorylation reactions in *Synechocystis PCC6803*. *Biochem. Biophys. Acta*, **1142**(1): 1-5.
- Millar A.H., Mittova V., Kiddle G., Heazlewood J.L., Bartoli C.G., Theodoulou F.L., Foyer C.H.** (2003) Control of ascorbate synthesis by respiration and its implications for stress responses. *Plant Physiol.*, **133**: 443-447.
- Miller G., Arik H., Stein H., Suzuki N., Mittler R., Aviah Z.** (2009) Unraveling $\Delta 1$ -pyrroline-5-carboxylate-proline cycle in plants by uncoupled expression of proline oxidation enzymes. *J. Biol. Chem.*, **284**: 26482–26492.
- Mishra S., Dubey, R.S.** (2006) Inhibition of ribonuclease and protease activities in arsenic exposed rice seedlings: role of proline as enzyme protectant. *J. Plant Physiol.*, **163**: 927-936.
- Munne-Bosch S., Alegre L.** (2002) The function of tocopherols and tocotrienols in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.*, **21**: 31-57.
- Murata N.** (1998) Enhancement of tolerance to multiple stresses by genetic engineering. *Abstr. IX Int. Congr. Plant Tissue Cell Culture*, Jerusalem: p. 34
- Noctor G., Mhamdi A., Chaouch S., Han Y., Neskermans J., Marquez-garcia B., Queval G., Foyer C.H.** (2012) Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant, Cell Environ.*, **35**: 454-484.
- Nounjan N., Theerakulpisut P.** (2012) Effects of exogenous proline and trehalose on physiological responses in rice seedlings during salt-stress and after recovery. *Plant Soil Environ.*, **58**(7): 309-315.
- Paleg L.G., Douglas T.J., van Daal A., Keech D.B.** (1998) Proline, betaine and other organic solutes protect enzymes against heat inactivation. *Austr. J. Plant Physiol.*, **8**(1): 107-114.
- Rai V., Khatoon S., Bisht S.S., Mehrotra S.** (2005) Effect of cadmium on growth, ultramorphology of leaf and secondary metabolites of *Phyllanthus amarus* Schum. and Thonn. *Chemosphere*, **61**: 1644-1650.
- Russell B.L., Rathinasabapathi B., Hanson A.D.** (1998) Osmotic stress induces expression of choline monooxygenase in sugar beet and amaranth. *Plant Physiol.*, **16**(2): 859–865.
- Sakamoto A., Murata A., Murata N.** (1998) Metabolic engineering of rice leading to biosynthesis of glycinebetaine and tolerance to salt and cold. *Plant Mol. Biol.*, **8**(6): 1011-1019
- Semane B., Cuypers A., Smeets K., Van B.F., Horemans N., Schat H., Vangronsveld J.** (2007) Cadmium responses in *Arabidopsis thaliana*: Glutathione metabolism and antioxidative defence system. *Physiol. Plant.*, **129**: 519-528.
- Semchuk N., Lushchak O.V., Falk J., Krupinska K., Lushchak V.I.** (2009) Inactivation of genes, encoding tocopherol biosynthetic pathway enzymes, results in oxidative stress in outdoor grown *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol. Biochem.*, **47**: 384-390.
- Shichijo C., Hamada T., Hiraoka M., Johnson C.B., Hashimoto T.** (1993) Enhancement of red-light-induced anthocyanin synthesis in sorghum first internodes by moderate low temperature given in the preirradiation culture period. *Planta*, **191**: 238-245.
- Shumskaya M., Wurtzela E.T.** (2013) The carotenoid biosynthetic pathway: thinking in all dimensions. *Plant Sci.*, **208**: 58-63.
- Szabados L., Savaouré A.** (2010) Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci.*, **15**: 89-97.
- Szalai G., Kellos T., Galiba G., Kocsy G.** (2009) Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions. *J. Plant Growth Regul.*, **28**: 66-80.
- Szarka A., Tomasskovic B., Banhegyi G.** (2012) The ascorbate-glutathione-tocopherol triad in abiotic stress response. *Inter. J. Mol. Sci.*, **13**: 4458-4483.
- Székely G., Abrahám E., Cséplő A. et al.** (2008) Duplicated P5CS genes of *Arabidopsis* play distinct roles in stress regulation and developmental control of proline biosynthesis. *Plant J.*, **53**: 11-28.
- Takabe T., Hayashi Y., Nakamura T. et al.** (1997) Genetic engineering of glycinebetaine

- accumulation and increased salinity tolerance in plants. *Abstr. 5th Intern. Congr. Plant Mol. Biol.*, Singapore: p. 667.
- Tounekti T., Hernandez I., Muller M., Khemira H., Munne-Bosch S.** (2011a) Kinetin applications alleviate salt stress and improve the antioxidant composition of leaf extracts in *Salvia officinalis*. *Plant Physiol. Biochem.*, **49**: 1165-1176.
- Tounekti T., Vadel A.M., Onate M., Khemira H., Munne-Bosch, S.** (2011b) Salt-induced oxidative stress in rosemary plants: damage or protection? *Environ. Exp. Bot.*, **71**: 298-305.
- Treutter D.** (2006) Significance of flavonoids in plant resistance: a review. *Environ. Chem. Lett.*, **4**: 147-157.
- Velasco L., Garcia-Navarro E., Perez-Vich B., Fernandez-Martinez J.M.** (2013) Selection for contrasting tocopherol content and profile in *Ethiopian mustard*. *Plant Breed.*, **132**: 694-700.
- Wang S., Liang D., Li C., Hao Y., Maa F., Shu H.** (2012) Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks. *Plant Physiol. Biochem.*, **51**: 81-89.
- Waskiewicz A., Beszterda M., Golinski P.** (2014) Nonenzymatic antioxidants in plants. *Oxidative damage to plants antioxidant networks and signaling* (P.Ahmad, ed.). Academic Press is an imprint of Elsevier, pp. 201-234.
- Widodo, Patterson J.H., Newbigin E., Tester M., Bacic A., Roessner U.** (2009) Metabolic responses to salt stress of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars, Sahara and Clipper, which differ in salinity tolerance. *J. Exp. Bot.*, **60(14)**: 4089-4103.
- Wonish W., Schaur R.** (2001) Chemistry of glutathione. *Plant Ecophysiology. Significance of glutathione in plant adaptation to the environment* (D.Grill, M.Tausz, L.de Kok, eds.) Dordrecht: Kluwer, **2**: 13-26.
- Xin Z., Browse, J.** (1998). eskimol mutants of *Arabidopsis* are constitutively freezing-tolerant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**: 7799-7804.
- Yang X., Liang Z., Lu C.** (2005) Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic tobacco plants. *Plant Physiol.*, **138(4)**: 2299-2309.

Роль Антиоксидантов Неферментной Природы В защите Растений От Стресса (Обзор)

Д.Р. Алиева

Институт молекулярной биологии и биотехнологий НАН Азербайджана

Растения бывают в достаточной степени устойчивыми к окислительному стрессу, возникающему в условиях неблагоприятной окружающей среды. Это объясняется существованием в клетке сильных механизмов защиты. Антиоксидантная система защиты растений сложна и многокомпонентна. Эта система состоит из низкомолекулярных антиоксидантных веществ неферментной природы и высокомолекулярных ферментов – антиоксидантов. Неферментная система более сложна и многогранна. Эти вещества обладают непосредственным или косвенным антиоксидантным (мембранопротекторы, шапероны, сигнал-регуляторы и др.) воздействием.

Ключевые слова: Антиоксидантная защитная система, глутатион, токоферол, рибофлавин, пролин

The Role Of Nonenzymatic Antioxidant Substances In The Plant Defense Against Stress

D.R. Aliyeva

Institute of Molecular Biology and Biotechnologies, Azerbaijan National Academy of Sciences

Plants are quite tolerant to the effects of oxidative stress formed due to adverse environmental conditions. It is attributed to strong defense mechanisms of plant cells. The complex multi-component antioxidant defense system (AOS) consists of low-molecular weight nonenzymatic antioxidant substances and high-molecular weight nonenzymatic enzymes. Nonenzymatic system is more complex and multifaceted. These substances express direct or indirect antioxidant effects as membrane-protectors, chaperones, signal-regulating compounds.

Keywords: Antioxidant defense system, glutathione, tocopherol, riboflavine, proline