

## **Quraqlıq Və Duz Stresləri Şəraitində Buğda Genotiplərində Rubisko, Rubisko aktivaza Və Fosfoenolpiruvat karboksilazanın Zülal Səviyyələrinin Dəyişilməsi**

**Ş.M. Bayramov**

AMEA Botanika İnstitutu, Badamdar şossesi, 40, Bakı AZ 1073, Azərbaycan;  
E-mail: sbayramov@hotmail.com

**Məqalədə nəzarət olunan şəraitdə və eyni zamanda quraqlıq və duz stresinin təsiri zamanı bərk (Bərəkətli-95, Qaraqılçığ-2) və yumşaq (Əzəmətli-95, Qiymətli-2/17) buğda genotiplərinin ilkin cücartilərinə və yetkin bitkilərin müxtəlif orqanlarında Rubisko, Rubisko aktivaza və fosfoenolpiruvat karboksilaza fermentlərinin zülal miqdarlarının dəyişilməsi immunoblotinq metodu ilə öyrənilmişdir.**

*Açar sözlər:* Buğda, Rubisko, Rubisko aktivaza, fosfoenolpiruvat karboksilaza, abiotik stres

### **GİRİŞ**

Rubisko aktivaza fermenti təbiətdə ən çox rast gəlinən və CO<sub>2</sub>-nin fotosintetik assimilyasiyasının ilkin reaksiyasını kataliz edən Rubisko fermentinin aktivləşməsi reaksiyasını kataliz edərək, bitkilərin böyüməsinin tənzimlənməsində mühüm rol oynayır. Rubisko aktivaza Rubiskonun aktiv mərkəzinin konformasiyasını tənzimləyərək, möhkəm rabitə ilə birləşmiş inhibitorları kənarlaşdırır və fermentə sürətlə karboksilləşmə imkanı yaradır (Carmo-Silva and Salvucci, 2013).

Fosfoenolpiruvat karboksilaza (FEPK) fermenti C<sub>3</sub> bitkilərdə karbon və azot metabolizmində mühüm rol oynayaraq, fosfoenolpiruvatın dönməyən karboksilləşmə reaksiyasını katalizə edərək onu oksalasetata çevirir (O'Leary et al., 2011). Bitki FEPK-azaları hüceyrənin sitoplazmasında bitkinin inkişaf fazalarından asılı olaraq müxtəlif fizioloji rol oynayırlar.

Bizim əvvəllər apardığımız tədqiqatlarda göstərilmişdir ki, sahədə normal suvarma şəraitində yetişdirilmiş buğda genotiplərinin flaq yarpaqlarında və sünbül elementlərində bitkilərin inkişaf mərhələlərindən asılı olaraq FEPK və Rubisko fermentlərinin fəallıqları paralel dəyişir və onların fəallıqları ilə bitkinin dən məhsuldarlığı arasında müsbət korrelyasiya müşahidə olunur (Aliyev et al., 1996). Ədəbiyyatda buğdanın flaq yarpaqlarında Rubiskonun ümumi fəallığının çiçəkləmə mərhələsində quraqlıq stresinin təsirindən azaldığı qeyd edilmiş, eyni zamanda ümumi zülalın və xlorofilin miqdarının da azaldığı göstərilmişdir (Holaday et al., 1992). Sahə şəraitində quraqlıq stressi tədricən baş verdiyindən karbon qazının fotosintetik assimilyasiyası və əmələ gələn assimilyantların paylanması və onların sərfi atmosferdən daxil olan CO<sub>2</sub>-nin diffuziya sürətinin azalması ilə paralel olaraq məhdudlaşdığı güman edilir. Belə ki, yay fəslində təbii quraqlığın təsirindən üzüm bitkisinin yarpaqlarında ağızçıqların qismən bağlanması nəticəsində

CO<sub>2</sub>-nin xloroplastlara daşınmasının məhdudlaşmasının artması eyni zamanda Kalvin-Benson tsiklinin müxtəlif fermentlərinin fəallıqlarının azalmasına səbəb olur (Maroco et al., 2002). Quraqlığın təsirindən buğda bitkisinin sünbül elementlərində suyun nisbi miqdarının və su potensialının flaq yarpaqlarla müqayisədə nisbətən az aşağı düşdüyü qeyd olunmuşdur (Tambussi et al., 2007). Həmçinin dən dolmanın son mərhələlərində fotosintezin sürəti sünbül elementlərində flaq yarpaqlarına nisbətən yüksək olması da göstərilmişdir. Ona görə də CO<sub>2</sub>-nin ilkin karboksilləşmə reaksiyasını kataliz edən FEPK, Rubisko və onun katalitik fəallığının tənzimlənməsində iştirak edən Rubisko aktivazanın zülal miqdarının quraqlıq zamanı buğda genotiplərində öyrənilməsi mühüm əhəmiyyət daşıyır.

### **MATERIAL VƏ METODLAR**

Tədqiqat obyektini kimi quraqlığa davamlılığına görə fərqlənən iki yumşaq (Əzəmətli-95 (davamlı), Qiymətli-2/17 (həssas)) və bərk (Bərəkətli-95 (davamlı), Qaraqılçığ-2 (həssas)) buğda genotipləri götürülmüşdür. Toxumlar öncə sterilizə olunmuş və torf qarışığı olan torpaqda vegetasiya qablarında əkilmişdir. Bitkilər temperaturu və işıq rejimi tənzimlənən kamerada yerləşdirilmişdir. Gündüz gecə temperaturu uyğun olaraq 24°/18°C saxlanılmışdır. Bitkilər gündəlik 50%-li Hoagland məhlulu ilə suvarılmışdır. Tədqiqat üçün ilkin cücartilərdən və yetkin bitkilərdən istifadə olunmuşdur. Bitkilər quraqlıq və duz stresinə vegetasiyanın müxtəlif mərhələlərində məruz qalmışdır. Fermentlərin miqdarı immunoblotinq metodu ilə tədqiq edilmişdir (Bayramov and Guliyev 2014). Yarpaqlarda suyun nisbi miqdarı Beytin metoduna görə təyin olunmuşdur (Bate et al., 1972). Denaturasiyaedici poliakrilamid gel elektroforezi (SDS-PAAG) Laemmli metoduna əsasən həyata keçirilmişdir (Laemmli et al., 1970).

Bitki ekstraktlarında həllolan zülalın miqdarı Bradford üsulu ilə təyin olunmuşdur (Bradford et al., 1976).

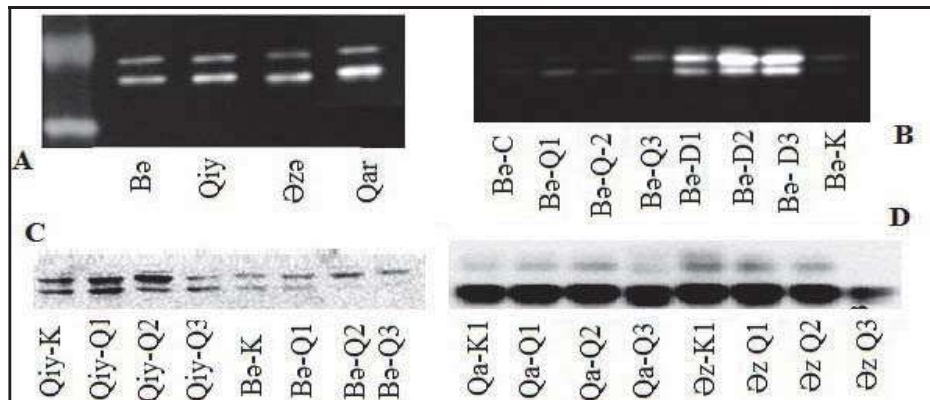
## NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Normal suvarma şəraitində yetişdirilən buğda genotiplərinin ilkin cücərtilərində Rubisko aktivazanın molekulyar kütlələri 42 və 46 kDa olan izoformaları ekspressiya olunur. 100 mM NaCl məhlulu olan mühitə keçirilmiş Bərəkətli-95 genotipinin ilkin cücərtilərində yarpaqlarında Rubisko aktivaza fermentinin hər iki izoformasının miqdarı duz stresinin davam etmə müddətindən asılı olaraq əhəmiyyətli dərəcədə artır. Lakin bu artım Rubisko aktivazanın 46 kDa olan izoformasının miqdarında daha güclü olur. Lakin quraqlıq stresinə məruz qalmış cücərtilərdə hər iki izoformanın miqdarlarında normal suvarılan cücərtilərlə müqayisədə əhəmiyyətli dəyişiklik müşahidə olunmur (Şəkil 1). Lakin kollanma mərhələsinin başlanğıcında 3 gün quraqlıq stresinə məruz qalmış bitkilərdə stresin

davam etmə müddətindən asılı olaraq yarpaqlarda suyun nisbi miqdarının azalması ilə paralel olaraq (cədvəl 1) Rubisko aktivazanın hər iki izoformasının miqdarı bərk və yumşaq buğda genotiplərində fərqli dəyişir. Yumşaq buğda genotiplərində 46 kDa olan izoformanın miqdarı stresin ilk günündə normal suvarılan bitkilərlə müqayisədə dəyişməz qalsa da, molekulyar kütləsi 42 kDa olan izoformanın miqdarı stresin müddəti artdıqca tədricən azalır. Bərk buğda genotiplərində isə əksinə quraqlıq stresinin təsirindən 42 kDa olan izoformanın miqdarı 46 kDa olan izoformanın miqdarından dəfələrlə az olur. Stresin ilk iki günündə 46 kDa olan izoformanın miqdarı normal suvarılan bitkilələrə nisbətən dəyişilməmiş də, quraqlıq stresinə məruz qalmış bitkilərin yarpaqlarında suyun nisbi miqdarının 70%-dən aşağı düşməsi nəticəsində onun miqdarı azalır. Bu azalma daha çox Bərəkətli-95 genotipində müşahidə olunur. Bərk və yumşaq buğda genotiplərinin kollanma mərhələsində May ayının axırlarında istixana şəraitində yetişdirilmiş və təbii günəş işığı ilə işıqlanan, gündüz saatlarında

**Cədvəl 1.** Buğdanın müxtəlif genotiplərində vaxtan asılı olaraq quraqlıq stresinin (QS) və normal suvarılan (NS) bitkilərin yarpaqlarda suyun nisbi miqdarının dəyişməsi

Buğda genotipləri	I gün	II gün	III gün
Qiyəmətlil2/7kontrol	90,1	93,0	89,0
Qiyəmətlil 2/7stres	89,1	73,0	50,0
Qaraqılçılq-2 kontrol	97,2	92,5	91,0
Qaraqılçılq-2 stres	82,9	80,2	68,0
Əzəmətlil-95 kontrol	89,5	93,7	91,0
Əzəmətlil-95 stres	86,5	77,2	46,0
Bərəkətli-95 kontrol	97,0	92,0	86,0
Bərəkətli-95 stres	94,0	80,0	65,0



**Şəkil 1.** A) Normal su təminatı şəraitində buğdanın müxtəlif genotiplərinin (Bə-Bərəkətli 95, Qiy-Qiyəmətlil, Əzə-Əzəmətlil və Qar-Qaraqılçılq2) ilkin cücərtilərində yarpaqlarında; B) Bərəkətli-95 genotipinin ilkin cücərtilərində tədricən quraqlıq və 100 mM NaCl təsirindən; Kollanma mərhələsinin ortalarında yumşaq (C) və bərk buğda genotiplərində (D) Rubisko aktivazanın izoformalarının zülal miqdarlarının dəyişməsi. Hər bir nümunədən 10 µg zülal götürülərək 10%-li SDS-PAAQ elektroforez aparılmışdır.

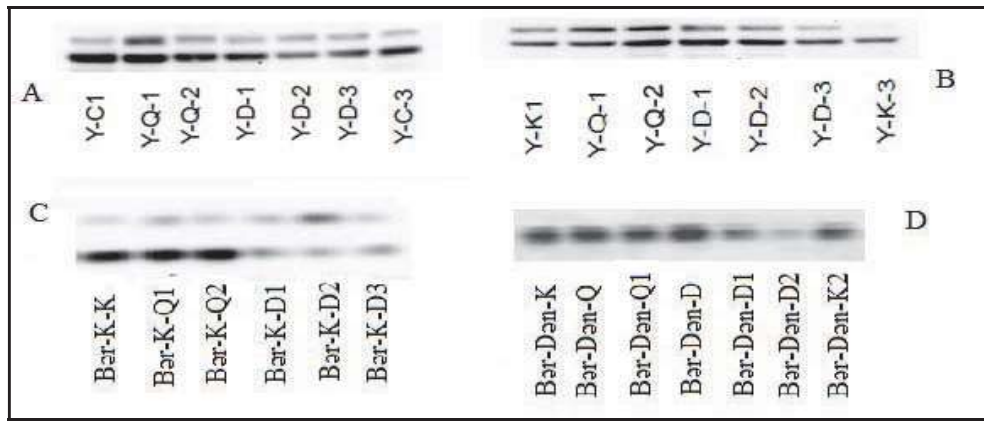
temperaturun 28-30°C olan şəraitdə böyüyən bitkilərin su stresinə məruz qalmış nümunələrinin yarpaqlarında isə Rubisko aktivazanın isoformalarının miqdarı stresin davam etmə müddətindən və yarpaqlarda suyun nisbi miqdarının azalmasına cavab olaraq müxtəlif cür dəyişmişdir (Şəkil 1, C). Üç gün su stresindən sonra yarpaqlarda suyun nisbi miqdarı daha çox Əzəmətli-95 və Bərəkətli-95 genotiplərində azalmışdır. Su stresinin birinci və ikinci günündə Qiymətli2/17 və Bərəkətli-95 genotiplərdə Rubisko aktivazanın hər iki izoformasının miqdarı normal suvarılan bitkilərə nisbətən fərqli dəyişir. Normal suvarılan bitkilərdə hər iki izoformanın miqdarı bir-birinə yaxın olsa da, su stresinin birinci günü Qiymətli 2/17 genotipində hər iki izoformanın miqdarı artır, ikinci gün isə molekulların kütləsi 42 kDa olan izoformanın miqdarı əvvəlki günə nisbətən azalır. Stresin üçüncü günündə 46 kDa izoformanın miqdarı azalaraq 42 kDa olan izoformanın intensivliyinə yaxın olur. Bərəkətli-95 genotipində isə stresin davam etmə müddətindən asılı olmayaraq 46 kDa izoformanın miqdarı dəyişməz qalır. 42 kDa izoformanın miqdarı stresin ilk günündə kəskin azalaraq sonrakı günlərdə ekspresiya olunmur. Hər iki bərk buğda genotipində 42 kDa olan izoforma daha çox ekspresiya olunur. Molekulların kütləsi 46 kDa olan izoformanın yalnız izinə rast gəlinir. 42 kDa olan izoformanın miqdarı hər iki genotipdə su stresinin birinci və ikinci günü dəyişməsə də stresin üçüncü günündə azalır. Lakin bu azalma daha çox Əzəmətli-95 genotipində müşahidə olunur. Quraqlıq stresinin təsirindən yumşaq buğda genotiplərində daha çox Rubisko aktivazanın 46 kDa olan izoformasının ekspresiyası olunsada, bərk buğda genotiplərində əksinə onun 42 kDa izoformasının ekspresiyası olunur. Bərk buğda genotiplərində 42 kDa izoformanın miqdarı 46 kDa olan izoformaya nisbətən dəfələrlə artıqdır (Şəkil 1, D). Görünür ki, təbii günəş işığı ilə işıqlanma və temperaturun gündüz vaxtlarında 28-30°C arasında dəyişən şəraitdə yetişdirilən bərk və yumşaq buğda genotiplərində onun izoformalarının bir-birindən fərqli dəyişməsi təkcə su stresinin təsirindən deyil, eyni zamanda buğda üçün normadan yüksək olan istilik stresinin birgə təsirlərindən baş verir.

Rubisko aktivazanın zülalının miqdarının və geninin ekspresiyasının duz stresinin təsirindən şəkər çuğundurunda artdığı göstərilmişdir (Yang et al., 2012). Tədricən quraqlıq stresinə məruz qalmış və 100 mM NaCl məhlulu ilə suvarılan *B. distachyon* bitkisinin ilkin cücərtilərinin yarpaqlarında və yaşıl gövdələrinə Rubisko aktivazanın izoformalarının zülal miqdarlarının fərqli dəyişdiyi göstərilmişdir. Rubisko aktivazanın böyük izoformasının miqdarının yarpaqlarda su və duz streslərinin təsirindən artdığı, lakin bu artmanın daha çox

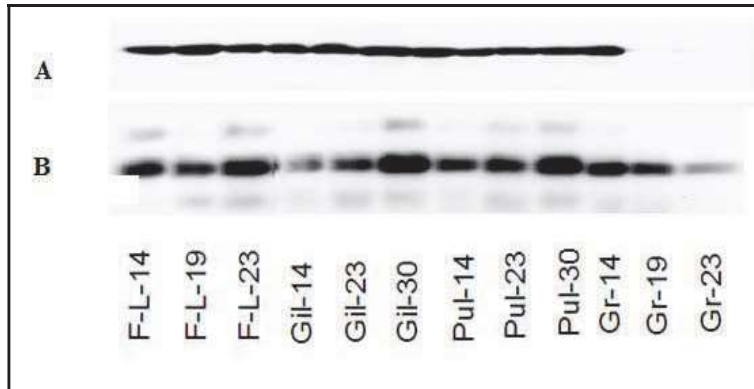
duz stresinə məruz qalmış cücərtilərdə olduğu göstərilmişdir (Bayramov and Guliyev, 2014). Əvvəllər aparılan tədqiqatlarda qarğıdalı bitkisinin 5-ci və 6-cı yarpaqlarınının əmələ gəlmə mərhələlərində Rubisko aktivazanın 43/41 kDa polipeptidlərinin bir-birinə nisbətinin su stresinə məruz qalmış bitkilərdə normal suvarılan bitkilərə nisbətən 50%-ə qədər azaldığı qeyd olunmuşdur (Ayala-Ochoa et al., 2004). Lakin son tədqiqatlar göstərmişdir ki, Rubisko aktivazanın geninin transkript səviyyələri quraqlığın təsirindən və quraqlıqdan sonra rehidratasiya zamanı dəyişmir və quraqlığa davamlılığına görə fərqlənən iki genotip arasında zülalın miqdarında fərq müşahidə olunmur (Xu et al., 2013).

Buğdanın Bərəkətli-95 və Qiymətli2/17 genotiplərinin ilkin cücərtilərinin yarpaqlarında FEPK fermentinin polipeptidlərinin dəyişmə dinamikasının müqayisəli tədqiqi göstərmişdir ki, normal su təminatı olan nümunələrdə fermentin 103 kDa olan polipeptidinin miqdarı 108 kDa olan polipeptidin miqdarından həmişə çox olur (Şəkil 2). 100 mM NaCl təsirinə məruz qalmış nümunələrdə hər iki polipeptidin miqdarı ilk gündə kəskin azalsa da, sonrakı iki gün ərzində nisbətən artaraq normal suvarılan bitkilərə yaxın olmuşdur. Lakin duz stresinin əksinə olaraq, 24 saat quraqlıq stresindən sonra hər iki polipeptidin miqdarı artsa da, sonrakı iki gün ərzində tədricən azalaraq normal cücərtilərdəki səviyyəyə düşmüşdür. Tədricən quraqlıq stresinə məruz qalmış ilkin cücərtilərin köklərində FEPK-aza fermentinin polipeptidlərinin miqdarı normal su təminatı olan nümunələrdən fərqlənməsə də, 100 mM NaCl duzunun təsirlərindən FEPK-aza fermentinin 103 kDa olan polipeptidinin miqdarı kəskin azalır (Şəkil 2, C). Quraqlıq stresinə məruz qalmış cücərəm toxumlarda stresin müddətindən asılı olmayaraq FEPK-azanın polipeptidlərinin miqdarı normal suvarılan cücərtilərin toxumlarına nisbətən əsaslı dəyişmir. Lakin yarpaqdan fərqli olaraq, cücərəm toxumlarda 100 mM NaCl duzunun təsirlərindən FEPK-aza fermentinin polipeptidlərinin miqdarı tədricən azalır (Şəkil 2, D) və 103 kDa polipeptid daha çox ekspresiya olunur. Bu hal eyni zamanda yetişən dənələrdə müşahidə olunmuşdur.

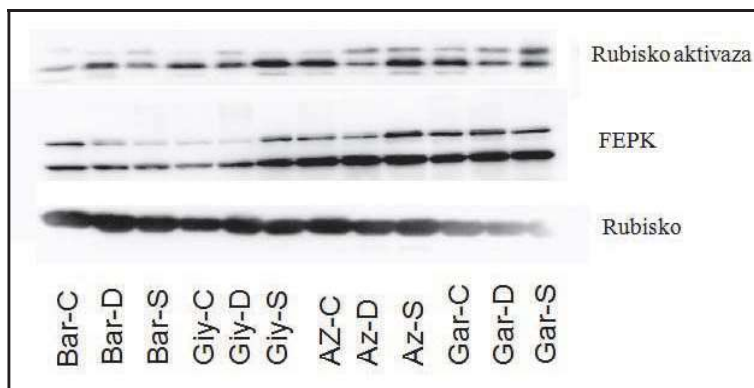
Bərəkətli-95 genotipinin flaq yarpaqlarında və sünbül elementlərində zamandan asılı olaraq FEPK-nin polipeptidlərinin miqdarı fərqli dəyişmişdir. Südyetmə mərhələsindən başlayaraq 10-15 gün müddətində flaq yarpaqlarında, qılçıq və pulcuqlarda onun miqdarı tədricən artsa da, lakin yetişən dənələrdə zaman keçdikcə tədricən azalır (Şəkil 3, B). Lakin Rubiskonun böyük subvahidinin miqdarı yetişən dənələrdə aşkarlanmasa da, digər öyrənilən orqanlarda zamandan asılı olaraq sabit qalmışdır.



**Şəkil 2.** Bərəkətli-95 (A) və Qiymətli-2/17 (B) genotiplərinin ilkin cücərtilərinin yarpaqlarında və Bərəkətli-95 genotipinin cücərtilərinin ilkin köklərində (C) və cücərən toxumlarda (D) tədricən quraqlıq (Q) və 100 mM NaCl duzunun təsirlərindən FEPK-aza fermentinin zülal miqdarının dəyişməsi. Hər bir nümunədən 15 µg zülal götürülüb 10%-li SDS-PAAG elektroforez aparılmışdır.

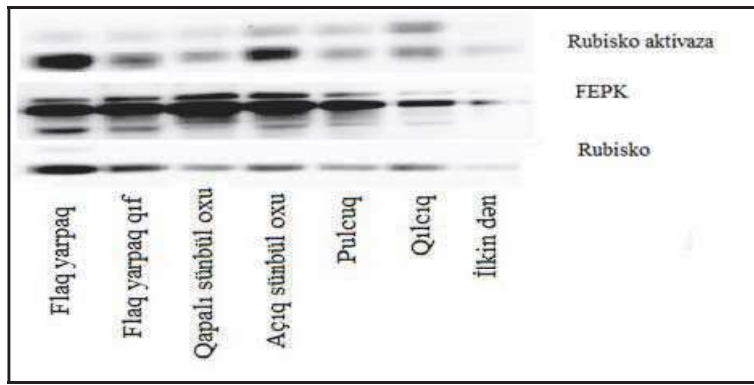


**Şəkil 3.** Normal suvarma şəraitində yetişdirilən Əzəmətli-95 (B) genotipinin flaq yarpaqlarında (F-L-), qılıcıqda (Gil-), pulçuqda (pul-) və yetişməkdə olan dənələrdə (Gr-) Rubiskonun (A) böyük subvahidinin və FEPK-aza (B) polipeptidlərinin çiçəkləmədən 15 gün sonra sonra zamandan asılı miqdarlarının dəyişmə dinamikası.



**Şəkil 4.** Kollanma mərhələsinin sonlarında 4 gün quraqlıq (D) və duz (S) stresinə məruz qalmış buğda genotiplərində Rubisko aktivazanın, FEPK-aza və Rubiskonun böyük subvahidinin miqdarlarının dəyişmə dinamikası.





**Şəkil 5.** Çiçəkləmədən 4 gün sonra Bərəkətli-95 genotipinin flaq yarpaqlarında və sünbül elementlərində Rubisko aktivaza (10 µg zülal), FEPK (15µg zülal) və Rubiskonun böyük subvahidinin (5 µg zülal ) miqdarının müqayisəli analizi.

4 gün paralel olaraq quraqlığın təsirinə məruz qalmış və 100 mM NaCl ilə suvarılmış buğda genotiplərində Rubisko aktivazanın və FEPK-azanın izoformalarının və Rubisko fermentinin böyük subvahidinin miqdarının dəyişməsi tədqiq edilmişdir (Şəkil 4). Yumşaq buğda genotiplərində Rubisko aktivazanın 42 kDa izoformasının miqdarı 46 kDa olan izoformanın miqdarından dəfələrlə çox olmaqla, hər iki stresin təsirindən normal bitkilərə nisbətən artır. Lakin bu artma daha çox quraqlıq stresinə məruz qalan variantlarda müşahidə olunur. Yoxlanılan hər iki bərk buğda genotipində isə istər normal suvarılan və istərsə də, quraqlıq və duz stresinin təsirindən 42 kDa izoformanın miqdarı 46 kDa izoformanın miqdarından kəskin fərqlənir. Quraqlıq və duz streslərinin təsirindən hər iki bərk buğda genotiplərində Rubisko aktivazanın izoformalarının miqdarı bir-birində fərqli dəyişir. Hər iki genotipdə quraqlıq stresinin təsirindən 42 kDa izoformanın miqdarı azalır, duz stresinin təsirindən isə nisbətən artır. 46 kDa izoformanın miqdarı isə normal və stresə məruz qalmış bitkilərdə ciddi dəyişmir. FEPK-aza fermentinin hər iki polipeptidinin miqdarı bərk buğda genotiplərində yumşaq buğda genotipləri ilə müqayisədə daha çox olur. Duz və quraqlıq streslərinin təsirindən onların polipeptidlərinin miqdarı qismən fərqlənsə də, onların miqdarının bir-birinə nisbəti sabit qalır. Lakin Rubiskonun böyük subvahidinin miqdarı eyni genotipdə yoxlanılan bütün variantlarda nisbətən dəyişməz qalır.

Çiçəkləmədən 4 gün sonra Bərəkətli-95 genotipinin flaq yarpaqlarında və sünbül elementlərində (sünbül oxunun açıq və qapalı hissələrində, pulcuq, qılıcıq və yetişən dəndə və flaq yarpaqlarının ayasında və qıfında) hər üç fermentin zülal miqdarının dəyişməsi müqayisəli öyrənilmişdir (Şəkil 5). Sünbülün qılıcıqında və pulcuğunda

Rubisko aktivazanın hər iki izoformasının miqdarı bir-birinə yaxın nisbətdə olsa da, digər orqanlarda kiçik izoformanın miqdarı daha çox olur. Flaq yarpaqlarda və onun qıfında, sünbül oxunun açıq hissəsində və qılıcıqda Rubisko aktivazanın ümumi miqdarı pulcuq və sünbül oxunun qapalı hissəsi ilə müqayisədə daha yüksəkdir.

Bitkinin öyrənilən hissələrində Rubisko fermentinin böyük subvahidinin zülal miqdarının dəyişməsi ilə Rubisko aktivazanın izoformalarının ümumi miqdalarının dəyişməsi arasında müsbət korelyasiya var. Belə ki, hər iki fermentin zülal miqdarlarının ümumi dəyişməsi eyni orqanda bir-birinə oxşardır. Onların zülal miqdarının səviyyəsi karbon qazının fotosintetik assimilyasiyasının aktiv olduğu orqan və toxumalarda daha yüksəkdir. FEPK-aza fermentinin polipeptidlərinin miqdarı isə daha çox sünbül oxunun açıq və qapalı hissələrində və flaq yarpağının ayasında və qıfında müşahidə olunur.

NaCl mühitində cücərən sorqo toxumlarında FEPK-azanın zülal miqdarının və onun fosforlaşma dərəcəsinin dəfələlə azaldığı, lakin onun fosforlaşmasını həyata keçirən FEPK-kinaza fermentinin miqdarının dəyişilməz qaldığı qeyd olunmuşdur (Nhiri et al., 1999). Həll olan zülallara görə immuno-blotting metodu ilə yoxlanmış Rubiskonun nisbi miqdarının çəltik dəninin süd və mum yetişmə mərhələlərində flaq yarpaqlarda qılıcıq nisbətən yüksək olduğu göstərilmişdir. Lakin mum yetişmə mərhələsinin əvvəlində Rubiskonun miqdarının flaq yarpaqlarında və qılıqlarda azaldığı geyd olunmuşdur. Süd yetişmə mərhələsində həll –azan olan zülala görə FEPK-azanın miqdarı hər iki orqanda oxşar dəyişsə də, mum yetişmə mərhələsinin əvvəlində onun miqdarı flaq yarpaqlarında sabit qaldığı və qılıqlarda isə artdığı qeyd olunmuşdur (Lopes et al., 2006). Buğdanın sünbül orqanlarında FEPK-azanın fəallığının dəyişmə dinamikası haqqında

ədəbiyyat məlumatları azdır. Zəng və başqaları (Zhang et al., 2008) buğdanın sünbül orqanlarında yüksək FEPK-aza fəallığının olduğunu və onun pulcuq və dəndə toplanan ümumi zülalının qatılığı və dəninin kütləsi ilə müsbət korrelyasiya etdiyini göstərmişlər. Əvvəlki tədqiqatlarda göstərilmişdir ki, buğdanın sünbül orqanları onun dən çıxımında (Araus et al., 1993), xüsusilə quraqlıq zamanı (Алиев, 2002; Abbad et al., 2004) əhəmiyyətli rol oynayırlar. Çəltiyin yetişən dövrlərində FEPK-azanın zülal miqdarının dəyişməsi ilə fəallığı arasında müsbət korrelyasiyanın olması aşkar edilmişdir (Yamamoto et al., 2015).

Beləliklə, kolların mərhələsində istilik və quraqlıq streslərinin bərk təsirinə məruz qalmış yumşaq və bərk buğdanın öyrənilən genotiplərində Rubisko aktivazanın izoformalarının miqdarı fərqli dəyişsə də, suyun nisbi miqdarının azalması ilə paralel olaraq onun ümumi miqdarı azalır. Eləcə də, buğdanın öyrənilən genotiplərinin ilkin cücərtilərinin yarpaqlarında, köklərində və cücərən toxumlarında FEPK-azanın hər iki polipeptidinin miqdarı quraqlıq stresinin təsirindən normal suvarılan cücərtilərə nisbətən əsaslı dəyişmir. Lakin cücərtilər 100 mM NaCl olan mühitdə yetişdirdikdə, FEPK-azanın polipeptidlərinin miqdarı azalır və bu azalma daha çox ilkin cücərtilərin köklərində və cücərən toxumlarında müşahidə olunur. Sünbülün və flaq yarpaqların öyrənilən hissələrində Rubisko aktivaza ilə Rubiskonun böyük subvahidinin zülal miqdarlarının ümumi dəyişməsi eyni orqanlarda bir-birinə yaxın olur. Alınan nəticələr buğda genotiplərinin quraqlıq və duz stresinə uyğunlaşma mexanizmlərində karbonun ilkin karboksilləşməsini həyata keçirən Rubisko və FEPK-azanın fermentlərinin əhəmiyyətli rolunu güman etməyə əsas verir.

## ƏDƏBİYYAT

**Abbad H., El Jaafari S., Bort J., Araus J.L.** (2004) Comparative relationship of the flag leaf and ear photosynthesis with the biomass and grain yield of durum wheat under a range of water conditions and different genotypes. *Agronomie*, **24**: 19-28.

**Aliyev J.A., Guliyev N.M., Kerimov S.Kh., Hidayatov R.B.** (1996) Photosynthetic enzymes of wheat genotypes differing in productivity. *Photosynthetica*, **32(1)**: 77-85.

**Aliyev J.A.** (2001) Diversity of photosynthetic activity of wheat genotypes and breeding of high-yield varieties tolerant to water stress. *Proceedings of 12<sup>th</sup> International Congress on Photosynthesis*, Australia: Brisbane, S28-006.

**Araus J.L., Brown H.R., Febrero A., Bort J.,**

**Serret M.D.** (1993) Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO<sub>2</sub> to differences in grain mass in durum-wheat. *Plant, Cell and Environment*, **16**: 383-392.

**Ayala-Ochoa A., Vargas-Suárez M., Loza-Tavera H., León P., Jiménez-García L.F., Sánchez-de-Jiménez E.**, (2004) In maize, two distinct ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase transcripts have different day/night patterns of expression. *Biochimie*, **86**: 439-449.

**Bayramov Sh., Guliyev N.** (2014) Changes in Rubisco activase gene expression and polypeptide content in *Brachypodium distachyon*. *Plant Physiology and Biochem.*, **81**: 61-66.

**Carmo-Silva A.E., Salvucci M.E.** (2013) The regulatory properties of Rubisco activase differ among species and affect photosynthetic induction during light transitions. *Plant Physiology*, **161**: 1645-1655.

**Xu L., Yu J., Han L., Huang B.** (2013) Photosynthesis enzyme activities and gene expression associated with drought tolerance and post-drought recovery in Kentucky bluegrass. *Environmental and Experimental Botany*, **89**: 28-35.

**Laemmli U.K.** (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, **227**: 680-685.

**Lopes M., Cortadellas N., Kichey T., Dubois F., Habash D., Araus J.** (2006) Wheat nitrogen metabolism during grain filling: comparative role of glumes and the flag leaf. *Planta*, **225(1)**: 165-181.

**Nhiri M., Bakrim N., Bakrim N., El Hachimi-Messouak Z., Echevarría C., Vidal J.** (2000) Posttranslational regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase during germination of *Sorghum* seeds: influence of NaCl and L-malate. *Plant Sci.*, **151**: 29-37.

**O'Leary B., Park J., Plaxton W.C.** (2011). The remarkable diversity of plant PEPC (phosphoenolpyruvate carboxylase): recent insights into the physiological functions and post-translational controls of non-photosynthetic PEPCs. *Biochem J.*, **436**: 15-34.

**Tambussi E.A., Bort J., Guamet J.J., Nogues S., Araus J.L.** (2007) The photosynthetic role of ears in C<sub>3</sub> cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **26**: 1-16.

**Yamamoto N., Tatsuya K., Takehiro M., Naomasa Sh., Kunisuke T., Toshio S., Yoshikiyo O.** (2014) Molecular cloning, gene expression and functional expression of a phosphoenolpyruvate carboxylase Osppc1 in developing rice seeds:

implication of involvement in nitrogen accumulation. *Seed Science Research*, **24**: 23-36.  
**Yang Z., Lu Q., Wen X., Chen F., Lu C.** (2012) Functional analysis of the rice rubisco activase

promoter in transgenic *Arabidopsis*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **418**: 565-570.

### **Изменение Уровней Рубиско, Рубиско-Активазы и Фосфоенолпируваткарбоксилазы Генеотипов Пшеницы при Засухе и Солевом Стрессе**

**Ш.М. Байрамов**

*Институт ботаники НАНА*

В статье описывается определение методом иммуноблоттинга содержания белка ферментов Рубиско, Рубиско-активазы и фосфоенолпируваткарбоксилазы в различных органах проростков и взрослых растений твердых (Баракатли-95, Гарагылчыг-2) и мягких (Азаматли-95, Гийматли-2/17) генотипов пшеницы в нормальных условиях и под воздействием засухи и солевого стресса.

**Ключевые слова:** Пшеница, Рубиско, Рубиско-активаза, фосфоенолпируваткарбоксилаза, абиотический стресс

### **Changes In The Protein Levels Of Rubisco, Rubisco Activase And Phosphoenolpyruvate In Wheat Genotypes Under Drought And Salt Stress**

**S. M. Bayramov**

*Institute of Botany, ANAS*

Changes in the protein levels of Rubisco, Rubisco activase and Phosphoenolpyruvate have been studied using immunoblotting method in different organs of initial seedlings and mature plants of durum (Barakatli-95, Garagylchyg-2) and bread (Azamatli-95, Giymatli-2/17) wheat genotypes under controlled, drought and salt stress conditions.

**Key words:** Wheat, Rubisco, Rubisco activase, phosphoenolpyruvate carboxylase, abiotic stress