

BİOLOGİYA

УДК 581.177

**ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ НА АКТИВНОСТЬ,
ЛОКАЛИЗАЦИЮ И РЕГУЛЯЦИЮ АКТИВНОСТИ
КАРБОАНГИДРАЗЫ, НЕКОТОРЫХ ФЕРМЕНТОВ
С₃- И С₄-ЦИКЛА В ОНТОГЕНЕЗЕ ЛИСТЬЕВ АМАРАНТА**

^{*,} Г.Г.БАБАЕВ, ^{**} И.М.АЛИММАНДЗАДЕ,
^{*} Т.Я.ОРУДЖОВА, ^{*} У.А.КУРБАНОВА
^{*} Институт ботаники НАН Азербайджана
^{**} Бакинский Государственный Университет
babayev_hg@yahoo.co.uk**

Изучена динамика изменения активности карбоангидразы (КА), ферментов С₃- (рибулозобисфосфаткарбоксилаза-РБФК, НАД-малатдегидрогеназа-НАД-МДГ) и С₄-цикла (фосфоенолпируваткарбоксилаза-ФЕПК, НАДФ-малатдегидрогеназа-НАДФ-МДГ) в листьях амаранта. Также были исследованы внутриклеточная распределения, действия ингибиторов (АТФ, ZnSO₄), температуры и рН среды реакции на активность изученных ферментов фотосинтеза в условиях засухи.

Ключевые слова: амарант-С₃- и С₄-ферменты-активность-локализация-регуляция-засуха

У культурных растений под действием засухи продуктивность снижается на 35-50% по сравнению с нормальным водообеспечением [6]. Когда количество воды, всасываемое через корневую систему, меньше количества воды, испаряемого с поверхности листьев, растение оказывается подвергнутым водному стрессу. В этот момент в растении относительное количество воды, водный потенциал и тургор клеток уменьшаются. Концентрация неорганических ионов и других растворимых соединений возрастает. Для уменьшения испарения воды устьица на поверхности листьев постепенно закрываются. Таким образом, уменьшение испарения частично снимает дефицит воды. Однако с закрытием устьиц проникновение углекислого газа в клетку затрудняется. А это в свою очередь приводит к

ослаблению фотосинтетической фиксации углерода (цикла Кальвина). Известно, что C_4 - и САМ-растения более устойчивы к неблагоприятным условиям среды (засуха, повышенная солнечная радиация, низкая концентрация CO_2 , засоление), нежели C_3 -растения [19].

C_4 -путь фотосинтеза – форма комплексной адаптации C_3 -пути, характерная для растений жарких и засушливых мест. У C_4 -растений в зеленых листьях, осуществляющих фотосинтез, встречаются два типа отличающихся друг от друга хлоропластов, которые находятся в различных специализированных клетках: клетках мезофилла и клетках обкладки проводящих пучков. Ферменты C_4 -цикла, локализованные в мезофилле, действуя как биохимический насос, увеличивают концентрацию CO_2 в центре карбоксилирования в обкладке проводящих пучков по сравнению с атмосферной в 10 раз. В результате оксигеназная активность РБФ-карбоксилазы/оксигеназы (Рубиско) подавляется, подавляя тем самым и фотодыхание. Это является причиной более эффективной ассимиляции углекислого газа и эффективности C_3 -пути, в связи, с чем C_4 -растения проявляют высокую фотосинтетическую активность при высокой интенсивности солнечного света и высоких температурах [4].

КА (КФ 4.2.1.1) чрезвычайно важный биокатализатор, относящийся к числу самых активных ферментов. Этот фермент катализирует обратимую реакцию гидратации CO_2 , в клетке несомненно играет важную роль в регуляции фотосинтетической деятельности растений [7].

ФЕПК (КФ 4.1.1.31) играет роль первичного фермента в реакции первичной фиксации углерода в C_4 - и САМ-растениях [26]. Известно, что в C_4 -растениях ФЕПК локализована в цитозоле клеток мезофилла. Она широко распространена среди всех растений, включая C_3 -, C_4 - и САМ-виды [13, 30].

Фермент МДГ катализирует обратимое восстановление ОАА в малат. Этот фермент играет важную роль в нескольких метаболических путях и в высших растениях содержится в виде множественных изоформ, отличающихся друг от друга специфичным коферментом и субклеточной локализацией [16, 17].

В хлоропластах содержится НАДФ-МДГ, играющая ключевую роль в уравнивании восстановительных эквивалентов между цитозолем и стромой. НАДФ-МДГ (КФ 1.1.1.82) осуществляет реакцию превращения с помощью НАДФН ОАА в малат. Активность фермента регулируется концентрацией субстрата, а также интенсивностью света [5].

Растения также содержат НАД-МДГ (КФ 1.1.1.37), которая обнаружена в: 1) митохондриях, где участвует в цикле трикарбоновых кислот; 2) цитозоле и пероксисомах, где вовлечена в малатно-аспаратный челночный механизм; 3) глиоксисомах, где принимает участие в β -окислении жирных кислот.

Растения с C₄-путем фотосинтеза произошли от C₃-растений в ходе эволюции. Предполагается, что это произошло 20 млн. лет назад в результате резкого увеличения в атмосфере Земли соотношения O₂/CO₂ [14].

Изучение физиологических, биохимических и молекулярных механизмов устойчивости к неблагоприятным воздействиям окружающей среды в растениях, обитающих в естественных условиях засушливых и жарких мест, помогает получить с помощью биотехнологии и генной инженерии более устойчивые к стрессовым условиям и высокопродуктивные сорта культурных растений [24].

Сравнительное изучение роли C₄-ферментов в адаптации к стрессовым условиям на примере основного нетрадиционного растения амаранта имеет важное научное и практическое значение.

Методика

Объектом исследования является растения амаранта (*Amaranthus cruentus* L.). Амарант выращивали в открытых полях в естественных условиях. Путем прекращения полива создавали искусственная почвенная засуха.

Для получения ферментного экстракта листья амаранта отделяли от стебля, промывали дистиллированной водой, высушивали между полосками фильтровальной бумаги и гомогенизировали механическим дезинтегратором типа MPW-302 (Польша) в течение 2 мин в 0,1 М Трис-НСl-буфере (рН 8,0) или 0,025 М Na₂HPO₄-NaH₂PO₄ буфере (рН 7,0), содержащем 0,001 М ЭДТА, 0,005 М ДТТ и 0,01 М MgCl₂. На каждый грамм листьев добавляли 5 мл буфера. Гомогенат отжимали через двойной слой полотна и центрифугировали 10 мин при 1000g, а затем 20 мин при 5000g для удаления неразрушенных клеток и их фрагментов. Полученный таким способом ферментный экстракт использовали для измерения ферментативной активности. Во время гомогенизации были использованы отдельные буферные растворы, принадлежащему отдельным изучаемым ферментам.

Для получения субклеточных фракций листьев кукурузы модифицировали метод, разработанной Gardstrom и Edwards [15, 18].

Определение активности ФЕПК. Спектрофотометрическая кювета содержала реакционную смесь, состоящую из 50 мМ Трис-НСl буфера рН 8,5, 5 мМ MgCl₂, 10 мМ NaHCO₃, 0,25 мМ НАДН, 10 мМ ФЕП и 50-100 мкл ферментного раствора. Реакцию начинали добавлением ФЕП. Активность ФЕПК определялась по скорости изменения оптической плотности в ходе уменьшения содержания НАДН при длине волны 340 нм в спектрофотометре Ultrospec 3300 pro (Amersham, USA) [2].

Определение активности НАД-МДГ. Реакционная среда в спектрофотометрической кювете состояла из 0,3 М Трис-НСl буфера рН 8,1, 15 мМ ОАА, 12 мМ НАДН и 5-10 мкл ферментного раствора. Реакцию начинали

добавлением субстрата. Определение активности фермента основано на уменьшении оптической плотности раствора при расходе в ходе реакции НАДН [2].

Определение активности НАДФ-МДГ. Реакционная среда в спектрофотометрической кювете состояла из 0,1 М 1-замещенного фосфатного буфера pH 6,3, 50 мМ ДТТ, 15 мМ ОАА, 12 мМ НАДН и 50 мкл ферментного раствора. Реакцию начинали добавлением субстрата. Определение активности фермента основано на уменьшении оптической плотности раствора при расходе в ходе реакции НАДФН [2].

Активность РБФК определяли спектрофотометрическим методом по Романову [2].

Содержание НАДН и НАДФН в кювете определялось по уменьшающейся оптической плотности молярного значения этих соединений за минуту времени при 340 нм. Коэффициент экстинкции НАДН и НАДФН равен $6,22 \text{ mM} \cdot \text{cm}^{-1}$.

Активность ферментов в 1 мл исследуемого препарата на оптическом пути длиной в 1 см рассчитывали по формуле:

$$A = \Delta \text{ОП} \cdot V / \varepsilon \cdot b, \text{ где}$$

A – активность по международной системе, $\Delta \text{ОП}$ – изменение оптической плотности за минуту времени, V – общий объем реакционной смеси в спектрофотометрической кювете (мл), ε – коэффициент миллимолярной экстинкции, который для НАД(Ф)Н при максимуме поглощения 340 нм равен $6,22 \text{ mM} \cdot \text{cm}^{-1}$, b – содержание ферментного препарата в реакционной смеси (мл)

Активность КА определяли электрометрическим методом по [31].

Определение количества белка проводили по методу Лоури с соавт. [21]. Опыты проводились в трех биологических повторности. Результаты экспериментов статистически обработаны.

Результаты и обсуждение

В результате проведения серия экспериментов было выявлено, что активности ФЕПК и НАД-МДГ локализована в цитоплазматической фракции листьев амаранта (табл. 1). Показано, что основная активность ФЕПК в условиях нашего эксперимента обнаруживается в растворимой фазе ассимиляционных тканей (клеток мезофилла и клеток обкладки проводящих пучков) листьев. Хлоропластная фракция мезофилльных клеток также проявляла ФЕПК активность, но обладала лишь 6-7% от активности фермента.

Таблица 1

Субклеточное распределение ферментов C₄-цикла листьев амаранта

Ферменты	Активность, %			
	Хлоропласт	Цитоплазма	Митохондрии	Гомогенат
КА	8,0	90,2	1-2	100
ФЕПК	6-7	90,0	3-4	100
РБФК	90,0	10-15	0,0	100
НАДФ-МДГ	94,0	4-5	1-2	100
НАД-МДГ	9,0	60,0	31,0	100

В литературе имеются различные мнения о внутриклеточной локализации ФЕПК в различных тканях высших растений. Большинство исследователей показывают, что ФЕПК у C₄-растений локализована в цитоплазме. Не исключено, что у некоторых C₄-растений в очень незначительной степени фермент может быть локализован и в хлоропластах или абсорбирован на их внешней оболочке [29]. Согласно последним литературным источникам, во всех исследованных растениях независимо от типа клеток и тканей фермент ФЕПК локализован в растворимом виде в цитозоле [29]. В отличие от ФЕПК локализация фермента НАД-МДГ главным образом приходится на цитозоль и митохондрии, и в небольшой мере на пероксисомы и хлоропласты. Активность НАДФ-МДГ обнаруживалась главным образом (94%) в хлоропластной фракции, и лишь незначительная ее часть (4-5%) – в надосадочной жидкости. Локализация фермента НАДФ-МДГ также в большей степени приходится на строму хлоропластов [12]. КА и РБФК являются растворимыми ферментами и активность этих ферментов меняется параллельно и они работают согласованно. Основная доля активности КА локализована растворимой фракции цитоплазмы клеток мезофилла, небольшая часть общей активности КА в хлоропластах клеток обкладки.

В наших экспериментах, несмотря на то, что в некоторых генотипах растений, выращенных при засухе в естественных условиях, увеличение содержания общего количества белка и наблюдалось, но оно не было значительным (рис. 1).

Вообще, как видно из рис. 1, общее содержание белка под действием засухи сравнительно уменьшается. Однако, эксперименты с растениями, выращенными в естественных условиях, проводились на последней стадии онтогенеза, то есть на фазе образования репродуктивных органов. В целом, общее количество растворимого белка в листьях растения во время засухи сначала значительно увеличивается, и потом постепенно снижается до конца вегетации.

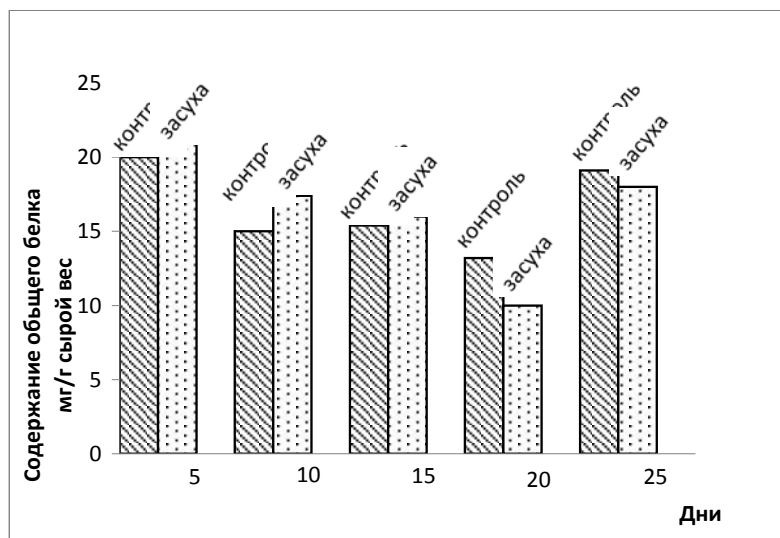


Рис. 1. Содержание общего белка в листьях амаранта в условиях почвенной засухи

Тем не менее, полученные данные и обнаруженные при этом закономерности могут помочь пониманию механизмов действия почвенная засуха на растения.

Изучены также ингибирующие действие АТФ и цинксульфата на активность ферментов ФЕП-метаболизма в развивающихся листьях амаранта в онтогенезе (табл. 2). Было обнаружено, что они в той или иной мере ингибируют индуцируемое светом увеличение активности этих ферментов. Изучая действие ингибиторов на активность ФЕПК при развитие листьев, было замечено, что АТФ и $ZnSO_4$ не ингибировал активность ФЕПК в течение 2 суток.

Наоборот, активность ФЕПК листьев срезанных растений, которым был введен АТФ и $ZnSO_4$, во всех опытах была выше, чем в контрольном варианте. Возможно, что полученные результаты объясняются также наличием множественных форм ФЕПК листьев амаранта.

Данные, полученные при нормальном поливе листьев амаранта показало, что оба ингибитора не подавляли индуцированное светом увеличение активности НАД-МДГ. Наоборот, активность фермента при действии АТФ и $ZnSO_4$ через 2 суток увеличивалась приблизительно в 1,5-2 раза по сравнению с контролем. Вероятно, такое явление может возникнуть вследствие подавления ингибиторами белкового синтеза НАД-МДГ.

На стадии формирования репродуктивных органов зерновых культур водообеспечение является важным фактором получения высокого урожая. У растений, подвергнутых в этот период водному стрессу, урожай снижается.

Таблица 2

**Ингибирующие действие АТФ и ZnSO₄ на активность ферментов
С₃- и С₄-цикла листьев амаранта в условиях почвенной засухи**

Варианты	Активность ферментов			
	через 1 сутки		через 2 суток	
	мкмоль/мин мг белка	%	мкмоль/мин мг белка	%
ФЕП-карбоксилаза				
Контроль	344,1	100,0	654,1	100,0
АТФ	412,3	119,8	610,0	93,27
ZnSO ₄	437,0	127,03	707,7	108,0
Засуха	362,5	100,0	495,7	100,0
АТФ	420,1	115,9	430,1	86,8
ZnSO ₄	451,9	124,7	436,2	87,9
НАДФ-малатдегидрогеназа				
Контроль	88,6	100,0	47,9	100,0
АТФ	58,6	65,91	17,7	36,17
ZnSO ₄	59,4	67,05	13,9	27,66
Засуха	69,8	100,0	33,2	100,0
АТФ	68,5	98,1	10,9	32,8
ZnSO ₄	66,6	95,4	6,7	20,2
НАД-малатдегидрогеназа				
Контроль	77,7	100,0	174,3	100,0
АТФ	151,1	196,1	221,7	127,01
ZnSO ₄	140,8	181,82	174,0	100,00
Засуха	112,4	100,0	166,6	100,0
АТФ	198,7	176,8	180,8	108,5
ZnSO ₄	186,6	166,0	155,7	93,5
Карбоангидраза				
Контроль	1244,0	100,0	2150,4	100,0
АТФ	1310,5	105,3	2382,6	110,77
ZnSO ₄	810,2	65,08	843,4	39,23
Засуха	1267,8	100,0	2099,0	100,0
АТФ	1540,1	121,5	2000,1	95,3
ZnSO ₄	900,0	71,0	768,3	36,6
Рибулозобисфосфаткарбоксилаза				
Контроль	121,2	100,0	93,3	100,0
АТФ	145,9	120,4	85,1	91,2
ZnSO ₄	111,5	92,0	83,6	89,6
Засуха	120,7	100,0	69,3	100,0
АТФ	153,6	127,3	52,8	76,2
ZnSO ₄	140,4	116,3	45,7	
*период инкубации 1 час, концентрация ингибиторов 1 мг/мл				

На основе полученных данных можно предположить, что с повышением активности основных ферментов С₄-цикла в тканях растения в условиях засухи увеличивается и синтез С₄-кислоты-малат и аспартат.

Вероятно, эти кислоты могут служить дополнительным источником CO_2 для цикла Кальвина в период засухи, когда в результате повышения сопротивления устьиц уменьшается газообмен [1, 3].

Таким образом, повышение активности ферментов C_4 -цикла под действием засухи неоднозначно и в большей степени зависит от продолжительности воздействия стресса.

Закрывание устьиц в качестве контроля потерь воды является, как установлено Чавесом с соавт. [9], самым первым действием в реакции растений на возникновение в полевых условиях водного дефицита, что в свою очередь приводит к сокращению количества поглощаемого листьями CO_2 [8,10]. Устьица закрываются в ответ как на снижение тургора листьев и/или водного потенциала [22], так и на снижение атмосферной влажности [23]. Как утверждает Корник [11], некоторые из метаболических изменений, происходящих в результате засухи, сами являются последствием устойчивости фотосинтетического аппарата к обезвоживанию. Эти изменения могут вносить свой вклад в поддержание осмотического давления внутри фотосинтетических клеток путем увеличения концентрации нитрата и уменьшения экспорта углеводов. Прямое ингибирование роста побегов водным дефицитом также способствует аккумуляции растворимых веществ и, в итоге, приспособляемости к осмосу [27].

На последней стадии онтогенеза в подвергнутых сильной засухе растениях активность обоих ферментов ФЕПК и НАД-МДГ возрастает. Видимо, в растениях, растущих в естественных условиях в течение долгого времени, влияние засухи проявляется постепенно и у этих растений появляется механизм приспособления к неблагоприятным условиям окружающей среды (почвенной засухе). Лоджини с сотр. [20] в результате проведенных с двумя отличающимися по засухоустойчивости сортами твердой пшеницы экспериментов показали, что из подверженных циклической водной недостаточности сортов в более засухоустойчивом сорте Ofanto содержание перекиси водорода (H_2O_2) не изменялось по сравнению с растениями с нормальной водообеспеченностью. Они предполагают, что в то время, когда условия почвенной засухи создаются постепенно, растение приспособляется и может противостоять повышению уровня активных кислородных радикалов. В наших экспериментах активность ФЕПК и НАД-МДГ в листьях и элементах колоса растения изменяется параллельно. Это указывает на то, что оба фермента работают совместно. В C_4 -пути фотосинтетической ассимиляции CO_2 ферменты ФЕПК и НАД - или НАДФ-МДГ работают совместно. Так, образованный с помощью ФЕПК ОАА превращается в кислоту малат с помощью ферментов НАД- или НАДФ-МДГ. Малат по сравнению с ОАА легче транспортируется из клетки в клетку или внутриклеточные органеллы. В наших экспериментах активность НАД-МДГ всегда была выше, чем активность НАДФ-МДГ. Фермент НАДФ-МДГ локализован, в основном, в хлоропла-

стах и его активность регулируется с помощью сложного механизма [25]. Так, наличие в активном центре фермента SH-группы становится причиной его окисления активными кислородными радикалами. Однако фермент НАД-МДГ устойчив к действию таких окислителей. Видимо, в результате увеличения численности активных радикалов во время засухи в растениях возрастает синтез ферментов, устойчивых к этим окислителям. Так, фермент ФЕПК также устойчив к действию кислорода. Оба этих фермента в основном локализованы в цитоплазме. Рикарди с сотр. [28] показали, что во время засухи у двух генотипов кукурузы содержание большинства белков, локализованных в хлоропласте, уменьшается, однако количество цитоплазматических белков возрастает. Наравне с другими цитоплазматическими белками в различных генотипах кукурузы возрастает содержание и этих ферментов (ФЕПК и НАД-МДГ). Судя по результатам экспериментов, содержание фермента НАД-МДГ при засухе резко возрастает.

Поэтому можно предположить, что в листьях амаранта, подвергнутых почвенной засухе, увеличение активности ФЕПК, а также НАД - и НАДФ-МДГ и других ферментов С₄-цикла происходит для повышения концентрации СО₂ вокруг Рубиско в карбоксилирующем центре хлоропласта в связи с тем, что из-за закрытия устьиц на поверхности листьев возникает затруднение для проникновения в фотосинтезирующие клетки углекислого газа. Увеличение во время стресса активности ФЕПК, осуществляющей рефиксацию СО₂, выделившегося в результате усиления процесса дыхания, а также других ферментов С₄-цикла, дает возможность увеличения под влиянием неблагоприятных условий окружающей среды в С₃-растениях концентрации СО₂ в карбоксилирующем центре. Так, увеличение в ходе засухи активности ферментов ФЕПК, НАД-МДГ и АсАТ, создавая изменения в синтезе углеродных соединений, усиливает синтез органических дикарбоновых кислот по сравнению с аминокислотами. А это в свою очередь играет роль дополнительного источника СО₂ для компенсации уменьшения содержания углекислого газа, поступавшего из атмосферы, в результате частичного закрытия на поверхности листа устьичных клеток.

Было обнаружено, что как ФЕПК, так и НАДФ-МДГ листьев нута, обладая широким рН-оптимумом, сходны с ферментами, выделенными и изученными из других растений. Ингибиторы катализа поначалу снижали активность ферментов ФЕПК, НАД- и НАДФ-МДГ, однако с течением времени их воздействие уменьшалось. Изучено также действие температур и света на активность ферментов С₄-цикла. Показано, что ФЕПК значительно более чувствительна к действию высоких температур, нежели другие ферменты. Обнаружено также, что из всех ферментов С₄-цикла только НАДФ-МДГ является свет активизируемым. По-видимому, рост активности ферментов ФЕП-метаболизма при неблагоприятных условиях,

какими является водный стресс, позволяет повысить концентрацию CO_2 в центре карбоксилирования и таким образом частично компенсировать снижение поступления углекислого газа в фотосинтетические клетки в результате частичного закрывания устьиц при водном дефиците. CO_2 , образованный в результате повышения из-за засухи активности ферментов основных метаболических путей (в особенности цикла Кребса) также может подвергаться рефиксации.

В результате наших исследований можно сделать вывод, что возрастание активности ферментов ФЕП-цикла в амаранте в ходе водного стресса частично приводит в действие CO_2 -концентрирующий механизм. Известно, что сродство ФЕПК к CO_2 по сравнению с Рубиско выше. А это свидетельствует о его более эффективной работе в условиях снижения концентрации CO_2 из-за частичного в целях снижения испарения влаги закрытия устьиц. Повышение активности НАД-МДГ и АсАТ в ходе засухи свидетельствует об их ведущей роли в синтезе и обмене дикарбоновых кислот.

ЛИТЕРАТУРА

1. Иванищев В.В. // Фотосинтез и фотобиотехнология: тез. докл. и сообщ. междунар. конф. Пушино, 1991, с.14.
2. Романова А.К. Биохимические методы изучения автотрофии у микроорганизмов. М.: Наука, 1980, с. 42-56, 95-98.
3. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987, 188 с.
4. Эдвардс Д., Уокер Д. Фотосинтез C_3 - и C_4 -растений: механизмы и регуляция. М.: Мир, 1986, 598 с.
5. Ashton A., Hatch M. // Archives of Biochemistry and Biophysics, 1983, v. 227, p. 406-415.
6. Boyer J. // Science, 1982, v. 218, p. 443-448.
7. Burnell J.N. // Plant and Cell Physiology, 1990, v. 31, p.423-427.
8. Chaves M.M. // Journal of Experimental botany, 1991, v. 42, p. 1-16.
9. Chaves M.M., Pereira J.S., et al. // Annals of Botany, 2002, v. 89, p. 907-916.
10. Cornic G., Massacci A. Leaf photosynthesis under draught stress. In: Baker NR, ed. Photosynthesis and the environment. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1996, p. 347-366.
11. Cornic G. // Science, 2000, v. 5, p. 187-188.
12. Cretin C., Luchetta P., Joly C., et al. // Eur. J. Biochem., 1988, v. 174, p.497-501.
13. Deroche M.-E., Carragol E. // Physiol. Plant, 1988, v. 74, p. 775-782.
14. Ehleringer J., Monson R. // Annu. Rev. Ecol. Syst., 1993, v. 24. p. 411-439.
15. Gardestrom P. and Edwards E. // Plant Physiol. 1983, v. 71. № 1. P. 24-29.
16. Gietl C. // Plant Physiol., 1992, v. 100, p. 557-559.
17. Goward C., Nicholls D. // Protein Science, 1994, v. 3, p. 1883-1888.
18. Guliev N.M., Babaev G.G., Bairamov Sh.M., Aliev D.A. // Russian Journal of Plant Physiology, 2003, v. 50, № 2, p. 213-219.
19. Hatch M. // Biochem. Biophys. Acta, 1987, v. 895, p. 81-106
20. Loggini B., Scartazza A., et al. // Plant Physiol., 1999, v. 119, p. 1091-1100.
21. Lowry O., Rosebrough N., Farr A., Randall R. // J. Biol. Chem., 1951, v. 193, № 1, p. 256-266.
22. Ludlow M.M. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In: Turner N.C., Kramer P.J., eds. Adaptation of plants to water and high temperature stress. New York: Wiley, 1980, p. 123-138.
23. Maroco J.P., Pereira J.S., Chaves M.M. // Australian Journal of Plant Physiology, 1997, v. 24, p. 381-387.

24. Miflin B. // Journal of Experimental Botany, 2000, v. 51, p. 1-8.
25. Miginiac-Maslow M., Issakidis E., et al. // Aust. J. Plant Physiol., 1997, v. 24, p. 529-542.
26. O'Leary M. // Ann. Rev. Plant Physiol., 1982, v. 33, p. 297-315.
27. Osorio J., Osorio M.L., Chaves M.M., Pereira J.S. // Tree Physiology, 1998, v. 18, p. 363-373.
28. Riccardi F., Gazeau P., Vienne D., Zivy M. // Plant Physiol., 1998, v. 117, p. 1253-1263.
29. Schnarrenberger C., Herbert M., Kruger I. Intracellular compartmentation of isozymes of sugar phosphate metabolism in green leaves. In: M.C.Rattazzi, J.G.Scandalios, G.S.Whitt, edc. Isozymes, New York: Liss., 1983, v. 8, p. 23-51.
30. Vance C., Gantt J. // Physiol. Plant., 1992, v. 85, p. 266-274.
31. Wilbur K.M., Anderson N.G. // J. Biol. Chem., 1948, v. 176, p. 147-151.

**TORPAQ QURAQLIĞININ AMARANT YARPAQLARINDA KARBOANHİDRAZA,
C₃- VƏ C₄-TSİKLİN BƏZİ FERMENTLƏRİNİN AKTİVLİYİNƏ,
LOKALİZASİYASINA VƏ AKTİVLİYİN TƏNZİMLƏNMƏSİNƏ TƏSİRİ**

**H.H.BABAYEV, İ.M.ƏLİMƏMMƏDZADƏ,
T.Y.ORUCOVA, U.A.QURBANOVA**

XÜLASƏ

Amarant yarpaqlarında karboanhidraza (KA), C₃- (RBFK, NAD-MDH) və C₄-tsiklin (FEPK, NADF-MDH) bəzi fermentlərinin aktivliyinin dəyişmə dinamikası öyrənilmişdir. Bu fermentlərin subhüceyrə paylanması, inhibitorların, temperaturun və reaksiya mühitinin pH-nın ayrı-ayrı fermentlərin aktivliklərinin tənzim olunmasına təsiri quraqlığın təsiri şəraitində tədqiq edilmişdir.

Açar sözlər: amarant-C₃- və C₄-fermentlər-aktivlik-lokalizasiya-requlyasiya-quraqlıq

**EFFECT OF SOIL DROUGHT ON THE CARBONIC ANHYDRASE ACTIVITY,
LOCALIZATION AND REGULATION OF THE ACTIVITY OF SOME OF C₃- and
C₄-CYCLE ENZYMES OF THE AMARANTH LEAVES**

**H.H.BABAYEV, İ.M.ALİMMƏDZADEH,
T.Y.ORUJOVA, U.A.GURBANOVA**

SUMMARY

The dynamics of the activity changes of carbonic anhydrase (CA), C₃-(RBPk, NAD-MDH) and C₄-cycle enzyme (PEPC, NADP-MDH) was studied in the leaves of amaranth plants. Subcellular distribution of these enzymes, the influence of inhibitors (ATP, ZnSO₄), and the influence of temperature and pH reaction medium on some enzyme activities were investigated under drought.

Key words: amaranth, C₃- and C₄-enzymes, activity, localization, regulation, drought

Поступило в редакцию: 12.11.2014 г.

Подписано к печати: 22.01.2015 г.