

Qeyri-Fotosintetik Fosfoenolpiruvat Karboksilaza Fermentinin Karbon Və Azot Metabolizmində Rolu Və Tənzimlənmə Mexanizmləri

Ş.M. Bayramov

AMEA Molekulyar Biologiya və Biotexnologiya İnstitutu, Mətbuat prospekti, 2A, Bakı AZ1073, Azərbaycan; E-mail: sbayramov@hotmail.com

İcmalda bitkilərdə qeyri-fotosintetik fosfoenolpiruvat karboksilaza fermentinin karbon və azot metabolizmində rolu və tənzimlənmə mexanizmləri haqqında qısa məlumat verilir. Fermentin izoformalarının gen expressiyası, tənzimlənməsi və stres faktorlarına bitkilərin cavab reaksiyalarında fizioloji rolu müzakirə olunur.

Açar sözlər: Fosfoenolpiruvat karboksilaza, karbon və azot metabolizmi, tənzimlənmə, stres

Fosfoenolpiruvat karboksilaza (FEPK-aza) fermenti bitkilərdə karbon və azot metabolizmində mühüm rol oynayaraq, fosfoenolpiruvatın dönməyən karboksilləşmə reaksiyasını katalizə edərək onu oksalasetata çevirir. Bitki FEPK-azaları hüceyrənin sitoplazmasında fəaliyyət göstərərək, bitkinin inkişafı dövründə müxtəlif fizioloji funksiyaları yerinə yetirirlər. FEPK-aza ilk dəfə 1953-cü ildə ispanag yarpaqlarında aşkar edilmişdir (Bandurski and Greiner, 1953). Fotosintezin C₄ və KAM yoluna aid olan bitkilərdə FEPK-azanın spesifik izoforması fotosintetik toxumalarda yüksək səviyyədə ekspresiya olunur və karbonun fotosintetik assimilyasiyasının birinci reaksiyasını kataliz edir. C₄ və KAM bitkilərdə CO₂ qazının ilkin fiksasiyasında mühüm rol oynadığından, FEPK-aza bu bitkilərdə intensiv tədqiq edilmişdir. Buna baxmayaraq, bu fermentin C₄ və KAM bitkilərə nisbətən, C₃ bitkilərdə fizioloji rolu və tənzimlənmə mexanizmlərinin öyrənilməsi sahəsində nisbətən az tədqiqi işləri vardır (O'Leary et al., 2011). FEPK-aza fermenti faktiki olaraq, C₃ bitkilərin bütün orqanlarında mövcuddur və onun genləri toxuma spesifik ekspresiyaya olunurlar (Sanchez et al., 2006).

FEPK-aza C₄ və KAM bitkilərdə karbonun fotosintetik fiksasiyasında mühüm rol oynamaqla yanaşı, qeyri-fotosintetik toxumalarda anapületerik funksiyaları yerinə yetirərək Krebs tsiklini dördkarbonlu üzvi turşularla təmin edir, azotun assimilyasiyası və amin turşularının biosintesi üçün lazım olan karbon skeleti ilə onların təmin olmasında mühüm rol oynayır (Melzer and O'Leary 1987). FEPK-aza fermenti aktiv formada homotetramer olaraq, dörd idientik, molekul kütlələri 95-110 kDa arasında dəyişən subvahidlərdən təşkil olunmuşdur (Izui et al., 2004). Bundan başqa, E. coli and qarğıdalı yarpaqlarından ayrılmış FEPK-azaların üçölçülü quruluşu müəyyən olunmuşdur (Matsumura et al., 2002). Malat, aspartat və Krebs tsiklinin digər aralıq məhsulları FEPK-aza aktivliyinə əks təsir edən əsas təbii inhibitorlar hesab olunsalar da, şəkərli fosfatlara aid

olan qlükoza-6-fosfat, fruktoza-1,6-bisfosfat və triozafosfat fermentlərinin aktivliyinə allosterik aktivatorlar kimi təsir göstərir (Lepiniec et al., 1994). Digər fotosintetik fermentlər kimi, FEPK-azanın C₄ izoforması işıqla aktivləşir. Işıqlanma zülalın N-sonluq hissəsində yerləşən konservativ serin amin turşu qalığının dönər fosforlaşmasına səbəb olur (Chollet et al., 1996). Bu fosforlaşmanı FEPK kinaza adlanan, işıqdan asılı olan spesifik protein-serin-treonin kinaza həyata keçirir (Vidal and Chollet, 1997). Ali bitkilərdə FEPK-aza özünün müxtəlif fizioloji funksiyalarını katalitik və tənzimlənməsi bir-birindən fərqlənən izoformalarının köməyi ilə reallaşdırır. Tədqiq edilən bütün bitki növlərində göstərilmişdir ki, onlar ən azı üç gendən təşkil olunmuş multigen ailəsi tərəfindən kodlaşdırılır (Chollet et al., 1996; Sanchez and Cejudo, 2003). Bitkidə FEPK-azanı kodlaşdıran genlər yüksək dərəcədə konservativ struktura malikdirlər. Bitkilərdə olan FEPK-aza genlərinin əksəriyyəti kodlaşdırıcı ardıcılığa nəzərən konservativ vəziyyətdə yerləşən doqquz intronla kəşisən on ekzondan təşkil olunmuşdur (Chollet et al., 1996). N-sonluq fosforlaşma domeninə malik olmayan, bakterialara uyğun olan FEPK-azanın Arabidopsis və çəltikdə (Sánchez and Cejudo, 2003) geninin olduğu və onun ekspresiyasının tənzimlənmə mexanizmləri öyrənilmişdir.

Eləcə də, FEPK-aza və piruvatkinaza fermentləri bitkinin tənəffüsü və fotoassimilyatların paylanması sahəsində metabolik səviyyədə aparılan gen mühəndisliyi üçün əlverişli hədəf hesab olunurlar (Rolletschek, 2004). İnkişaf etməkdə olan toxumlar yarpaqlardan böyük miqdarda şəkər və amin turşusu qəbul edərək, onları effektiv şəkildə nişasta, yağ turşuları və ehtiyat zülallarına çevirən mühüm metabolik akseptorlardır.

Nişasta ehtiyatı toplayan arpa və buğda kimi dənli bitkilərin və yağ ehtiyatı toplayan gənəgərcək bitkisinin toxumları ilə aparılan tədqiqat işlərində toxumun cücərməsi dövründə FEPK-aza fermentinin anaplerotik funksiyasının zəruriliyi göstəril-

mişdir (Feria et al., 2008; Uhrig et al., 2008). Eyni zamanda, FEPK-aza fermenti bitkinin stresə qarşı davamlığının yaranmasında iştirak edir. FEPK-azanın transkriptlərinin və zülalının miqdarının, təyin oluna bilən aktivliyinin və fosforlaşma statusunun artması - stresə verilən cavabların inteqral komponentidir. C₃, C₄ və KAM bitkilərdə duz və quraqlıq stresinə FEPK-aza və FEP-kinaza fermentlərinin cavab reaksiyaları yaxşı öyrənilmişdir (Lebouteiller et al., 2007). Lakin duz və quraqlıq stressi zamanı FEPK-aza aktivliyinin artmasının adaptasiya üçün nə kimi əhəmiyyətə malik olduğu hələ də tam aydın deyil. Güman edilir ki, ağızıcıqların keçiriciliyinin zəiflədiyi dövrdə tənəffüs zamanı ayrılan CO₂-ni yenidən assimilyasiya etməklə və yaxud KAM fotosintezdə olduğu kimi, gecələr ağızıcıqlar açıq olduqda CO₂-nin fiksasiya sürətini artırmaqla FEPK-aza karbon metabolizmini yaxşılaşdırmaqla bilər. FEPK-aza bir çox bitki növlərində quraqlıq və ya duz stresinin təsirindən miqdarı sürətlə artan prolin kimi osmolitlərin biosintezinə də yardımçı rol oynaya bilər (Chen et al 2010). Ozonun qatılığının yüksəlməsi oksidləşdirici stres yaradır və karbonun ilkin metabolizmində fotosintezin zəifləməsi və tənəffüsün güclənməsi kimi dəyişikliklərə gətirib çıxarır (Dizengremel et al., 2012). Xüsusilə, FEPK-azanın aktivliyinin artması və Ribusko aktivliyinin azalması bu cavab reaksiyaları üçün xarakterikdir (Dizengremel et al., 2012; Fontaine et al., 2002). Belə bir hipotez irəli sürülür ki, FEPK-aza və Malik enzimin aktivliyinin artması aktiv oksigen radikallarının detoksifikasiya etmək üçün zəruri olan NAD(P)H-in əmələ gəlməsinin sürətlənməsinə və həmçinin, müdafiə və bərpa prosesləri üçün zülal sintezinə yardım məqsədilə anaplerotik axının artmasına yardım edə bilər.

Hal-hazırda *in vivo* şəraitində FEPK-aza fermentinin bitkilərdə karbon və azot metabolizmində rolu tam aydın deyil (Shi et al., 2015). FEPK-azanın transkriptlərinin və zülalının miqdarının, təyin oluna bilən aktivliyinin və fosforlaşma statusunun artması - stres faktorlarına bitkilərin cavab reaksiyalarının inteqral komponentlərindən hesab olunur.

Son dövrlərdə bizim apardığımız tədqiqatlarda mülayim qurşaqlarda yetişdirilən mədəni taxıllar üçün model bitki kimi istifadə olunan *Brachypodium distachyon* bitkisinin genomunda olan FEPK-aza fermentinin üç isoformasının gen ekspressiyası və onların zülal miqdarlarının bitkinin müxtəlif orqan və toxmalarında, eləcə də quraqlıq və duz stresslərinin təsirlərindən asılı olaraq dəyişmə dinamikası müqayisəli tədqiq edilmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, hər üç PEPK-aza geni funksional aktivdir və bitkinin müxtəlif orqan və toxumalarında onlar fərqli ekspressiya olunurlar.

ƏDƏBİYYAT

- Bandurski R., Greiner C.** (1953) The enzymatic synthesis of oxalacetate from phosphoenolpyruvate and carbon dioxide. *Journal of Biological Chemistry*, **204**: 781-786.
- Chen L., Li K., Miwa T., Izui K.** (2004) Overexpression of a cyanobacterial phosphoenolpyruvate carboxylase with diminished sensitivity to feedback inhibition in *Arabidopsis* changes amino acid metabolism. *Planta*, **219**: 440-449
- Chollet R., Vidal J., O'Leary M.** (1996) Phosphoenolpyruvate carboxylase: a ubiquitous, highly regulated enzyme in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **47**: 273-298.
- Dizengremel P., Vaultier M.N., Le T. D et al.** (2012) Phosphoenolpyruvate is at the crossroads of leaf metabolic responses to ozone stress. *New Phytol.*, **195**: 512-517.
- Feria A., Álvarez R., Cochereau L., Vidal J., García-Mauriño S., Echevarría C.** (2008) Regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase phosphorylation by metabolites and ABA during the development and germination of barley seeds. *Plant Physiol.*, **148**: 761-774.
- Fontaine V., Hartwell J., Jenkins G.I., Nimmo H.G.** (2002) *Arabidopsis thaliana* contains two phosphoenolpyruvate carboxylase kinase genes with different expression patterns. *Plant Cell Environ.*, **25**: 115-122.
- Izui K., Matsumura H., Furumoto T., Kai Y.** (2004) Phosphoenolpyruvate carboxylase: a new era of structural biology. *Annu Rev Plant Biol.*, **55**: 69-84.
- O'Leary B., Park J., Plaxton W.** (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**: 15-346.
- Lepiniec L., Vidal J., Chollet R., Gadal P., Cretin C.** (1994) Phosphoenolpyruvate carboxylase: structure, regulation and evolution. *Plant Science*, **99**: 111-124.
- Lebouteiller B., Gousset-Dupont A., Pierre J.N., Bleton J., Tchaplal A., Maucourt M., Moing A., Rolin D., Vidal J.** (2007) Physiological impacts of modulating phosphoenolpyruvate carboxylase levels in leaves and seeds of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci.*, **172**: 265-272.
- Rolletschek H., Borisjuk L., Radchuk R., Miranda M., Heim U., Wobus U., Weber H.** (2004) Seed-specific expression of a bacterial phosphoenolpyruvate carboxylase in *Vicia narbonensis* increases protein content and improves carbon economy. *Plant Biotechnol. J.*, **2**: 211-219

- Sánchez R., Cejudo F.** (2003) Identification and expression analysis of a gene encoding a bacterial-type phosphoenolpyruvate carboxylase from Arabidopsis and rice. *Plant Physiol.*, **132**: 949-957.
- Sanchez R., Flores A., Cejudo F.** (2006) Arabidopsis phosphoenolpyruvate carboxylase genes encode immunologically unrelated polypeptides and are differentially expressed in response to drought and salt stress. *Planta*, **223**: 901-909.
- Shi J., Yi K., Liu Y., Xie L., Zhou Z., Chen Y., Hu Z., Zheng T., Liu R., Chen Y., Chen J.** (2015) Phosphoenolpyruvate carboxylase in Arabidopsis leaves plays a crucial role in carbon and nitrogen metabolism. *Plant Physiol.*, **167**: 671-681.
- Uhrig R.G., O'Leary B., Spang H.E., MacDonald J.A., She Y., Plaxton W.C.** (2008) Coimmunopurification of phosphorylated bacterial- and plant-type phosphoenolpyruvate carboxylases with the plastidial pyruvate dehydrogenase complex from developing castor oil seeds. *Plant Physiol.*, **146**: 1346-1357.
- Vidal J., Chollet R.** (1997) Regulatory phosphorylation of C4 phosphoenolpyruvate carboxylase. *Trends in Plant Science*, **2**: 230-237.

Роль И Механизмы Регуляции нефотосинтезирующей фосфоенолпируваткарбоксилазы в Углеродном И Азотном Метаболизме

Ш.М. Байрамов

Институт молекулярной биологии и биотехнологии НАНА

В обзоре дается краткая информация о роли и механизмах регуляции нефотосинтезирующего фермента фосфоенолпируваткарбоксилазы в углеродном и азотном метаболизме. Обсуждается экспрессия генов изоформ, регуляция и физиологическая роль этого фермента в ответной реакции растений к стрессовым факторам.

Ключевые слова: Фосфоенолпируваткарбоксилаза, углеродный и азотный метаболизм, регуляция, стресс

Role And Regulatory Mechanisms Of Non-Photosynthetic Phosphoenolpyruvate Carboxylase In The Carbon And Nitrogen Metabolism

Sh.M. Bayramov

Institute of Molecular Biology and Biotechnology, ANAS

Brief information has been given on the role and regulatory mechanisms of non-photosynthetic enzyme phosphoenolpyruvate carboxylase in the carbon and nitrogen metabolism in the review. Gene expression, regulation and physiological role in plant response to stress factors of this enzyme have been discussed.

Key words: Phosphoenolpyruvate carboxylase, carbon and nitrogen metabolism, regulation, stress