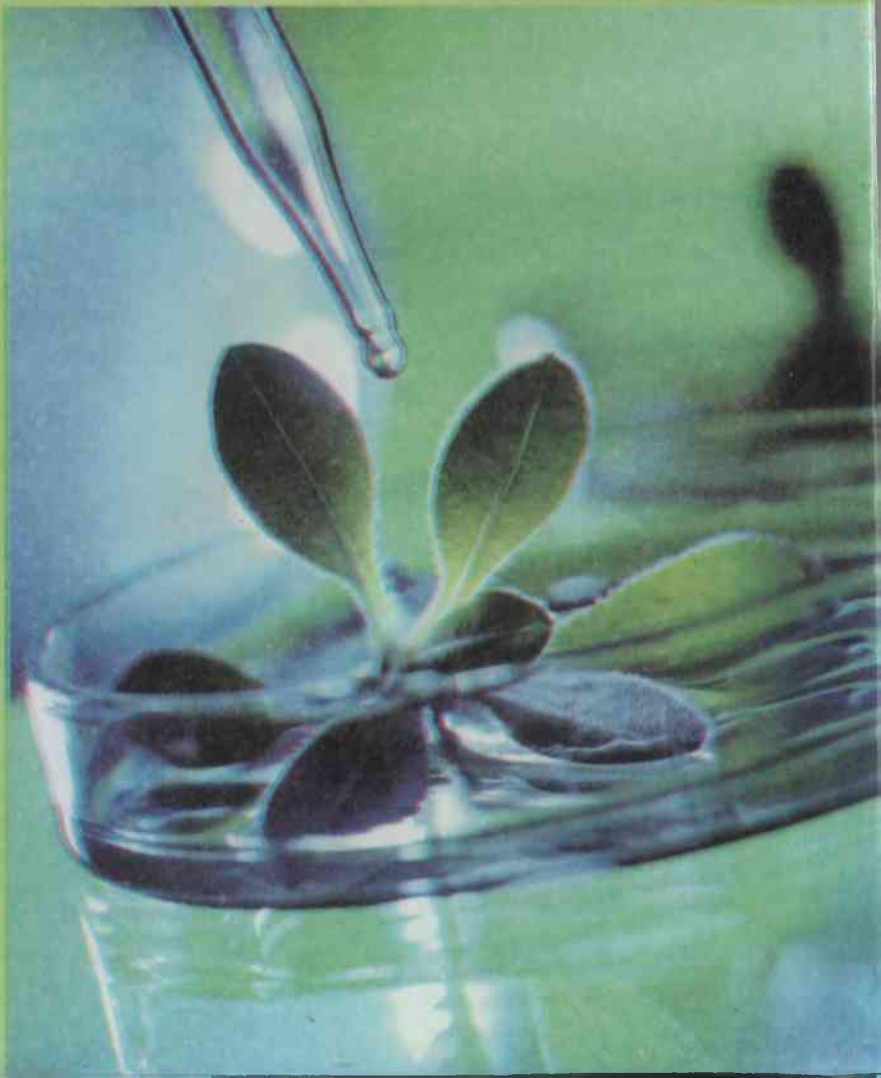
ЎзБ,2
581.1
В-49

B.O. BEKNAZAROV

O'SIMLIKLAR FIZIOLOGIYASI



A10/21

...qotishmasi bronza deb

...tta. Ba`zan bu

...a boshqa

...nda

4б6.2
581.1
В-49

O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI OLIY VA O'RTA
MAXSUS TA'LIM VAZIRLIGI

B.O.BEKNAZAROV

O'SIMLIKLAR FIZIOLOGIYASI

O'zbekiston Respublikasi Oliy va o'rta maxsus ta'lim vazirligi tomonidan darslik sifatida tavsiya etilgan

O'zMU
BIOLOGIYA
FAKULTETI
KUTUBXONASI

TOSHKENT – 2009

B.O.Beknazarov. O'simliklar fiziologiyasi. – T.: «Aloqachi», 2009, 536 bet.

Ushbu darslik M.Ulug'bek nomidagi O'zbekiston Milliy universitetining biologiya, ekologiya va tabiatdan foydalanish ixtisosligi o'quv rejasining o'simliklar fiziologiyasi fani bo'yicha tuzilgan namunaviy dasturi asosida yozilgan.

Darslikda hujayra fiziologiyasi, fotosintez, nafas olish, biologik jarayonlar termodinamikasi, suv almashinuvi, mineral oziqlanish, o'simliklarning geterotrof oziqlanishi, moddalarning uzoqqa tashiluvi, o'simlik hujayralarining ontogenezi, o'sish va rivojlanish, ko'payish fiziologiyasi, o'simliklar chidamliligi fiziologiyasi va boshqa shu kabi o'simliklar fiziologiyasi bo'limlariga oid ma'lumotlar yoritilgan.

Darslikda ayniqsa fotosintez, nafas olish, mineral oziqlanish, suv almashinuvi, o'simliklarning o'sishi va rivojlanishi hamda o'simliklar chidamliligi fiziologik asoslari bo'limlari birmuncha batafsil, kengroq yoritilgan.

Ushbu darslikdan biologiya, ekologiya va tabiatdan foydalanish yo'nalishlari bakalavriat, magistratura bo'limlari tinglovchilari, litsey va kollejlarning o'qituvchilari, aspirantlar foydalanishlari mumkin.

Taqrizchilar: **Xo'jayev J.X.** A.Navoiy nomidagi Samarqand Davlat universiteti Botanika va o'simliklar fiziologiyasi kafedrasining professori;
Zikiryayev A.Z. Nizomiy nomidagi Toshkent Davlat Pedagogika universiteti Botanika va hujayra biologiyasi kafedrasining professori.

ISBN 978-9943-326-42-2

© «Aloqachi» nashriyoti, 2009.

SO'Z BOSHI

Ma'lumki, mamlakatimiz mustaqilligi sharofati bilan o'zbek tiliga davlat tili maqomi berilib lotin imlosi yozuviga o'tildi. Mirzo Ulug'bek nomidagi O'zbekiston Milliy universitetining Botanika va o'simliklar fiziologiyasi kafedrasi tomonidan tayyorlangan ushbu darslik, mamlakatimiz to'ng'ich oliy o'quv yurtining 90 yilligi va o'zbek tiliga davlat tili maqomi berilganiga 20 yil to'layotgan davrda nashrdan chiqmoqda.

Hozirgi vaqtda boshqa fanlar kabi o'simliklar fiziologiyasi faniga ham katta e'tibor berilmoqda. Buning o'ziga xos sabablari bor albatta. Ulardan biri o'simliklar fiziologiyasi fanining qishloq xo'jaligi amaliyoti uchun nazariy asoslar berishidir. Hozirgi kunda o'simlik organizmida va hujayrasida boradigan barcha fiziologik-biokimyoviy jarayonlar molekular darajada deyarli o'rganilganligini kuzatishimiz mumkin. Ammo keyingi vaqtlarda o'simliklarga tashqi va ichki muhit bilan aloqa qiluvchi butun tizim sifatida qarashga, uni o'rganishga ham qiziqish ortmoqda.

Biz ushbu darslikni shakllantirishda an'anaviy ya'ni o'simliklar fiziologiyasining asosiy bo'limlari bo'lgan fotosintez, nafas olish, suv rejimi, mineral oziqlanish, o'sish va rivojlanish jarayonlariga yuqori e'tibor bergan holda o'quvchilar uchun bir muncha yangi bo'lgan o'simliklarning geterotrof oziqlanishi, moddalarning ajralishi, o'simliklarning ikkilamchi metabolizmi kabi bo'limlarga oid fan yutuqlarini ham yoritishga harakat qildik.

Darslikni shakllantirishda boshqa ilmiy ma'lumotlar bilan birgalikda rusiy zabon tilida yozilgan darsliklardan, xususan V.V.Polevoy, S.S.Medvedev, V.V.Kuznetsov va G.L.Dmitrievalarning rus tilida nashr qilingan «O'simliklar fiziologiyasi» darsligidan foydalanildi, hamda keltirilgan ma'lumotlarni iloji boricha aniqroq qilib o'quvchilarga yetkazishga harakat qilindi.

Muallif ushbu darslikni tayyorlashda yaqindan yordam bergan Mirzo Ulug'bek nomidagi O'zbekiston Milliy universiteti professor-o'qituvchilari professor, biologiya fanlari doktori M.N.Valixanovga, dotsent D.K.Asamovga hamda taqrizchilar: A.Navoiy nomidagi Samarqand Davlat universiteti Botanika va o'simliklar fiziologiyasi kafedrasi professori, biologiya fanlari doktori J.X.Xo'jayevga, Nizomiy nomidagi Toshkent davlat Pedagogika universiteti Botanika va hujayra biologiyasi kafedrasi professori, biologiya fanlari doktori A.Z.Zikiryayevga chuqur minnatdorchilik bildiradi.

Muallif darslik mazmunini yanada yaxshilash borasida hamda uni o'quvchilar uchun yanada tushunarli bo'lishi yuzasidan aytilgan fikrlar, mulohazalar va boshqa shunga o'xshash istaklar uchun barcha olimlarga, foydalanuvchilarga oldindan minnatdorchilik bildiradi.

KIRISH

O'SIMLIKLAR FIZIOLOGIYASINING PREDMETI, ASOSIY VAZIFALARI, TARIXI VA HOZIRGI ZAMON YO'NALISHLARI

O'simliklar fiziologiyasi o'simliklarning hayot-faoliyatidagi umumiy qonuniyatlarni o'rganadi. Bularning asosida moddalar almashinuvining assimilatsiya va dissimilatsiya jarayonlari yotadi. Shu bilan birga u o'simliklarni o'sishi va rivojlanishi, gullash, meva tugish, plastik moddalarning sintezi va to'planishi kabi fiziologik jarayonlarni tashqi muhit bilan bog'lab o'rganadi.

O'simliklar fiziologiyasi botanika, biokimyo, biofizika, molekulyar biologiya, mikrobiologiya, hayvonlar fiziologiyasi, kimyo, fizika kabi fanlar bilan chambarchas bog'liq bo'lib, ularning yutuqlaridan foydalaniladi va o'z navbatida ularga ta'sir etadi.

O'simliklar fiziologiyasi fanida keyingi yillardagi tabiiy fanlar yutuqlaridan, xususan, fizik-kimyoviy usullardan, xromatografiya, nishonlangan atomlar, elektron mikroskopiya, elektroforez, differensial sentrafugalash, spektrofotometriya, rentgen tuzilish analizi va boshqalardan foydalanish natijasida juda katta yutuqlarga erishildi. Jumladan, o'simlik hujayrasining murakkab tuzilishi, hujayra organoidlarining tuzilishi va tarkibi ham fiziologik funksiyalari, hujayraga moddalarning kirishi va chiqishi jarayonlarida membranalarning ahamiyati va boshqalar birmuncha puxta o'rganildi. Ayniqsa, o'simliklar hujayrasida energiyaning to'planishi va sarflanishi mexanizmlari haqidagi tushunchalar kengaydi. Yashil o'simliklar yer sharidagi boshqa tirik organizmlardan o'zining bir qancha xususiyatlari bilan farqlanadi.

Birinchidan, yashil o'simliklar energiya manbai sifatida yorug'likning elektromagnit energiyasidan foydalanib, ularni organik moddalar tarkibidagi erkin kimyoviy energiyaga aylantirish qobiliyatiga ega (fotosintez). Shuning bilan birgalikda, o'simliklar tashqi muhitdan bir qancha anorganik moddalarni o'zlashtirib, ularni hujayradagi moddalar almashinuvi jarayonida energiya bilan boyitadi va organik modda ko'rinishida yer sharidagi barcha tirik mavjudotlar uchun moddiy va energetik asosni yaratadi.

Ikkinchidan, yashil o'simliklar nisbatan yuqori rivojlangan foto assimilatsion yuzaga hamda yer ostki va ustki organlarining yuqori

darajada shoxlanish qobiliyatiga ega. Bu hol o'z navbatida o'simliklarning ildiz orqali tuproqdan suv va unda erigan moddalarning o'zlashtirilishiga, barglar orqali esa atmosfera havosidan oziqlanish doirasining kengayishiga olib kelgan.

Uchinchidan, qishloq xo'jaligida o'simliklarning yangidan-yangi navlarini yaratishda, ekinlarning turli noqulay muhit omillariga nisbatan chidamliligini oshirish va ularning hosildorligini ko'paytirishda, hosil sifatini yaxshilash va ularni saqlashda mazkur fanning ahamiyati yildan-yilga ortib bormoqda.

O'simliklar fiziologiyasida asosan oltita yo'nalish mavjuddir, ya'ni:

– biokimyoviy yo'nalish-fotosintez va nafas olish jarayonida hosil bo'ladigan turli xildagi moddalarning funksional ahamiyatini o'rganadi. Shu bilan birga o'simliklarni tuproqdan oziqlanish qonuniyatlarini va turli xildagi anorganik moddalardan organik moddalarni sintezlanish qonuniyatlarini ochib beradi.

– biofizik yo'nalish–bu hujayra energetikasi masalalarini, o'simlik elektrofiziologiyasini suv rejimining fizik-kimyoviy qonuniyatlarini, o'sish, qo'zg'alish hamda nafas olish va fotosintez masalalarini o'rganadi.

– ontogenetik yo'nalish–bu o'simliklarning yoshiga qarab rivojlanish qonuniyatlarini, morfogenez hamda o'simliklar rivojlanishining boshqarish qonuniyatlarini o'rganadi.

– tadrijiy yoki solishtirma yo'nalish–bu filogenezning xususiyatlarini belgilab beradi. U ontogenezga genotip funksiyasi sifatida qaraydi. Bu belgilar filogenezda kuzatilgan bo'ladi.

– ekologik yo'nalish–bu o'simlik organizmini ichki jarayonlarini tashqi muhitga bog'liqligini o'rganadi. Masalan,: mineral o'g'itlarni qo'llash, yorug'lik va suv rejimini yaxshilash, ekin maydonlarida o'simliklarni taqsimlash va boshqalar. Natijada, o'simliklarda moy, qand, oqsil moddalarini oshirish bilan tashqi muhitning noqulay ta'sirlarga chidamliligini oshiradi.

– sintetik yoki kibernetik yo'nalish-o'simliklar o'sishining umumiy qonuniyatlarini hamda bir-biriga bog'liq bo'lgan hujayra energetikasini va kibernetikasini o'rganadi. Masalan, oziq organlarning hosil bo'lishi.

O'simliklar fiziologiyasidagi ushbu yo'nalashlarining barchasi o'zaro bir-biriga bog'liq bo'lib, bir xil miqyosli ahamiyatga ega.

Hozirgi vaqtda o'simliklar fiziologiyasi fani oldida turgan vazifalarni umumlashtirib quyidagicha izohlash mumkin.

1. O'simliklar hayot faoliyati qonuniyatlarini o'rganish.

2. Qishloq xo'jaligi o'simliklaridan eng yuqori hosil olishning nazariy asoslarini ishlab chiqish.

3. Sun'iy sharoitda fotosintez jarayonini amalga oshirish imkonini beruvchi moslamalarni yaratish.

O'SIMLIKLAR FIZIOLOGIYASINING QISQACHA TARIXI

XVII–XVIII asrlar o'simliklar fiziologiyasining shakllanish davri bo'lib hisoblanadi. O'simliklar fiziologiyasining asoschisi J. Senebe hisoblanadi. U 1772–1782-yillarda D.Pristli va Ya. Ingenxauz bilan bir vaqtda fotosintez jarayonini ochdi. Keyinchalik, ya'ni 1780-yilda J. Senebe tomonidan besh tomlik «Physiologie vegetale» asarining e'lon qilinishi fiziologiyaning alohida fan sohasi ekanligining isboti bo'ldi. J. Senebe «O'simliklar fiziologiyasi» terminini taklif etish bilan chegaralanib qolmasdan, bu fanning asosiy vazifalarini, predmeti va usullarni aniqlab berdi. Ammo o'simliklar fiziologiyasining ayrim masalalari avvalroq o'rganila boshlangan. Xususan, italiyalik biolog va shifokor M. Malpigining «O'simliklar anatomiyasi» (1675–1679) va ingliz botanigi va shifokori S. Geylsning «O'simliklar statistikasi» (1727) asarlarida o'simliklar organ va to'qimalarining tuzilishi bilan bir qatorda yuqoriga ko'tariluvchi oqim va o'simliklarning havodan oziqlanishi haqidagi nazariyalar ham berilgan edi.

Hozirgi vaqtda asosiy terminlardan bo'lgan hujayra so'zi (grekcha «sytos» birinchi bor 1665-yilda Robert Guk tomonidan po'kakning mikroskopik tuzilishini o'rganish davomida fanga kiritilgan.

Ingliz botanigi S. Geyls o'simliklarda ikki xil oqimning mavjudligini, ya'ni suv va ozuqa moddalarining pastdan yuqoriga va yuqoridan pastga qarab oqishini tasdiqladi. O'simliklarda suvni harakatga keltiruvchi kuch ildiz bosimi va transpiratsiya ekanligini isbotladi.

Fotosintez haqida dastlab to'g'ri ma'lumotlarni olimlar J. Senebe, J.Bussengo, Yu.Saks, A.Famintsin, K.Timiryazev, M.Svet va boshqalar keltirganlar. Ular fotosintezni uglerodli oziqlanish deb qaragan va bu jarayonda yutilgan karbonat angidrid va ajralib chiqqan kislorod miqdoriy aniqlangan.

O'simliklarning nafas olishi A.Borodin, L.Paster, A.Bax, G.Bertran kabi olimlar tomonidan o'rganilgan bo'lsa, suv almashinuvi jarayoni G.Dyutroshe, G.De Friz va Yu. Sakslar tomonidan yaxshi

o'rganilgandir. O'simliklarning mineral oziqlanishi jarayoni Yu. Libix, J.Bussengo, G.Gelrigel, A.Knop, S.Vinogradskiy, M.Beyernik, D.Prya'nishnikov, moddalarning tashiluvi jarayoni V.Pfeffer, E.Votshal, o'sish va rivojlanish Yu.Saks, O.Branetskiy, A.Batalin, N.Levakovskiy, G.Fexting, G.Klebs, moddaarning harakati T.Nayt, Ch.Darvin, Yu.Vizner, V.Rotert, qo'zg'aluvchanlik B.Sanderson, N.Levakovskiy, o'simliklar chidamliligi fiziologiyasi D.Ivanovskiy, K.A.Timiryazev, G.Molish kabi olimlar tomonidan birinchi bo'lib, o'rganilib asoslangan.

Rossiyada o'simliklar fiziologiyasi XIX asrning ikkinchi yarmidan rivojlana boshladi. Unga A.S. Faminsin (1835–1918) va K.A. Timiryazev (1848–1920) asos soldilar. A.S. Faminsin (1867) Peterburg universitetida mustaqil o'simliklar fiziologiyasi kafedrasini tashkil etdi. Uning asosiy ilmiy izlanishlari fotosintez va o'simliklardagi modda almashinuv jarayonlarini o'rganishga qaratilgan edi.

O'simliklar fiziologiyasi sohasida Moskva maktabining tashkilotchisi K.A.Timiryazev bo'ldi. U yangi fizik va kimyoviy usullarini qo'llash natijasida fotosintezning muhim qonuniyatlarini aniqlashga muvaffaq bo'ldi, xlorofillning fizikaviy va kimyoviy xossalarini o'rganishga katta hissa qo'shdi. U fotosintezning yorug'lik miqdoriga, spektral tarkibiga va quyosh yorug'ligining energiyasiga bog'liq ekanligini tajribalar orqali isbotlab berdi.

O'simliklar ekologik fiziologiyasiga asos solgan olimlardan biri N.A. Maksimovdir. O'simliklarning noqulay muhit omillari ta'siriga, sovuqqa, qurg'oqchilikka chidamlilik fiziologiyasi, o'sish va rivojlanish, sun'iy yorug'likda o'sish kabi jarayonlarning nazariy asoslarini ishlab chiqdi.

XX asrning birinchi yarmidan o'simliklar fiziologiyasi yanada tezroq rivojlandi. Murakkab fiziologik jarayonlarning biokimyoviy mexanizmlari o'rganila boshlandi. Jumladan, fotosintez (M.S. Svet, R. Xill, M. Kalvin, R. Emerson, D.A. Arnon, M.D. Xetch va K.R. Slek va boshqalar) va o'simliklarning nafas olishi (V.A. Palladin, S.P. Kostichev, G.A. Krebs, G. Kalkar va V.A. Blitser, L. Kornberg, P. Matchel va boshqalar) kabi jarayonlar aniqroq yoritildi.

O'simliklar fiziologiyasining rivojlanishida o'simliklarning o'sishi va rivojlanishi jarayonlarini idora qiluvchi moddalar-fitogormonlarning ochilishi va o'rganilishi juda katta yutuq bo'ldi. (N.G. Xolodniy va F. Vent, F. Kegel, M.X. Shaylaxyan, T. Yabuta, S. Skug, F. Eddikkot va boshqalar).

O‘zbekistonda o‘simliklar fiziologiyasi fanining rivojlanishini biz 1918-yil tashkil topgan Turkiston universiteti (hozirgi Mirzo Ulug‘bek nomidagi O‘zbekiston Milliy universiteti) bilan bog‘lab qarashimiz mumkin. Chunki 1920-yilda uning tarkibida, o‘simliklar fiziologiyasi va biokimyosi kafedrasi tashkil etilishidan boshlab jadal rivojlana boshladi. Ammo o‘simliklar fiziologiyasi fani o‘tgan asrning ikkinchi yarmidan, ya’ni ushbu sohada o‘zbek olimlari paydo bo‘la boshlaganidan keyin jadal rivojlana boshladi. 1930-yilda Samarqand Davlat universiteti tashkil etilgandan so‘ng, hozirgi Botanika va o‘simliklar fiziologiyasi kafedrasida o‘simliklar fiziologiyasi fanining rivojlanishi yanada jadallashdi. Keyinchalik O‘zR FA qoshida O‘simliklar eksperimental biologiyasi (hozirgi Genetika va o‘simliklar eksperimental biologiyasi) ilmiy-tadqiqot instituti tashkil etilganidan so‘ng o‘simliklar fiziologiyasi fani sohasida juda katta yutuqlarga erishildi.

O‘zbekiston Respublikasida fitofiziologiyaning rivojlanishiga ulkan hissa qo‘shgan olimlardan biz A.V. Blagoveshenskiy, N.D. Leonov, V.A. Novikov, A.P. Ibragimov, M.H. Avazxo‘jayev, V. Shardakov, N.A. Todorov, A.A. Imomaliyev, A.Q.Qosimov, R.A. Azimov, N.N. Nazirov va boshqalarni ko‘rsatib o‘tishimiz mumkin. Ular birinchi navbatda mamlakatimizning asosiy texnik ekini g‘o‘za hamda boshqa bir qancha o‘simliklarning fiziologik-hayotiy jarayonlarini keng o‘rganib, nazariy va amaliy xulosalar qildilar. Bugungi kunga kelib akademiklar: A.A. Abdukarimov, O.J. Jalilov; q/x.f. akademiyasining muxbir a’zolari: X.K. Kimsanboyev, S.R. Rahmonqulov, H.S. Samiyev; professorlar: M.N. Valixonov, J.X. Xo‘jaev, K.S. Safarov, Sh.Y. Yunusxanov, A.Z. Zikiryayev, A.A. Umarov, R.Q. Shodmonov, R.M. Usmonov, A.A. Axmadjonov va boshqa olimlar o‘simliklar fiziologiyasi fani sohasida keng ko‘lamda ilmiy izlanishlar olib bormoqdalar. Hozirgi vaqtda respublikamizning bir qator universitetlarida o‘simliklar fiziologiyasi yoki unga turdosh kafedralar mavjuddir.

NAZORAT SAVOLLARI

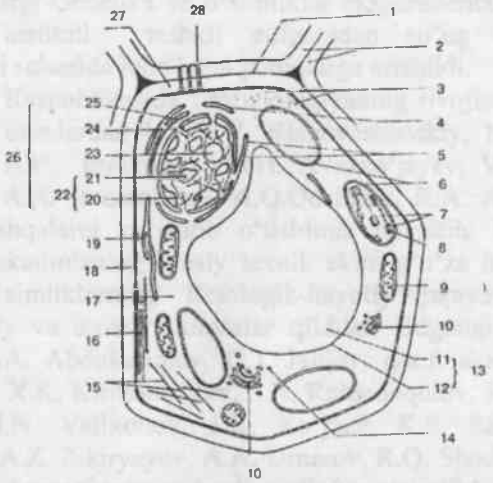
1.O‘simliklar fiziologiyasining o‘rganish usullari?
2.O‘simliklar fiziologiyasining yo‘nalishlari?
3.O‘simliklar fiziologiyasini o‘rganish obyektlari?
4.Yashil o‘simliklar boshqa organizmlar bilan nima bilan farq qiladi?
5.O‘simliklarning nima uchun yer ustki tana yuzasi katta?
6.Qaysi organizmlar fitotroflar deyiladi?

7.O'simliklar fiziologiyasi qachon umumiy botanikadan ajralgan?
8.O'simliklar fiziologiyasi qaysi metodlardan foydalanadi?
9.O'simliklar fiziologiyasini oldida turgan vazifalar?
10.O'simliklar fiziologiyasining boshqa fanlar o'rtasidagi o'rni?
11.O'simliklar fiziologiyasining O'zbekistonda rivojlanishi?

I. O'SIMLIK HUJAYRASINING TUZILISHI VA FUNKSIYALARI

1.1. O'SIMLIK HUJAYRASINING TUZILISHI

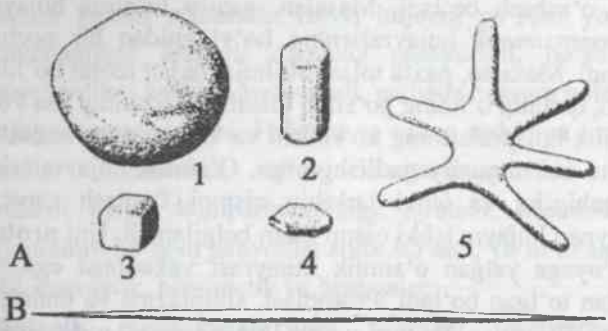
Hujayra hayotning tuzilma va funksional birligidir. Hujayra (grekcha–sytos yoki lotincha–sellula) so'zini birinchi bor Robert Guk 1665-yilda qo'llagan. Biologiya fanining asosiy yutuqlaridan bo'lgan hujayra nazariyasi 1839-yilda. M.Shleyden va T.Shvann tomonidan yaratilgan (I.1-rasm).



I.1-rasm. Elektron mikroskopda kuzatilgan o'simlik hujayrasining umumiy ultratuzilishi (N.Grin, U.Stauta, D.Teylor, 1990).

1–o'rta plastinka, 2–qo'shni hujayra qobig'i, 3–sitoplazma bo'ylab erkin joylashgan ribosomalar, 4–g'adir-budur endoplazmatik retakulum, 5–endoplazmatik retakulum bilan bog'langan ribosomalar, 6–xloroplastlar, 7–xloroplast qobig'i (ikkita membrana), 8–granlar, 9–mitoxondriya, 10-Golji apparati, 11–hujayra shirasi, 12–tonoplast, 13–vakuola, 14–Golji pufakchalari, 15–mikrofilamentlar (hujayra bo'ylab tarqalgan), 16–miktronaychalar (ko'pchilik hollarda hujayra atrofida joylashgan bo'ladi), 17–sitoplazm,18–plazmatik membrana, 19–silliq endoplazmatik retikulum, 20-euxromatin, 21–geteroxromatin, 22–xromatin, 23–yadrocha, 24–yadro g'ovagi, 25–yadro qobig'i (ikkita membrana), 26–yadro, 27–hujayra qobig'i, 28–plazmodesmalar.

O'simlik hujayralari turli ko'rinishlarda bo'lishi mumkin (1.2-rasm).



1.2-rasm. O'simlik hujayrasining formalari (N.S.Kiseleyva, N.V.Sheluxina, 1969): *A–parenximatik: 1–sharsimon, 2–silindrsimon, 3–kubsimon, 4–tabletkasimon, 5–yulduzchasimon; B–prozenximatik.*

Tabiatdagi organizmlar hujayra tuzulishiga nisbatan ikkita guruhga bo'linadi:

1-prokariotlar–hujayrasida, shakllangan yadro bo'lmaydi, ularga bakteriyalar va ko'k-yashil suvo'tlari kiradi.

2-eukariotlar–hujayrasida albatta shakllangan yadro bo'ladi. Ularga o'simlik va hayvon organizmlari kiradi. Bir organizm tarkibiga kiruvchi hujayralar tuzilishida ham bir-biridan sezilarli darajada farq bo'lishi mumkin. Ko'p hujayrali organizmlarda maxsus funksiyalarni bajaruvchi yuqori darajada mutaxassislashgan hujayralar uchraydi. Har bir tirik hujayraning o'ziga xos bo'lgan ko'pgina vazifalar funksiyalar mavjuddir.

O'simliklar hujayrasi ham barcha eukariot organizmlar hujayrasiga o'xshashdir. Ammo ulardan farqli o'laroq o'simlik hujayrasida fototrof oziqlanish uchun xos bo'lgan *plastidlar*, hujayrani o'rab turuvchi *polisaxarid devori* hamda turgorni saqlab turish uchun muhim bo'lgan markaziy vakuola mavjud. Bo'linuvchi o'simlik hujayrasida esa sentriollar yo'q. Tirik hujayra yarim o'tkazuvchanlik xususiyatiga ega bo'lgan membrana bilan chegaralangan bo'lib, o'zini qayta qurish qobiliyatiga ega.

O'simlik hujayralari ko'rinishi jihatidan ikki xil bo'lishi mumkin. Ulardan nisbatan ko'proq uchraydigani parenximatik va prozenximatik hujayralardir.

Parenximatik hujayralarning eni bo'yiga teng bo'lib, ko'proq kvadratga o'xshash bo'ladi. Masalan, asosiy to'qima hujayrasi (0,04 mm^2). *Prozenximatik* hujayralarning bo'yi enidan bir necha barobar katta bo'ladi. Masalan, paxta tolasi bir hujayradan iborat bo'lib, uzunligi 35–40 mm, qichitqi o'tining po'stloq tolasining uzunligi esa 70–80 mm.

O'simlik hujayralarining ko'rinishi va bajaradigan vazifalari har xil bo'lsa ham, ular umumiy tuzilishga ega. O'simlik hujayralarida dastlab hujayra qobig'ini va ichki tarkibiy qismni farqlash zarur. Hayotiy xossalar aynan hujayra ichki qismi bilan belgilanadi. Uni **protoplast** deb ataladi. Voyaga yetgan o'simlik hujayrasi vakuolaga ega, u hujayra shirasi bilan to'lgan bo'ladi. Protoplast, sitoplazma va unda joylashgan yirik organellalaridan iborat: yadro, plastidalar, mitoxondriyalar va boshqalar.

Sitoplazma murakkab sistema bo'lib, unda Goldji apparati, endoplazmatik to'r, ribosoma, mikronaycha va boshqa submikroskopik tuzilmalar joylashgan. Organizmning hujayralari bir-birlari bilan plazmodesmalar deb ataluvchi sitoplazmatik ipchalar-kanalchalar bilan bog'langan bo'lib ular orqali hujayralararo moddalar almashinuvi ro'y berib turadi.

Hujayra po'sti. U hujayra va to'qimalarga mexanik mustahkamlikni beradi va protoplazmatik membranani vakuola shirasining gidrostatik bosimidan himoya qiladi hamda moddalarni yutilishida ishtirok etadi. Yosh hujayralarda po'st o'sish qobiliyatiga ega. U protoplast komponentlaridan hosil bo'ladi. Ona hujayra bo'linayotganda 2 dona yosh hujayra oralig'ida parda, ya'ni to'siq hosil bo'ladi va u eski po'st bilan qo'shilib ketadi va hosil bo'lgan 2 dona yangi hujayra ham avvalgi qattiq po'stga o'raladi. Shuni aytib o'tish lozimki, hujayra qobig'ining 100 mkm^2 yuzasida 10–30 donaga yaqin plazmodesmalar uchraydi. Hujayra po'sti tarkibida selluloza, gemiselluloza va pektin moddalari (ko'pchilik hollarda ularning nisbati mos ravishda 30%; 40%; 25% nisbatda) uchraydi. Hujayra po'stining yo'g'onlashishi asosan ichki tomondan kuzatiladi.

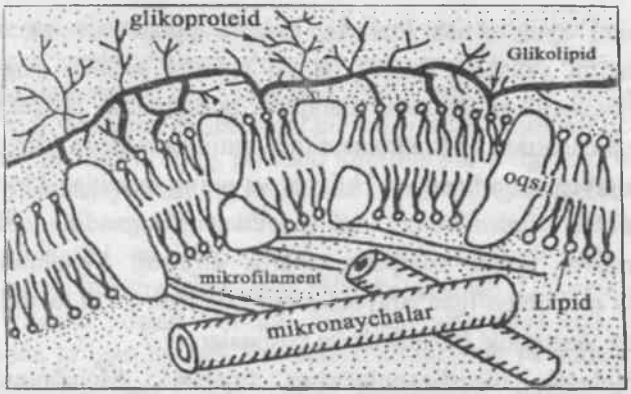
Mikroskopik analizlar shuni ko'rsatadiki hujayra po'sti uch qavatdan iboratdir. Asosan ichki qavat yo'g'onlashish xususiyatiga ega. O'rta qavat-ikkilamchi qavat, tashqi qavat esa uchlamchi deb ataladi. Hujayra po'stida ham enzimatik-fermentativ jarayonlar sodir bo'lishi kuzatilgan. Hujayralarning yosh po'sti tarkibida ko'proq invertaza, fosfataza, askorbatoksidaza va boshqalar mavjud.

Shuni aytib o'tish lozimki, hujayra po'sti suv va unda erigan moddalarni yaxshi o'tkazadi. Biroq hujayra po'stini yog'ochlashishi o'tkazuvchanlikni sezilarli darajada pasaytiradi, po'kaklashish esa o'tkazuvchanlikni keskin kamaytiradi, natijada hujayra nobud bo'ladi.

Hujayra membranasi. Hujayra va uning tarkibiga kiruvchi barcha organoidlar membrana bilan chegaralangandir. Membranalar hujayralarni ayrim kompartmentlarga ajratadi. Membranalarda o'ta hayotiy muhim bo'lgan jarayonlar sodir bo'ladi, ya'ni to'siqlik, tashiluv, osmotik, energetik, biosintetik va boshqalar.

Biologik membranalarning tuzilishi. Membranalar asosan lipoproteidli tuzilmalar bo'lib 60% oqsil moddalardan, 40% esa lipidlardan, xususan, fosfolipidlardan iborat. Ularning qalinligi 6-10 nm. Membrana shakllanishida gidrofob bog'larga asosiy o'rin beriladi: lipid-lipid, lipid-oqsil, oqsil-oqsil. Bundan tashqari, membrana tarkibiga yana har xil funksiyani bajaruvchi oqsillar ham kiradi (tashuvchi, ion kanali va nasos vazifalarini bajaruvchi). Keyingi vaqtlarda membranalarda qandlar va aminokislotalarni tashuvchi oqsillar ham topilgan. Shuningdek, membranada polisaxaridlar, nuklein kislotalar, sezuvchi sistemalar (retseptorlar) ham joylashgan. Bundan kelib chiqadiki, membranalar hujayraning boshqa kompartmentlaridan metabolitik funksiyalarni bajarishi bilan ham ajralib turadi. Biologik membranalarning tuzilishida hozirgi vaqtda ko'proq suyuqlik-mozaikali tuzilishga e'tibor beriladi. Bu gipotezaga asosan, membrananing asosini o'zida qisman boshqa lipidlarni (galaktolipidlar, stearinlar, yog' kislotalari) tutgan ikki qavatli fosfolipidlar tutadi. Fiziologik haroratlarda to'yinmagan yog' kislotalari tufayli ayrim suyuq g'ovakchalar vujudga keladi. Ushbu holga stearinlar ham yordam beradi.

Biologik membranalar lipid tuzilishi bo'yicha assimetrikdir. Chunki ularning ikki tomoni har xil gidrofil muhitlarga qaralgandir. Tashqi qavatda ko'proq stearinlar va glikolipidlar mavjud (I.3-rasm).



I.3-rasm. Biologik membranalarning molekular tuzilishi.

Membrana tarkibiga kiruvchi lipidlar o'rin almashish xususiyatiga egadir. Bu o'rin almashishi ikki tipda ya'ni o'zining yakka qavati doirasida (literal diffuziya) va bir-biriga qarama-qarshi qavatlarda ikkita lipid molekulalarining o'rin almashishi (flip-flop) tipida bo'ladi. Yakka qavatdagi lipidlar diffuziyasida 1 soniya davomida millionlab lipidlar o'rin almashishi mumkin. Bu hodisaning tezligi esa 5–10 mkm/s atrofida bo'ladi.

Biologik membranalarning vazifasi. Membranalar labil tuzilishga ega bo'lganligi sababli har-xil vazifalarni: xususan, to'siqlik, tashuvchi, osmotik, tuzilma, energetik, biosintetik, sekretorlik va boshqa vazifalarni bajaradi. Ammo membranalarning birlamchi vazifasi ichki muhitni tashqi muhitdan ajratib turish bo'lgan. Keyinchalik evolutsiya jarayoni mobaynida bir qancha hujayra ichki kompartmentlari vujudga kelganki, buning natijasida hujayra va organoidlar kichik hajmda kerakli fermentlar va metabolitlarni ushlab turish, geterogen fizik-kimyoviy makromuhitni vujudga keltirish hamda membranalarning har xil tomonlarida turli reaksiyalarni (biokimyoviy), ayrim hollarda bir-biriga qarama-qarshi biokimyoviy jarayonlarni amalga oshirish imkoniyati yuzaga kelgan.

Tirik hujayralar membranalari orqali ikki xil tashiluvni kuzatish mumkin.

1.Moddalarning kimyoviy va elektrik gradiyent bo'yicha passiv tashiluvi.

2.Moddalarning elektrokimyoviy gradiyentga qarama-qarshi ravishda, energiya sarflanishi bilan boradigan faol tashiluvi.

Moddalarning passiv tashiluvi quyidagicha amalga oshiriladi:

a) fosfolipidli qatlam orqali. Ushbu tashiluv modda lipidda erisagina amalga oshishi mumkin.

b) lipidlar orasida vujudga kelishi mumkin bo'lgan g'ovaklar orqali.

d) lipoprotein tashuvchilarning faoliyati tufayli.

e) lipoprotein komplekslar, xususan, natriyli, kalsiyli va boshqa komplekslar tufayli vujudga kelgan kanalchalar orqali.

Qandlar, aminokislotalar va ayrim boshqa substratlar maxsus tashuvchilar Masalan, H^+-ionlari yordamida (o'simliklarda, bakteriyalarda, zamburug'larda) amalga oshishi mumkin. Bunda moddalar simport bo'yicha tashiladi, ya'ni o'sha tarafga o'tayotgan ionlar bilan birgalikda tashiladi. Aytib o'tish lozimki hayvon hujayralarida ushbu hol Na^+ ionlari bilan birgalikda ro'y beradi. Moddalar tashiluvining H^+ va Na^+ ionlari bilan birgalikda ro'y berishida asosiy harakatlantiruvchi kuch bo'lib moddalar gradiyenti emas, balki ionlar gradiyenti hisoblanadi. Shuningdek, qandlarning fosfor aralashgan va fosfor aralashmagan ko'rinishlarining faol tashiluvi ham mavjud.

Ionlarning elektrokimyoviy gradiyentga qarama-qarshi faol tashiluvi tashuvchi ATFazalar yordamida energiya sarflanishi bilan boradi. Hozirgi vaqtda tashuvchi ATFazalarning K^+-ATFaza, Na^+-ATFaza, H^+-ATFaza, Ca^+-ATFaza va anionli ATFaza kabi xillari aniqlangan. Keyingi vaqtlarda adabiyotlarda ionlarning faol tashiluvida anorganik pirofosfatazalar (H^+-PPaza) ham qatnashishi mumkin degan ma'lumotlar e'lon qilinmoqda. Shuningdek, H^+ ionlarining faol tashiluvida NADF, NADFH yoki boshqa oksidlanishi-qaytarilishi mumkin bo'lgan birikmalar tufayli ham bo'lishi mumkin. Ionlarning (H^+) ATF yoki NAD(F)H yordamida membranalar orqali tashiluvi proton pompasi (H^+-pompasi yoki H^+-nasosi) nomini olgan.

Proton pompasi (H^+-pompa) xuddi hayvon hujayralaridagi Na^+ kabi bir qancha hujayra uchun o'ta muhim bo'lgan jarayonlarni amalga oshirishda, xususan, hujayra ichki pH muhitini boshqarishda membrana potensiallarini vujudga keltirishda, energiyaning tashiluvi va yig'ilishida, moddalarning membranalarda tashiluvida, ildizlarning mineral tuzlarni yutishida va boshqa jarayonlarda qatnashadi,

Ushbu H^+-pompasining faollashishida h^+-ionining elektrokimyoviy ($\Delta\mu_{H^+}$) potensiali ortadi. Bu ko'payish uning elektrik ($\Delta\Psi$) va kimyoviy (ΔpH) komponentlarining ko'payishini o'z ichiga oladi, ya'ni:

$$\Delta\mu_{H+} = \Delta\Psi + \Delta pH$$

Ushbu ikkala komponent ham moddalarning almashinuvida qatnashishi mumkin. Elektrik potensial bir qancha ionlarning (K^+,Mg^{2+}, Mn^{2+}, Ca^{2+} va boshqalar) yutilishi uchun energetik asos bo'lib xizmat qiladi. Proton potensiali esa hujayraga H+-ionlari simporti bilan boradigan anionlar, qandlar, aminokislotalarning hujayradagi tashiluvi hamda osmotik boshqariluvi uchun xizmat qiladi. *Membrananing tuzilma funksiyasi.* Membranadagi poliferment komplekslarning ma'lum bir tartibda joylashishi tufayli katalitik markazlar bir-biri bilan yaqinlashadi. Buning natijasida poliferment komplekslar yuqori samaradorlikka ega bo'ladi. Membranadagi bitta ferment molekulasi o'rtacha 20–30 molekula fosfolipid tutadi.

Oqsillar atrofidagi lipidlarning doimiy harakati tufayli fermentning lipid «qobig'ida» molekular teshikchalar vujudga keladi. Agar lipid suyuq agregat holatida bo'lsa, bu hol ferment faoliyatiga ta'sir qilmaydi. Ammo lipidlarning anchagina qismi qattiqlashgan bo'lsa, bu oqsil fermentlarning yopishishiga olib kelib, ularning funksiyasini buzilishiga olib keladi.

Energiyaning to'planishi va tashiluvi. Bu membrananing eng asosiy vazifalaridan biri hisoblanadi. Yashil o'simliklar xloroplastlari tomonidan qabul qilingan yorug'lik energiyasi avvalo NADH va ATF energiyasiga, oxir oqibatda esa qand, organik kislotalar, aminokislotalar kimyoviy bog'larining turg'un energiyasiga aylanadi. Ushbu birikmalarning sitoplazma va mitoxondriyalarda oksidlanishi natijasida hujayraning hayot faoliyati uchun zarur energiyalar ajraladi. P.Mitchelning (1961) xemoosmotik nazariyasiga ko'ra mitoxondriyalar va xloroplastlardagi ATF sintezi jarayoni H^+-ionlarining elektrokimyoviy membrana potensiali vujudga kelishi bilan bog'liqdir. Bu esa H+–nasoslarining ishi tufayli bo'ladi.

Membrananing retseptorlik-regulatorlik (boshqaruvchilik) funksiyasi ham alohida ahamiyatga egadir. Membranalarda oqsil tabiatli, kimyoviy va fizik omillarga o'ta sezuvchan xemo-, foto- va mexanoretseptorlar mavjud. Bu retseptorlar tashqi va ichki muhitdan keladigan signallarni qabul qiladi va hujayrada moslashish reaksiyalarini vujudga kelishini ta'minlaydi.

Yadro. Irsiy belgilarni saqlovchi organoid bu yadrodir. O'simlik hujayrasi yadrosining diametri 10 mkm atrofida bo'lib, ikkita membrana (ichki va tashqi) bilan o'ralgandir. Ushbu membranalarda 10-20 nm o'lchamdagi teshikcha-kanalchalar bo'lib ular orqali nukleoplazmaga oqsil va nuklein kislotalar tashiladi. Ko'rinishi dumaloq, oval va ipsimon bo'lishi mumkin. O'simlik hujayrasida ko'pincha bitta yadro uchraydi, biroq ko'p yadroli hujayralar ham bor. Yosh hujayrada yadro markazga yaqin bo'ladi. Yadro ikki qavatli membrana bilan o'ralgan bo'lib unda 1–6 dona yadrocha bo'ladi.

Yadro endoplazmatik to'r yordamida boshqa organoidlarning membranasi bilan bog'langan bo'ladi. Yadro maxsus-spesifik oqsillarni sintez qilish va irsiy belgilarni avloddan-avlodga ko'chirishda muhim rol o'ynaydi.

Nukleoplazmada DNK, RNK va oqsillardan tashkil topgan xromatin ipchalari bor bo'lib ular bo'linayotgan hujayrada xromosomalarga aylanadi. Bu xromosomalarning soni har bir tur o'simlik uchun bir xildir. Meyoz va poliploidiya hollaridan boshqa barcha hollarda har bir tur hujayrasi yadrosidagi DNK miqdori doimiydir.

O'simliklarning *genomi* hayvon hujayralari genomiga nisbatan ko'p DNK tutishi bilan farqlanadi. Nukleolazmada fermentlar, kofaktorlar mavjud bo'lib, ular o'z navbatida DNK molekulasining replikatsiyasi va transkripsiyasini amalga oshiradi.

Yadrocha. U yadrochani tashkillashtiruvchi deb atalmish DNK molekulasining ma'lum bir uchastkalarida shakllanadi. Yadrochadagi DNK uchastkalarida rRNK sintezi ro'y beradi. Uning formasi va soni o'simlikning ma'lum bir turida doimiydir. Tarkibida 80% oqsil, 15–16% RNK bor. Yadrocha RNK moddasining taqsimlanishida ishtirok etadi. Shuningdek, oqsillar va ribosomaning sintezlanishi yadrocha faoliyatiga tubdan bog'liq. Demak, yadrocha ham genetik informatsiya saqlovchi organoiddir.

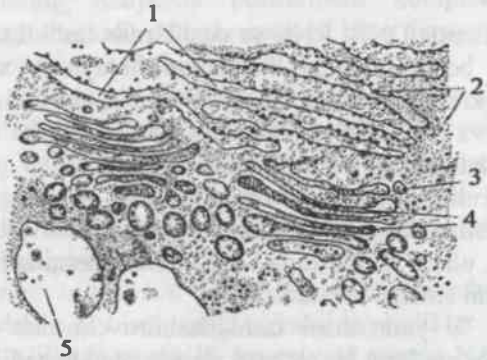
Umuman yadroda genetik informasiya saqlanadi va unda DNK replikasiyasi ro'y beradi. Yadro sitoplazma bilan uzviy bog'liq ravishda genetik informasiyani amalga oshishida va hujayra hayotiy jarayonlarini nazorat qilib turadi.

Endoplazmatik retikulum (ER). Ular kanalcha, pufakcha sisternachalardan, konus va yarim shar shaklidagi tutashgan tanachalardan iborat bo'lgan, tutashgan to'r sistemasini hosil qiladi. U juda keng tarqalgan membrana tuzilmasidir. Membranasi 5–7 nm

O'zMU
BIOLOGIYA
FAKULTETI
ARM

qalinlikda, ichki diametri esa 30–50 nm. Ichki qismi suyuqlik bilan to'lgan.

Ularning yuzasi silliq yoki donador bo'ladi. Agarda ER yuzasida ribosomalar saqlasa ular donador, saqlamasa silliq ER deyiladi. Silliq ER membranasida asosan uglevodlar, lipidlar va terpenoidlar hosil bo'lsa, donador membranalarda oqsil, fermentlar sintezlanadi. Shuningdek, donador ER membranalarida membrana qismlari hamda fermentlar sintezlanib ular o'z navbatida hujayra qobig'i polisaxaridlarining sintezlanishida ham qatnashadi. ER membranalarining yuzasi boshqa organoidlar yuzasidan katta bo'lib uning o'zi hujayraning 16% hajmini egallaydi. Ularning yuzasida ribosomalar joylashib oqsillar sintezini ta'minlaydi (I.4-rasm).

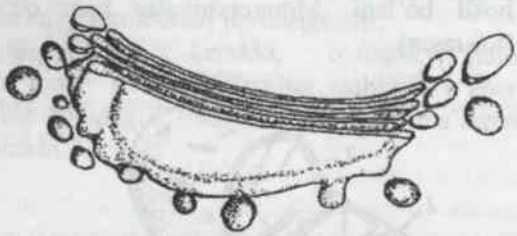


I.4-rasm. Terak (*Populus deltoides*) barglari hujayrasi endoplazmatik retikulumining tuzilishi(Vasilev va b.1978).*1–Granular endoplazmatik retikulumning sisternalari, 2–ribosomalar, 3–Goldji apparati donachalari, 4–diktiosomalar, 5–vakuolalar.*

Uning membranasi yadro membranasi va ichki muhitdagi moddalar almashinuvini boshqaradi. Endoplazmatik to'rlar bir-birlari bilan plazmodesma iplari bilan tutashib umumiy hujayralararo va organoidlararo moddalar almashinuvini ro'yobga chiqaradi.

Goldji apparati (GA). Ular 7–8 nm qalinlikdagi membrana bilan o'ralgan diktiosomalar, vezikulalar va sistemalar to'plamidan iboratdir. Ular endoplazmatik to'rdan pufakchalar holda ajralib disk tayoqchalar ko'rinishida to'planadi. O'simlik hujayralarida bir nechtadan bir necha yuztagacha GA uchrashi mumkin. GA ni membranasi endoplazmatik to'r va plazmolemma membranasi bilan tutashgan bo'ladi. GA

plazmolemma va hujayra qobig'ini shakllanishida ishtirok etadi. Shuningdek, GA, vezikulalari tufayli hujayralarda sekretorlik ya'ni shilimshiqsimon-suyuq moddalarni chiqarib tashlashda ham qatnashadi. Golji apparatining diktiosomalarida gliko-proteinlar va gliko-lipidlar shakllanadi.



I.5-rasm. Goldji apparati tuzilishi (Aleksandrova, 1976).

GA membranalarida hujayra devorining sintezi uchun zarur ayrim moddalar ham yig'iladi. GA vezikulalari yordamida uglevodlar komponentlari plazmolemmaga o'tadi. Shuningdek, GA membranalari plazmolemma va ER membranalari o'rtasida bog'lovchi bo'lib xizmat qiladi.

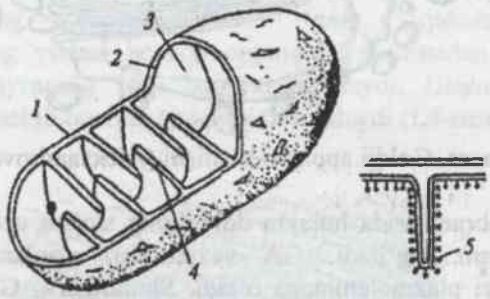
Ribosomalar. Bular ribonukleoproteidli zarrachalar bo'lib, membranasi bo'lmaydi, RNK va oqsillardan tashkil topgan. Har bir hujayrada bir necha o'n minglab ribosoma uchraydi. Ribosomalarning har biri ikkita nukleoproteiddan iborat bo'lib diametri 20–30 nm. Ular katta va kichik bo'lakchalardan tuzilgan, bo'lib kattasining diametri odatda 12–15 nm, kichigi esa 8–12 nm atrofida bo'ladi. U yadrochada sintezlanadi va sitoplazmaga tushib mRNK molekulasida yig'iladi. Ular sitoplazmada erkin holatda yoki endoplazmatik to'r membranasiga ayrim hollarda yadro membranasiga yopishgan holatda hamda polisomalar holatida bo'lishi mumkin.

Ribosomada rRNK, oqsil va oz miqdorda lipidlar uchraydi. Ribosomalar yadroda, xloroplastlar va mitoxondriyalarda uchrab ularda faqat oqsil sintezlanadi. Sitoplazmadagi ribosoma 80S bo'lib, u 40S va 60S bo'laklardan iborat. Ushbu nukleoproteidlar bir biridan o'zlaridagi rRNK va oqsil miqdorlari bilan ham farqlanadilar. Masalan, sitoplazma ribosomasining 40S bo'lakchasi 1 molekula rRNK va 30 molekula oqsil tutsa, 60S 3 molekula rRNK va 45–50 molekula oqsil tutadi.

Mitoxondriya ribosomasi esa 70 S bo'lib, u 50S (2 mol. rRNK) va 30S (1 mol. rRNK) bo'lakchalardan tashkil topgan. O'simliklarning muxtor organoidi xloroplastlar ribosomasi ham 70S bo'lib, o'zida 3 mol.

rRNK tutgan 50S va 1 mol. rRNK tutgan 30S hamda 46% oqsildan iboratdir. Ribosomalarda boradigan oqsillar sintezida har xil komponentlar qatnashadi.

Mitoxondriyalar. Mitoxondriyalar ham xuddi xloroplastlarga o'xshash yadro membranalaridan uzilib chiqqan pufakcha-initsial tanalardan hosil bo'ladi. Mitoxondriyalar ham qo'sh membranali organoiddir (I.6-rasm).



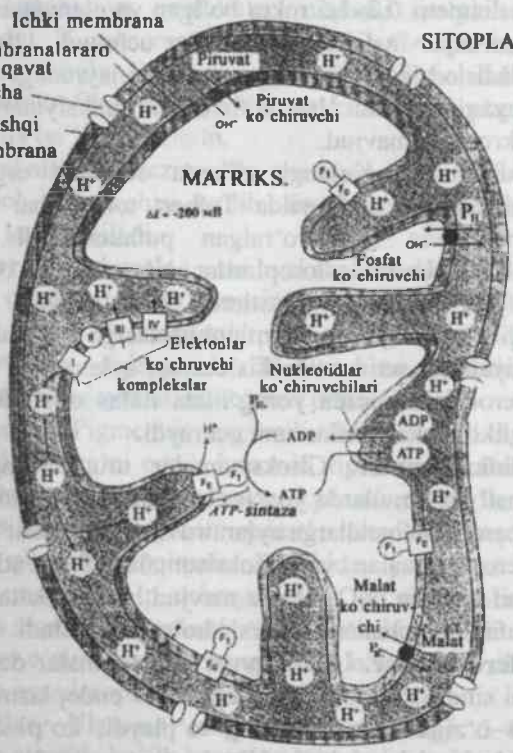
I.6-rasm. Mitoxondriyalarning tuzilishi (Palad,1953)
1– tashqi membrana, 2–ichki membrana, 3–matriks, 4–kristlar, 5–kristlarning ichki membranasi ATFsomalari.

Ularda aerob nafas olish, oksidlanishli fosforirlanish sistemasi mavjudligi sababli hujayradagi asosiy energetik jarayonlar va ATF sintezi shu organoidda boradi. O'simlik hujayrasi mitoxondriyalarining uzunligi 1–5 mkm, diametri 0,4–0,5 mkm bo'lib shakli dumaloq, gantelsimon ko'rinishdadir. Bitta hujayrada 50–2000 atrofida mitoxondriyalar bo'lishi mumkin. Bu hujayraning ontogenezda bajaradigan ishiga bog'liq. Mitoxondriyalar ham tashqi va ichki membrana bilan o'ralgandir. Ichki membrana kristlar deb ataluvchi har xil qatlamlarni hosil qiladi. Mitoxondriyaning ichki muhiti matriks deyiladi. Matriksda ribosomalar, RNK va halqa shaklida joylashgan mitoxondrial DNK bo'lganligi uchun mitoxondriyadagi oqsilning bir qismining sintezi uchun javob beradi. Ammo hamma o'simliklarda ham mitoxondriyaning tuzilishi, ko'rinishi bir xilda emas.

Mitoxondriyalarning o'z genetik sistemasi va replikasiyalanuvchi DNK molekulasi mavjudligi ularga mustaqil bo'linish xususiyatini beradi. O'simlik hujayrasida mitoxondriyalar har 5–10 kunda yangilanib turadi. Ammo mitoxondriyalarning tashqi membranasi ichkisiga

nisbatan tez yangilanadi. Mitoxondriyalarning ichki membranasida ATF sintezi bilan boradigan elektronlar va protonlar tashiluvini amalga oshiruvchi ATF sintetaza va elektron tashuvchi zanjir komponentlari joylashgandir. Shuningdek, matriksda ikki- va uchkarbon kislotalar oksidlanishni, lipidlar, aminokislotalar va boshqa organik moddalar sintezi sistemalarining fermentlari joylashgandir.

Shuni aytib o'tish kerakki, o'simlik mitoxondriyalari membranalarida ionlar va moddalarning tashiluvi o'ziga xos tarzda kechadi. Buni biz quyidagi I.7-rasmda keltirilgan ma`lumotlardan ham ko'rishimiz mumkin.



I.7-rasm. O'simliklar mitoxondriyalari membrana tashiluvi tizimi (Douse 1985).

Lizosomalar–membranalar bilan chegaralangan organoidlardir. Ular endoplazmatik to'r yoki Golji apparatidan hosil bo'ladi. Ichki qismi enximma bilan to'lgan bo'lib, ularda asosan gidrolitik fermentlar joylashadi. Ular asosan nordon fermentlar bo'lib, ribonukleaza, dezoksiribonukleaza, katepsin va boshqalar kiradi. Ushbu fermentlar hujayradagi moddalarni suv yordamida parchalashi tufayli ularga lizosomalar nomi berilgan. Lizosomalar barcha tirik hujayralarga xos organoidlardir.

Ayrim hollarda ikkilamchi lizosomalar ham farqlanadi. Ammo ularning vazifalari deyarli o'xshashdir.

Peroksisoma va glioksisomalar. O'simlik hujayralarida dumaloq shakldagi, diametri 0,2–1,5 mkm bo'lgan va elementar membrana bilan o'ralgan granulyar matriksli organoidlar uchraydi. Ular mikrotellar deb ham ataladi. Mikrotellarning soni hujayradagi mitoxondriyalar miqdoriga yaqin bo'ladi. Har xil fiziologik funksiyalarni bajaruvchi ikki tipdagi mikrotellar mavjud.

Peroksisomalar. Keyingi yillarda ochilgan organoidlardan biri bo'lib, birinchi bor 1968-yilda Tolbert tomonidan aniqlangan. Ular mayda membrana bilan o'ralgan pufakchalardir. Peroksisomalar barglarda ko'p bo'lib, xloroplastlar bilan uzviy bog'liqdir. Ularda fotosintez jarayonida xloroplastlarda sintezlanuvchi glikolat kislotasi oksidlanadi va glitsin aminokislotasiga aylanadi. Bu esa mitoxondriyalarda serin aminokislotasiga aylanadi. Yuksak o'simliklar barglari peroksisomalarida yorug'likda nafas olish fermentlari hamda katalaza, glikolatoksidazalar ham uchraydi.

Glioksisomalar. Glioksisomalar urug'larning unish davrida ko'plab hosil bo'lib, ularda yog'lar to'planadi. Glioksisomalar tarkibida yog'larni parchalab qandlarga aylantiruvshi fermentlar ham bor.

Peroksisomalar va glioksisomalar fermentlarining faoliyati tufayli hosil bo'lgan H_2O_2 ularda mavjud bo'lgan katalaza fermentining faoliyati tufayli parchalanib zararsiz holga o'tkaziladi.

Sferosomalar. Ularni avval mikrosomalar deyilgan. Dumaloq, yorug'likni sindirish qobiliyatiga ega. Ular endoplazmatik to'rdan hosil bo'ladi va o'ziga lipidlarni ko'p to'playdi, ko'pincha ularni lipidli tomchilar ham deb ataladi. Ularda fermentlardan lipaza, esteraza, proteaza, RNK aza, DNK azalar uchraydi. Bu organoidda ko'proq yog'larni sintezlanishi va to'planishi kuzatiladi

Mikronaychalar. Sitoplazmaning tashqi qatlamida naychasimon organoid uchraydi. Uzunligi 20–30 nm, qalinligi 5–14 nm.

Mikronaychalar bir-biriga parallel joylashgan bo'lib, hujayra o'qiga nisbatan esa perpendikulardir. Ular globulyar oqsil, tubulinning α va-β monomerlaridan tashkil topgan, membranasi yo'q. Mikronaycha tubulinning 13 dona subbirligidan tashkil topgan. Sitoplazmaning mikronaycha subbirliklari bir-biridan ajralib va yig'ilib turishi mumkin. Ularning yig'ilishi uchun muhit pH ko'rsatkichi nordon bo'lib, GTF, ATF va Mg^{2+} bo'lishi zarur. Ammo past harorat va Ca^{2+} ionlari miqdorining ortishi mikronaychalar subbirliklarini tarqalishiga olib keladi. Mikronaychalar yordamida sitoplazmaning harakati sodir bo'ladi.

O'simlik hujayrasining sitoplazmasida aktindan tashkil topgan filament tuzilmalar ham mavjuddir. Aktin qisqaruvchi oqsil bo'lib, aminokislotalar tarkibi va molekular massasi bo'yicha muskul oqsillariga yaqindir. U monomer-globular oqsil G-aktin holida yoki qo'shaloq polimer zanjir fibrillyar oqsil F-aktin holatida bo'lishi mumkin. Aktin mikrofilamentlari mikronaychalar va plazmalemma bilan o'zaro ta'sirda bo'lishi mumkin.

Mikronaychalar sitoplazmaning eruvchan qismidagi metabolik jarayonlarning faol ishtirokchisi bo'lib, sitoplazma harakatlantiruvchi kuchining asosini tashkil qiladi.

Plastidalar. Ular dumaloq yoki oval shaklida bo'lib, ikki qavatli membrana bilan o'ralgan bo'lib rangsiz (proplastidlar, leykoplastlar, etioplastlar) yoki rangli (xloroplastlar, xromoplastlar) organoiddir. Yuksak o'simlik barg hujayrasida 20–50 dona plastida bo'ladi. Meristema to'qimalari hujayralarida ko'proq uchraydi.

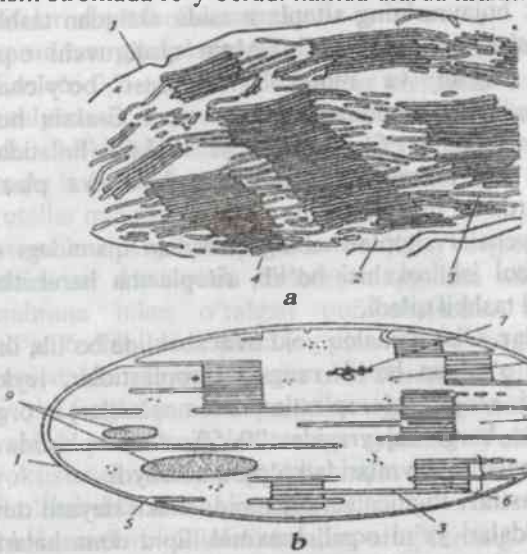
Leykoplastlar. Pigmentsiz organoid, shakli deyarli dumaloq va unda zaxira moddalari ya'ni oqsil, kraxmal, lipid donachalari bo'ladi. Agarda leykoplastlar kraxmal tutsa-*amiloplastlar*, yog'larni tutsa-*elayoplastlar*, oqsillarni tutsa-*proteinoplastlar* deyiladi. Leykoplastlar ko'pchilik hosil qiluvchi to'qimalar tarkibida, yer ostki organlari (ildizpoyalar) va urug'da ko'p uchraydi. Ular qo'sh membranalardir. Yorug'lik ta'sirida ulardan xloroplastlar hosil bo'lishi mumkin.

Etioplastlar o'simliklarni qorong'ulikda o'stirganda shakllanadi. Yorug'lik ta'sirida esa xloroplastlarga aylanadi.

Xloroplastlar. Ularning rangi yashil, uzunligi 5–10 mkm, diametri 2–3 mkm atrofida bo'lib bargning bitta hujayrasida 15-20 dona yoki undan ko'proq miqdorda bo'lishi mumkin. Ularning tarkibida xlorofill va karotinoid pigmentlari bo'lib fotosintezda faol ishtirok etadi. Boshqa plastidalar kabi xloroplastlar ham tashqi va ichki membranalar

bilan o'ralgandir. Xloroplastning ichki gomogen muhiti *stroma* deyiladi. Xloroplastning ichki membranasi *tilakoidlarni* hosil qiladi. Agarda tilakoidlar bir necha qavat bo'lib joylashsa, gran *tilakoidlari* deyiladi. Granlarni bir-biri bilan tutashtiruvchi tilakoidlar *stromalar tilakoidlari* deyiladi (I.8-rasm).

Tilakoidlar membranasida yashil (xlorofill), sariq va qizil (karotinoidlar) pigmentlar va boshqa yorug'lik energiyasini yutilishini va foydalanilishini ta'minlovchi komponentlar (redoks zanjirli H+-nasoslari) joylashgandir. Uglevodlarning biokimyoviy sintezi va o'zlashtirilishi stromada ro'y beradi hamda ularda kraxmal yig'iladi.



I.8-rasm. Xloroplastning tuzulishi (B.B.Kuznetsov, G.A.Dmitriyev, 2005) *a –rasm, b–tuzulish sxemasi. 1–tashqi membrana, 2–stroma, 3–tilakoid stromalari, 4–granlar, 5–ichki membrana, 6–tilakoid granlari, 7–DNK , 8–ribosoma, 9–kraxmal donachalari.*

Xromoplastlar–sariq, qizil va qo'ng'ir rangda bo'lib, o'simlikning turli xil organoidlarida, xususan, guli va mevalarida ko'p uchraydi. Masalan, pomidor va boshqa ko'pchilik mevalarning rangi xromoplastlar tarkibidagi karotinoidlarga bog'liq. Ularda karotin- $C_{40}H_{56}$, lyutein- $C_{40}H_{56}O_2$, violoksantin- $C_{40}H_{56}O_4$ pigmentlari bo'ladi. Ularni shakli xilma-xildir (dumaloq, uchburchak, ignasimon va h.k.).

Xromoplastlar tufayli gullarning turli xil rangi hasharotlarni jalb qilishda va chetdan changlanishda katta ahamiyatga ega.

Hujayraning o'sishi davomida xloro- va xromoplastlar bo'linib ko'payadi. Ayrim hollarda bo'rtib ko'payishi ham mumkin. Ularning bo'linishi har 6–20 soatda ro'y berishi mumkin va ushbu jarayon nurlarning tarkibiga ham bog'liq. Masalan, qizil nurlar (660 nm), bo'linishni kuchaytirsa, uzun qizil nurlar (730 nm) va past harorat ushbu jarayonni sekinlashtirish va to'xtatishi mumkin.

Vakuolalar. O'simlik hujayrasi uchun eng xarakterli bo'lgan organoiddir. O'simlik hujayrasida suv ko'p miqdorda bo'lgani uchun vakuola sistemasi yaxshi rivojlangan. Yosh hujayralarni endoplazmatik to'rida ko'p mayda pufakchalar bo'lib, ular o'zaro qo'shilib kattalashadi va endoplazmatik to'rdan ajrab chiqadi va yagona yirik vakuolaga aylanadi. Vakuolaning membranasini *tonoplast* deyiladi, ichidagi suyuqlik hujayra shirasidan iborat. Vakuola shirasining tarkibi murakkab bo'lib, o'z ichiga organik moddalar, mineral tuzlarni oladi hamda 96–98% suv tutadi.

Vakuolada moddalar almashinuvida ikkilamchi foydalanilishi mumkin bo'lgan aminokislotalar, uglevodlar, oqsillar va organik kislotalardan tashqari, fenollar, alkaloidlar, taninlar, antotsianlar kabi sitoplazmada moddalar almashinuvi natijasida hosil bo'lgan moddalar ham bor bo'lib, unda organik kislotalar, oqsillar, aminokislotalar, uglevodlar, glikozid va alkaloidlar, tuzlar, oshlovchi moddalar, pigmentlar bo'ladi. Vakuolalar shirasi ko'pincha nordon reaksiyaga ega.

Vakuolalarning muhit pHi ko'pchilik hollarda pH 5–5,6 atrofida bo'ladi. Bu esa vakuolalarni ikkilamchi lizosomalar sifatida qarashga imkon beradi. Vakuolalarning shirasi yanada nordon bo'lishi mumkin. Masalan, ushbu ko'rsatkich limonda–2, begoniya o'simligida–1 bo'lishi mumkin. Ayrim poliz ekinlarida Masalan, bodring, qovun va boshqa birqancha o'simliklar vakuolalarining pH muhiti, kuchsiz ishqoriy holatga ham ega bo'lishi mumkin. Vakuolalar hujayraning osmotik xususiyatini belgilaydi, bu esa o'z navbatida hujayrani so'rish kuchi, turgor bosimi va suv rejimini belgilaydi. Ayrim chiqindi mahsulotlar, Masalan, alkaloid yoki polifenollar vakuolada to'planadi, zaxira holida uglevod va oqsillar ham to'planadi.

Moddalarning vakuolaga kirishi har xil yo'llar bilan boradi. Masalan, tonoplastdagi ATF ga bog'liq H^+-pompalarining faoliyati tufayli H^+ ionlari sitoplazmadan vakuolaga ko'chirilib turadi. Shuningdek, ushbu nasosning ishi tufayli vakuolaga organik kislotalar, qandlar,

aminokislotalar, anionlarning kirishi hamda K^+ ionlarining kirishi va chiqishi boshqarilib turadi. Ayrim hollarda vakuolada hujayra uchun zarur ammo sitoplazmaga tushsa hujayraga zaharli ta'sir ko'rsatuvchi moddalar ham yig'iladi. Masalan, ayrim o'simliklar hujayra vakuolalarida to'planuvchi afyun va kauchuk moddalari.

Protoplazma. U hujayra ichidagi sitoplazma va organoidlar bilan bir butunni tashkil qiladi va unda moddalar almashinuvining reaksiyalari sodir bo'ladi. Sitoplazma protoplazmaning asosiy qismini tashkil qiladi va u uch qavatdan iborat. 1. Plazmolemma, ya'ni tashqi membranasi. 2. Ichki qavat vakuola bilan chegaralab turadi va ichki membrana tonoplastni tashkil qiladi. 3. O'rta qavati, uni mezoplazma deyiladi. Barcha faol organoidlar ana shu mezoplazma qavatida joylashadi. Sitoplazma shilimshiq, tiniq, rangsiz yarim suyuq, kolloid moddadir. Solishtirma og'irligi–1,055 ga teng. U qovushqoqlik va elastiklik xususiyatiga ega.

Protoplazmaning kimyoviy tarkibi. Unda xilma-xil organik va anorganik birikmalar uchraydi. Masalan, karam bargi protoplazmasining kimyoviy tarkibida, oqsillar–60%, yog'lar–20%, uglevodlar–10% va mineral moddalar–6% atrofida bo'ladi. Tirik protoplazmada 80% gacha suv uchrasa, urug'lardagi suv miqdori 10% atrofida bo'ladi.

Protoplazmaning harakati. Sitoplazma yosh hujayralarda aylanma va oqimsimon harakatda bo'ladi. Undagi organoidlar ham birga qo'shilib passiv harakatlanadi. Plazmolemma va tonoplast tinch turadi. Protoplazmaning aylanma (rotatsion) harakati ham kuzatiladi. Bunda protoplazma hujayra po'stiga yaqin joylashadi. Protoplazmaning harakati bir tomonga qarab yo'nalgan bo'ladi. Buni suv o'ti elodeyada yaqqol kuzatish mumkin.

Oqimsimon (sirkulatsion) harakatda protoplazma ingichka oqimlar holida har tomonga yo'naladi. Ma'lum vaqtdan keyin oqim o'z yo'nalishini teskari tomonga o'zgartirishi mumkin. Bunday harakatlanishni oshqovoq poyasi tuklarida kuzatish mumkin.

Protoplazmaning harakati birlamchi va ikkilamchi bo'lishi mumkin. Birlamchi harakat normal sharoitdagi tabiiy harakat hisoblanadi. Ikkilamchi harakat deganda tinch turgan protoplazmaga tashqi omillarning ta'siri natijasida uning harakatining tezlashishi tushiniladi. Bunday harakatlar natijasida organoidlar o'zlarining funksiyalarini bajaradilar.

Protoplazmaning qovushqoqligi va elastikligi uning tuzilishidagi asosiy xususiyatlardan biridir.

Qovushqoqlik–hujayraning eng muhim xususiyati bo'lib, uning holligini ko'rsatadi. Qovushqoqlik deganda, eritmaning ushbu eritmadagi zarrachalarning o'zaro aralashishiga to'sqinlik qilish qobiliyatiga aytiladi. Qovushqoqlik sitoplazmani tuzilishini va kolloid zarrachalarning tortishuv kuchini belgilaydi. Qovushqoqlik darajasi o'simlik turiga, naviga qarab o'zgaradi. Ekologik omillar qovushqoqlikka bevosita ta'sir etadi. Masalan, qurg'oqchilikka chidamli o'simliklar qovushqoqligi, mezofitlarga nisbatan yuqori bo'lsa, suv o'tlari hujayralarida buning teskarisi, ya'ni past bo'ladi.

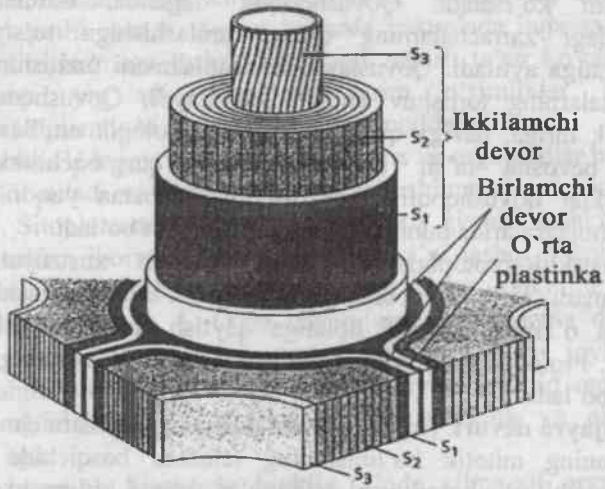
Elastiklik–protoplazmaning eng muhim xususiyatlaridan biri hisoblanadi. Tirik protoplazmaning mexanik ta'sir natijasida o'zgarishi, so'ngra o'zining avvalgi holatiga qaytish xususiyati elastiklik deb ataladi. Protoplazmaning ma'lum bir tuzilma tarkibi uning elastikligiga sabab bo'ladi.

Hujayra devori. Hujayra devori polisaxarid qatlamidan iborat bo'lib hujayraning mitotik bo'linishining telofaza bosqichida shakllanadi. Bo'linuvchi va cho'ziluvchi hujayralar devori birlamchi, shakllangan *birlamchi* hujayra devori ichida hosil bo'ladigan qatlam esa *ikkilamchi* hujayra devori deyiladi. Hujayra devori qobig'ida ionlar va ayrim hujayralar uchun kerakli moddalarni o'tkazuvchi maxsus teshikchalar-kanalchalar ham mavjud.

Hujayra devori tarkibiga tuzilma komponentlar (o'simliklarda-selluloza, zamburug'larda–xitin), devor matriksi komponentlari (gemiselluloza, pektin, oqsillar), inkrustasiya (qoplovchi) komponentlari (lignin, suberin) va hujayra yuzasida yig'iluvchi (kutin, mum) moddalar kiradi. Shuningdek, hujayra devorlari tarkibida selikatlar va kalsiy karbonat ham bo'lishi mumkin. Hujayra devorining asosiy inkrustatsiyalovchi moddasi bu *lignindir*. Hujayra devorining jadal ligninlanishi hujayraning o'sishi to'xtaganidan so'ng boshlanadi. Lignin n-kumar, kaneferil, sinap kabi xushbo'y benzol halqali spirtlarning polimeridir. Ligninning yig'ilishi va parchalanishi tuproqda gumus hosil bo'lishining asosini tashkil qiladi.

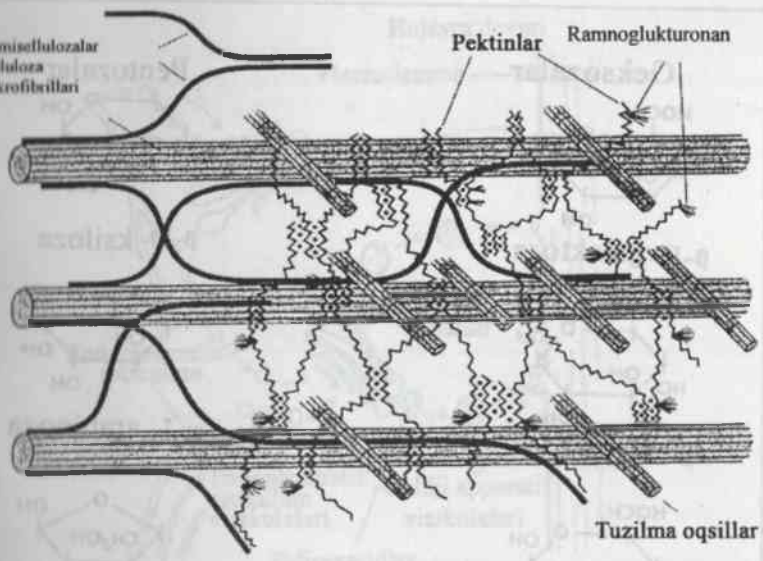
Traxeidlar va boshqa qalinlashgan ikkilamchi hujayra devoriga ega hujayra devorining tuzilishi I.9-rasmda keltirilgan.

Ko'pchilik hollarda hujayra devori tarkibida monosaxaridlardan geksozalar, pentozalar, uron kislotalari va dezoksisaxarlar uchraydi. Hujayra devorining uglevodli komponentlari bo'lgan *selluloza*–ß-D-glukozaning polimeridan iborat bo'lsa, *gemiselluloza*–geksoza va pentozaning, *pektin moddalari* esa uronat kislotasi hosilalaridan iboratdir.



I.9-rasm. Traxeidlar va boshqa qalinlashgan ikkilamchi hujayra devoriga ega hujayra devorining tuzilishi (Fahn, 1990). *S_1,S_2,S_3– + dan birlamchi hujayra devori ichida shakllankkilamchi hujayra devorining uchta qavati.*

Selluloza va pektin moddalari suvni adsorbsiya qilishi tufayli hujayra devorining suvliligini ta'minlaydi. Pektin moddalari tarkibida juda ko'p karboksil guruhlari bo'lganligi sababli ikki valentli metal ionlarini bog'lash xususiyatiga ega. Ushbu ionlar o'z navbatida boshqa kationlarga (H^+, K^+ va boshq.) almashinish xususiyatiga egadirlar. Bu hol hujayra devorining kation almashuvchanlik xususiyatini ta'minlaydi. Uglevodlardan tashqari hujayra devori tarkibiga *ekstensin* deb ataluvchi tuzilma oqsili ham kiradi. Bu glikoprotein tarkibidagi barcha oqsillarning 20% va undan ko'prog'i L–oksiprolindan iborat. Shu xususiyati bilan o'simlik hujayra devorining oqsili hayvonlar hujayra oralig'i oqsili kollagenga o'xshashdir. Ko'pchilik o'simlik hujayralari asosiy tuzilma elementlarini quyidagi shaklda keltirish mumkin (I.10-rasm).



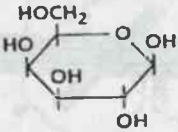
I.10-rasm. O'simlik hujayra devorining asosiy tuzilma elementlari. (Brett, Waldron, 1996).

O'simlik hujayra devorlarining shakllanishida bir qancha birikmalar qatnashadi. Ammo ular tarkibida ayrim birikmalar alohida o'rin tutadi. Biz ulardan geksozalar, pentozalar, uron kislotalari va dezoksisaxarlarni misol qilib ko'rsatishimiz mumkin.

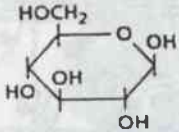
Hujayra devorining asosiy inkrustatsiyalovshi moddasi bu *lignindir*. Hujayra devorining jadal ligninlanishi hujayraning o'sishi to'xtaganidan so'ng boshlanadi. Lignin n-kumar, kaneferil, sinap kabi xushbo'y benzol halqali spirtlarning polimeridir. Ligninning yig'ilishi va parchalinishi tuproqda gumus hosil bo'lishining asosini tashkil qiladi.

O'simliklarda suv va harorat rejimining boshqarilishida hujayra devorlari *suberinga* to'yingan to'qimalar qatnashadi. Ushbu suberinga to'yingan hujayra devoridan suv va eritmalar qiyin o'tadi. Ildizning endoderma va periderma hujayralari bunga misol bo'la oladi. Polisaxaridlarning hujayra membranalarida tashiluvi har xil bo'ladi. Biz uni quyidagicha ko'rsatishimiz mumkin (I.11-rasm).

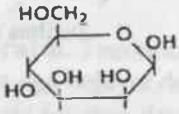
Geksozalar



β-D-galaktoza

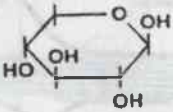


β-D-glyukoza

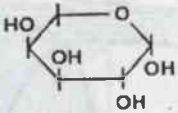


β-D-mannoza

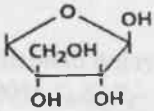
Pentozalar



β-D-ksiloza

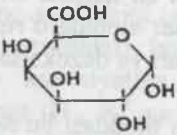


α-L-arabinoza

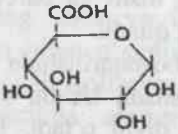


α-D-apioza

Uron kislotalari

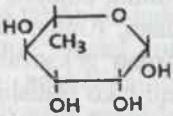


α-D-galakturon kislotasi

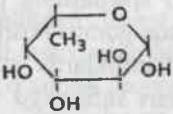


α-D-glyukuron kislotasi

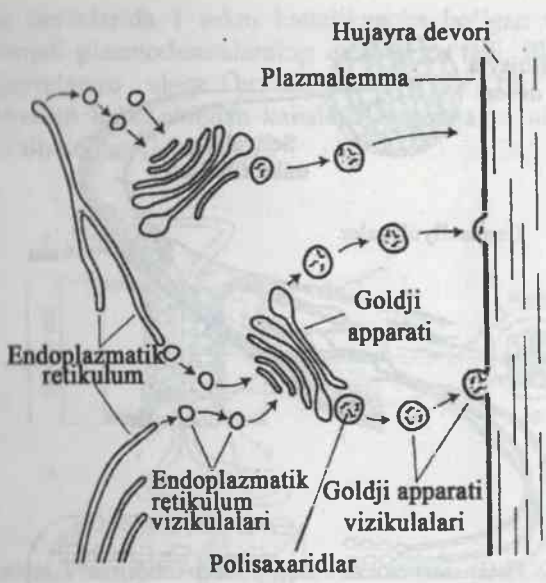
Dezoksisaxarlar



α-L-ramnoza



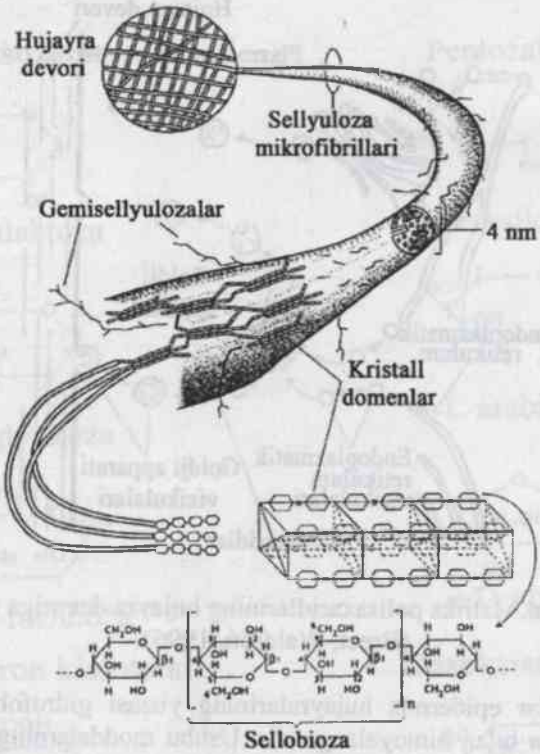
α-L-fukoza



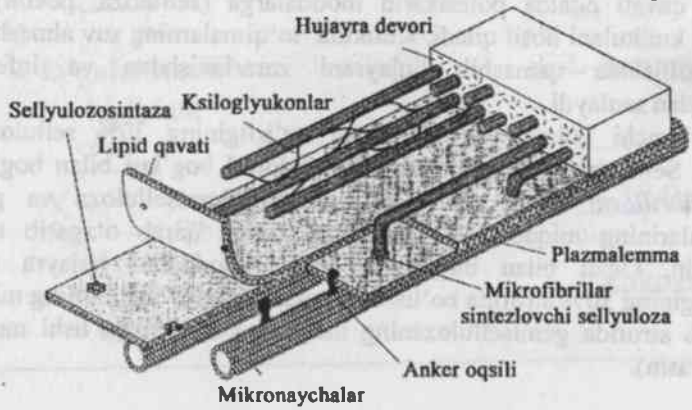
I.11-rasm. Matriks polisaxaridlarining hujayra devoriga tashiluvi (Breet, Waldron, 1996).

O'simliklar epidermis hujayralarining yuzasi gidrofob moddalar– *kutin* va *mum* bilan himoyalangandir. Ushbu moddalarning hosildorlari sitoplazmadan ajralib hujayra devori yuzasiga chiqib polimerlanadi. Kutin qavati odatda polisaxarid moddalarga (selluloza, pektin) boy bo'lib, kutikulani hosil qiladi. Kutikula to'qimalarning suv almashinuvi boshqarilishida qatnashib hujayrani zararlanishdan va infeksiya kirishidan saqlaydi.

Birlamchi hujayra devori quruq og'irligining 30% sellulozadan iborat. Selluloza molekulalari o'zaro vodorod bog'lari bilan bog'lanib *mikrofibrillarni* hosil qiladi (I.12-rasm). Gemiselluloza va pektin moddalarining miqdori to'qimalarning turiga qarab o'zgarib turishi mumkin. Oqsil bilan birgalikda pektin moddalari hujayra quruq og'irligining 30% atrofida bo'lishi mumkin. Ammo oqsillarning miqdori 5–10% atrofida gemisellulozaning miqdori esa 40% bo'lishi mumkin (I.13-rasm).

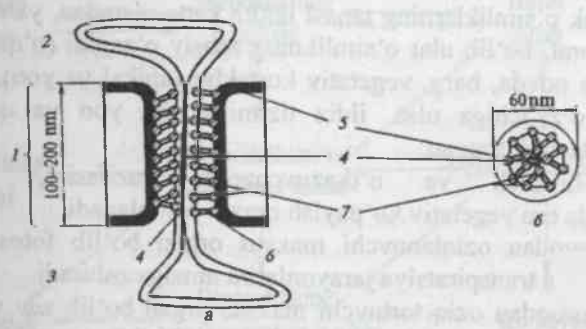


I.12-rasm. Selluloza mikrofibrillarining tuzilishi (Taiz, Zeiger, 1998).



I.13-rasm. Mikrofibril sellulozasining terminal komplekslardan shakllanish mexanizmi (Gunning, Steer, 1996.).

Hujayra devorlarida 1 mkm kattalikgacha bo'lgan teshikchalarga ega. Ular orqali plazmodesmalarning ipchalari o'tadi. Plazmodesmalar orqali hujayralararo aloqa bo'lib turadi. Har bir plazmodesma plazmalemmadan kelib chiqqan kanalchalarga ega va ular hujayradan hujayraga o'tib ketgan (I.14-rasm).



I.14-rasm. Plazmodesmaning tuzilish sxemasi (B.B.Kuznetsov, G.A.Dmitriyev, 2005): *a–uzunasiga kesimi, b–ko'ndalangiga kesimi. 1–hujayra devori, 2–birinchi hujayrani sitozoli, 3–yon hujayrani sitozoli, 4-desmotubulalar, 5–plazmalemmalar, 6–oqsil mikrofilamentlari, 7– oqsil glabulalari.*

Plazmodesmaning markaziy qismida dismotrubka bo'lib, unda prujina shaklidagi oqsil molekulalari mavjud. Dismotrubka qo'shni hujayralarning endoplazmatik to'ri membranalari bilan qo'shilgan. Dismotrubkaning atrofida sitoplazma qavati joylashgan bo'lib, u o'z navbatida qo'shni hujayra sitoplazmasi bilan bog'langan.

Binobarin, hujayralararo aloqa sitoplazma, plazmolemma, endoplazmatik to'r va hujayra devori orqali amalga oshadi. Organlar va to'qimalar hujayralari sitoplazmasining birlikdagi tizimi simplast deyiladi.

Shuni aytib o'tish lozimki hujayra devori protoplastning hosilasi bo'lgan holda bir qancha vazifalarni bajaradi, ya'ni hujayrani zararlanishdan va ortiqcha suv yo'qotishdan saqlaydi, turgor hisobiga hujayraning shaklini va o'lchamini belgilaydi, hujayralarda ionlar almashinuvida asosiy o'rinni (ionalmashlovchi sifatida) tutadi, bir hujayradan boshqa hujayraga moddalar o'tishiga (apoplast tashiluv)

xizmat qiladi. Shuningdek, hujayra devorlari hujayralarning o'sishi va differensirovkasida muhim o'rin tutadi.

I.2.YUKSAK O'SIMLIKLARNING ORGANLARI, TO'QIMALARI VA FUNKSIONAL TIZIMLARI

Yuksak o'simliklarning tanasi ikkita katta qismdan, ya'ni poya va ildizdan iborat, bo'lib ular o'simlikning asosiy o'zagini (o'qini) tashkil qiladi. Poya novda, barg, vegetativ kurtaklar (apikal va yon), gullar va mevalarni o'z ichiga olsa, ildiz tizimi-asosiy, yon va qo'shimcha ildizlardan tashkil topgan.

Poya–tayanch va o'tkazuvchanlik vazifasini, ko'pchilik o'simliklarda esa vegetativ ko'payish organi hisoblanadi.

Barg–havodan oziqlanuvchi maxsus organ bo'lib fotosintez, gaz almashinuvi va transpiratsiya jarayonlarini amalga oshiradi.

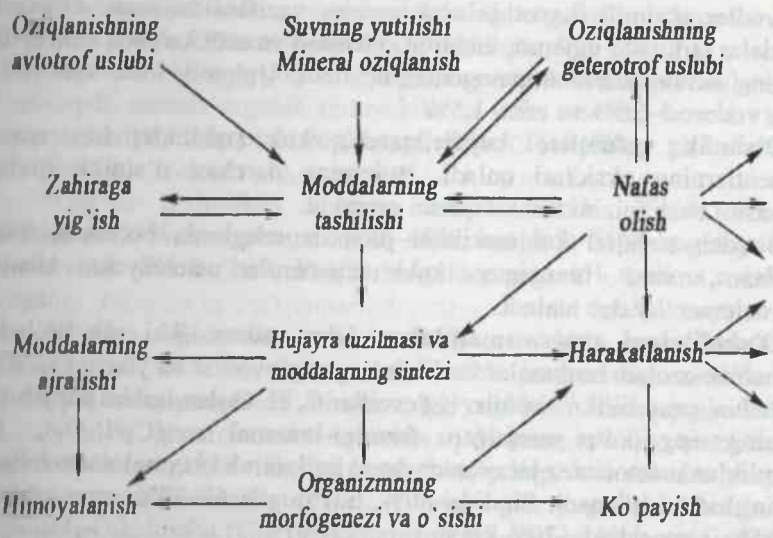
Ildiz–tuproqdan oziq tortuvchi maxsus organ bo'lib suv va mineral tuzlarni yutadi hamda o'simlikning tuproqga birikib mustahkam turishi uchun xizmat qiladi.

Vegetativ kurtaklar poyaning o'sishi va shoxlashi uchun xizmat qiladi. Generativ organlar esa o'simlikning jinsiy ko'payishi uchun xizmat qiladi.

Yuqorida ko'rsatib o'tilgan organlarning har biri bir nechta to'qimalardan, ya'ni ma'lum bir fiziologik vazifani bajaruvchi va morfologik tuzilishi jihatidan o'xshash hamda ushbu fiziologik funksiyani bajarilishini ta'minlovchi hujayralar guruhidan iboratdir. Masalan, qoplovchi to'qimalarga epidermis, rizoderma, periderma va boshqalar misol bo'lishi mumkin.

O'simliklarda butun organizm uchun xos bo'lgan funksional tizimlar ham mavjud. Ushbu funksional tizimlarning har biri maxsus hujayralar va bir nechta tip to'qimalardan tashkil topgan. Bular avtotrof tizim (barglar), tuproqdan oziqlanish (ildizlar), O'simlikning ichki organi sifatida qarash mumkin bo'lgan o'tkazuvchi tizim tomirlari, tayanch tizimi (mexanik va boshqa to'qimalar), harakatlantiruvchi tizim (cho'zilish zonasi va qaytar turgor-plazmoliz holati hujayralari).

O'simlik organizmining barcha xususiyatlari uning oziqlanishi bilan bog'liqdir. O'simliklarning hayvonlar singari oziq qidirishi shart emas. Chunki uning oziqlanishi uchun zarur CO_2 suv, mineral tuzlar va yorug'lik o'simlik organizmining asosiy funksiyalari va ular orasidagi o'zaro aloqani quyidagi sxema orqali ifodalash mumkin:



Sxemadan ko'rinib turibdiki, ushbu tashiluv hujayralari bir-biri bilan hujayra devorlari va plazmodesmalar bilan tutashgan bo'lib, o'simliklar moddalar almashinuvining markazida ularning tashiluvi turibdi va u o'simliklar tanasida uzluksiz bir necha bosqichlardan iboratdir. Ammo moddalarning uzoqqa tashiluvining asosiy yo'li bo'lib, ksilema va floema to'qimalaridan tashkil topgan o'tkazuvchi tizimlar hisoblanadi.

Binobarin, yuksak o'simliklar murakkab biologik tizim bo'lib, uning funksional faolligi 10–15 dona organning va 30–40 dona maxsus to'qimalarning hamda bir necha o'n guruh hujayralarning faoliyati tufayli ta'minlanadi. Yopiq urug'lilarda hujayralarning 80 donaga yaqin hujayra tiplari qatnashadi. Solishtirish uchun aytish mumkinki, sodda hayvonlarning eng birinchi vakillaridan bo'lgan gidraning tanasi ikkita to'qimadan, ya'ni ektoderma va endodermadan iborat bo'lib, ularning tarkibiga 10 dona atrofidagi har xil hujayralar kiradi. Chuvalchanglarda esa 10–12 dona atrofidagi maxsus to'qimalar farqlanadi.

1.3. O'SIMLIK HUJAYRASINING KIMYOVIY TARKIBI

O'simlik hujayrasi ham xuddi hayvon hujayrasi kabi organik va anorganik moddalardan iborat. Suv va boshqa anorganik moddalar hujayraning asosiy qismini tashkil qiladi. Organik moddalardan oqsillar,

uglevodlar o'simlik hayotida o'ta muhim vazifani bajaradi. Organik moddalar tarkibida uglerod, kislorod, vodorod va azot ko'proq uchraydi, shuning uchun ularni organogenlar deyiladi. Uglerod–45%, kislorod–42%, vodorod–6,5% va azot–1,5%.

O'simlik qoldiqlari kuydirilganda, kul tarkibida bir qator elementlarning oksidlari qoladi. Bularning barchasi o'simlik quruq massasini besh foizini tashkil qilishi mumkin.

Bundan tashqari kul tarkibida juda oz miqdorda bo'lsada, mis, molibden, rux, marganes kabi elementlar uchraydi. Ularni mikroelementlar deb ataladi.

O'simlikdagi zaxira moddalar. Ular asosan ikki xil bo'ladi. Birinchisi–azotsiz birikmalar bo'lib, ularga uglevodlar va yog'lar kiradi. Ikkinchisi oqsil birikmalaridir. Uglevodlar C, H, O dan tashkil topadi va ularning eng ko'p tarqalgan formasi-kraxmal – $(C_6H_{10}O_5)_n$. U o'simliklarda fotosintez jarayonida hosil bo'ladi va kraxmal donachalari ko'rinishida to'planadi. Sholida–80%, bug'doyda 60–70%, amarantda–60–65%, kartoshkada–20% kraxmal uchraydi.

Kraxmal suvda erimaydi, ammo kolloid eritma hosil qiladi. Kraxmalga yod bilan sifatli reaksiya qilinganida, uning ko'k rangga bo'yalishi kuzatiladi. Kraxmal hujayralardagi amilaza fermentlari ta'sirida dekstran va maltozagacha parchalanadi.

Polisaxaridlarga kraxmaldan tashqari selluloza ham kiradi. U o'simlik hujayra po'stining asosini tashkil qiladi. Bargning 15–25%, yog'ochning–50%, paxta tolasining–90% sellulozadan iborat. Selluloza suvda erimaydi.

Gemiselluloza ham hujayra po'stining asosiga kiradi, suvda erimaydi, ishqorlarda yaxshi eriydi. U o'simliklarning yog'ochlik qismida ko'p uchraydi.

Pektin moddasi ham polisaxaridlardir. Ular mevalarda, poyalarda uchraydi. Hujayralarni o'zaro biriktirishda ishtirok etadi.

Zaxira moddalarga **anulin** ham kiradi. U hujayra shirasida erigan holda uchraydi. Anulinning monomeri fruktoza hisoblanadi va anulaza fermenti ta'sirida hosil bo'ladi:

Anulin ko'pincha o'simliklarning ildiz va tuganaklarida uchraydi. Masalan, murakkabguldoshlar oilasiga mansub bo'lgan o'simliklardan topinamburning ildizmevasida ko'p uchraydi.

Saxaroza esa disaxaridlarga mansub bo'lib, qand lavlagi va shakarqamishda zaxira holda to'planadi.

Glukoza tabiatda monosaxaridlarning eng ko'p uchrovchi vakili bo'lib, uzumda 18% qand holida yig'ilishi mumkin.

Lipidlar. Ularga yog' va yog'simon moddalar kiradi. Ular suvda erimaydi, asosan organik erituvchilarda (efir, atseton, benzol va h.k.) yaxshi eriydi. Lipidlar yog'lar, mumlar, fosfatidlar, glukolipidlarga bo'linadi.

Yog'lar o'simlikda ko'proq zaharli modda sifatida uchraydi. Chigitda–23%, kungaboqarda–25–40%, kunjutda–55%, bug'doyda–2%, amarantda–7% bo'ladi. Yog'larning faqatgina 1% tuzilma xarakterga ega.

Yog'lar uglevodlar va oqsillarga nisbatan yuqori kaloriyali hisoblanadi. Shuning uchun nafas olish jarayonidagi oksidlanishda ko'proq energiya ajratadi. Masalan, 1 g yog'da 37,5 kJ energiya bo'ladi.

Yog'lar lipaza fermenti ta'sirida o'zlarining tarkibiy qismi bo'lgan glitserin va yog' kislotalariga parchalanadi. Yog' kislotalari to'yingan va to'yinmagan kislotadan iborat. To'yinmagan yog' kislotalariga oleat ($C_{18}H_{34}O_2$), linolat ($C_{18}H_{32}O_2$), linoleat ($C_{18}H_{30}O_2$) kirsa, to'yingan yog' kislotalariga palmitat ($C_{18}H_{24}O_2$) kiradi. O'simlik tarkibidagi yog'larning 98% uchglitseridlardan iborat. Bir va ikki glitseridlar juda kam uchraydi. Yog'larning qolgan 1–2% erkin yog' kislotalari, karotinoidlar va vitaminlardan iborat.

Mumlar. O'simliklarning bargi, mevasi va yosh novdalarida juda oz miqdorida bo'lib, neytral lipidlarga taalluqlidir. Mevalarni saqlash davomida buzilishini kamayishi aynan mumlarga bog'liq. Mumlar bir atomli spirtlar va yog' kislotalarining efiri bo'lib, rangi har xil hamda qattiq moddadir. Mumlar o'simliklarni suvsizlanishdan, namlanishdan va mikroblar ta'siridan himoya qiladi.

Fosfatidlar. Ular yog'simon moddalar bo'lib, oqsillar bilan birikib lipoproteinli membranalar hosil qiladi. Moyli o'simliklarda ko'p uchraydi. Masalan, shigitda–18% bo'lsa, bug'doyda–0,4% bo'ladi.

Glikolipidlar–murakkab modda bo'lib, lipidlarning uglevodlar bilan hosil qilgan birikmasidan iborat. Uglevodlar tarkibidan galaktoza uchraydi. Glikolipidlar barglarda ko'p bo'lib, zaxira moddasi holida ham to'planishi mumkin.

Oqsillar. Ular azot tutuvchi murakkab birikmalar bo'lib, zaxiraga aleyron ko'rinishida yig'iladi. Ma'lumki, aleyron donachalari bu qurib qolgan vakuolalardir, ular ko'pincha urug'larda uchraydi. Oqsillar proteolitik fermentlar ta'sirida parchalanib erkin aminokislotalarga parchalanadi. Oqsillar bug'doyda 13–15%, chigitda–35–40%,

amarantda–19–21% bo'lsa, asosan dukkakli o'simliklar donida ko'p miqdorda uchraydi.

Organik kislotalar. Ularga atsetat, olma, uzum, oksalat va limon kislotalarini misol qilish mumkin. Organik kislotalar o'simliklarda moddalar almashinuvida, xususan, nafas olishda muhim rol o'ynaydi. Ularning hujayra shirasida ko'proq to'planishi nordon ta'mni beradi.

Oshlovchi moddalar. Murakkab birikmalar bo'lib, asosan oqsillar bilan bog'langan bo'ladi. Oshlovchi moddalar fermentativ parchalanganda qand moddalari hosil bo'ladi. Oshlovchi moddalar asosan mikroblardan himoya vazifasini bajaradi. Shuningdek, nafas olish jarayonidagi oksidlanish reaksiyalarida ishtirok etadi.

Pigmentlar. Hujayra shirasida ko'pincha erigan holda bo'yovchi moddalar–pigmentlar uchraydi. Bulardan anchagina keng tarqalgani antosian hisoblanadi. Antosian kislotali muhitda qizil rangda bo'lsa, ishqoriy muhitda ko'k rangda bo'ladi. O'simliklarning gullash davrida gullarning o'z rangini o'zgartirishi antotsian moddasining miqdoriga bog'liq.

Alkaloidlar. Ular azot tutuvchi zaharli moddalarga kiradi. Alkaloidlarga moddalar almashinuvining mahsulotlari deb qaraladi. Bularga morfin, atropin, gossipol va boshqalar kiradi.

Fitonsidlar. O'simliklarda hosil bo'luvchi organik moddalar bo'lib bakteritsidlik xususiyatiga ega. Fitonsidlar–tabiiy antibiotiklardir. O'simliklarni mikroorganizmlardan, hasharotlardan, zamburug' va sodda hayvonlardan himoya qiladi. Kimyoviy tabiatiga ko'ra fitonsidlar efir moylari, organik kislotalar, aminokislota va alkaloidlar bo'lishi mumkin. Ular suyuq va gazsimon bo'ladi. Piyozdan allitsin antibiotigi ajratib olingan, suvda yomon eriydi. Fitonsidlar odam va hayvonlarda kasallik tarqatuvchi patogenlarga ham ta'sir etadi.

Fitoaleksinlar. Ular patogen makroorganizmlar ta'sirida hosil bo'luvchi, mikroblar faoliyatini to'xtatuvchi kichik molekulali moddalardir. Fitoaleksinlar kimyoviy jihatdan izoflavonoid, seskviterpenlar polipeptidlar hosilalari hisoblanadi. Shu vaqtgacha 20 ga yaqin fitoaleksinlar o'rganilgan.

Kristallar. O'simlik barglarida hosil bo'ladi, bularga kalsiy oksalat, kalsiy karbonat va boshqalar kiradi va ular vakuolalarda uchraydi. Asosiy vazifasi o'simliklardagi ortiqcha kalsiyni neytrallashdan iborat. Chunki ortiqcha kalsiy ionlari ta'sirida sitoplazma qovushqoqligi ortib zichlashadi va moddalar almashinuvi pasayadi.

NAZORAT SAVOLLARI

1.O'simlik hujayrasining tuzilishi?
2.Hujayra devorini tuzilishi, shakllanishi va ahamiyati?
3.Hujayra membranasini tuzilishi va vazifasi?
4.Yadroning tuzilishi va vazifasi?
5.Vakuolaning tuzilishi, tarkibi va roli?
6. Biologik membranalarni tuzilishi va vazifasi?
7.Endoplazmatik to'r tuzilishi va funksiyasi?
8.Xloroplastni tuzilishi va funksiyasi?
9.Mitoxondriyaning tuzilishi va tarkibi?
10.Sitoplazmaning tuzilishi, tarkibi, vazifasi?
11.Glioksisoma va peroksisoma tuzilishi, vazifasi?
12. Plazmodesmalar, tuzilishi va funksiyalari?
13.Mikrofilamentlar nima?
14.Mikronaychalarning tuzilishi va funksiyalari?
15.Lizosomalar va ulardagi fermentlar?

II.O'SIMLIKLARDA BOSHQARILUV VA INTEGRATSIYA TIZIMLARI

O'simlik organizmining murakkab tuzilishi ya'ni juda ko'p qismlarga differensiallashgan maxsus organoidlar, hujayralar, to'qimalar, takomillashgan boshqaruv tizimini talab qiladi. Boshqa organizmlar kabi o'simlik organizmining ham butunligi regulatsiya tizimi, boshqaruv va integratsiya bilan ifodalanadi. Odatda texnika sohasida regulatsiya tushunchasi ostida tizim ko'rsatkichlarini ma'lum bir darajada ushlab to'rish tushuniladi. Boshqaruv esa biron bir tizimning o'zgaruvchi tomoniga ta'sir etib uning boshqa bir holatga o'tkazilishi tushuniladi. Ammo «regulatsiya» so'zi kengroq ma'noda o'z ichiga boshqaruvni ham oladi.

Regulatsiya organizmning gomeostazini ta'minlaydi, ya'ni ichki muhit ko'rsatkichlarini saqlab qoladi hamda uning rivojlanishi (epigenezi) uchun sharoit yaratadi.

Evolutsiya davomida birinchi bor hujayra ichki muhiti regulatsiyasi tizimi paydo bo'lgan. Bunga regulatsiyaning fermentlar, genetik va membrana xillarini misol qilish mumkin. Ushbu regulatsiyaning barcha tiplari o'zaro bir-biri bilan yaqindan bog'liqdir. Masalan, membranalarning xossalari genlarning faolligiga bog'liq bo'lsa, genlarni o'zini differensial faolligi membranalar nazoratida bo'ladi. Ammo hujayra ichki muhitining regulatsiyasi asosida birlamchi va birdan-bir tamoyil, ya'ni retseptor-konformatsion tamoyil yotadi. Barcha hollarda ham oqsil molekulasi hoh u ferment, retseptor yoki boshqaruvchi oqsil bo'lmasin u o'ziga xos omilni «taniydi» va u bilan o'zaro ta'sir etib o'z konformatsiyasini o'zgartiradi.

Ko'p hujayrali organizmlarning hosil bo'lishi bilan regulatsiyaning hujayralararo tizimlari rivojlanib takomillashib borgan. Ular hech bo'lmaganda trofik, gormonal va elektrofiziologik tizimlarni o'z ichiga oladi. Bunga biz o'simliklarning u yoki bu qismining *izolirlangan* holatda o'stirish davomida ishonch hosil qilishimiz mumkin. Chunki barcha hollarda ham izolirlangan (o'simlik tanasidan ajratib olingan) qismlarni yashab qolishi uchun inkubatsion muhitga trofik omillar va gormonlarni muqobil darajada, ya'ni butun o'simlikdan keladigan miqdorda qo'shish lozim.

II.1. FERMENTLAR FAOLLIGINING REGULATSIYASI

Fermentlar faolligining *izosterik* regulatsiyasi ularning katalitik markazlari miqyosida bo'ladi. Fermentlar katalitik markazlarining reaksion faollik darajasi avvalo substratning (ferment ta'sirida parchalanuvchi–gidrolizlanuvchi modda) miqdoriga bog'liq (massaning ta'siri qonuni). Shuningdek, fermentlar ishining jadalligi kofermentlarning mavjudligiga (ikki komponentli fermentlar uchun), kofaktorlarga (faollashtiruvchi maxsus kationlar) va fermentlar katalitik markazlari darajasida faoliyat ko'rsatuvchi ingibitorlar (fermentativ jarayonni to'xtatuvchi) yoki aktivatorlarning (fermentativ jarayonni faollashtiruvchi) mavjudligiga bog'liq. U yoki bu fermentning faolligi umumiy substrat va kofermentlar uchun raqobatga ham bog'liq bo'lib, turli xil metabolik sikllarning o'zaro munosabatini belgilaydi.

Ayrim fermentlarda katalitik (izosterik) markazlardan tashqari *allosterik*, ya'ni ferment molekulasining boshqa qismida joylashgan va allosterik samarali (regulator) moddalarni bog'lash uchun xizmat qiluvchi reseptor uchastkalar ham mavjud. Ferment faolligi samaradorlari bo'lib, ayrim metabolitlar, gormonlar yoki substrat molekulasi xizmat qilishi mumkin. Ferment molekulasi allosterik markaziga ijobiy yoki salbiy samaradorning birikishi natijasida ferment tuzilishining (konformasiyasining) butunlay o'zgarib ketishiga olib keladi. Bu esa o'z navbatida katalitik markazning funksional faolligini faollanishiga yoki to'xtashiga olib kelishi mumkin.

Fermentlar faolligini oshirishning eng yaxshi usullaridan biri ferment *latent* formasining (zimogenning) transformatsiyasi natijasida faol holga o'tishidir. Ushbu hol proteazalar ta'sirida ayrim kovalent bog'larning yemirilishi, disulfid guruhlarning qayta tiklanishi va ATF hisobiga proteinkinazalarning fosforirlanishi natijasida bo'lishi mumkin. Shuni ham aytib o'tish lozimki, ayrim hollarda kompartmentasiya natijasida potensial faol fermentlar ham o'z faolligini yuzaga chiqara olmasligi mumkin. Masalan, lizosomadagi fermentlar bunga misol bo'lishi mumkin. Lizosomadagi faol bo'lmagan (bog'langan) gidrolaza fermentlarning faol holatga o'tishuga (erkin holga o'tishi) muhit pH'ining nordon ko'rsatkichi, membrana lipidlarining erkin radikallar hosil qilishi va ayrim yog'larda eruvchi vitaminlar hamda steroidlar ta'sir ko'rsatishi mumkin. Fermentlarning inaktivatsiyasiga (faolsizlanishiga) ularning proteinkinaza ta'sirida parchalanishi yoki

ularning ayrim oqsil tabiatli maxsus ingibitorlar bilan bog'lanishi sababchi bo'ladi.

II.2. REGULATSIYANING GENETIK TIZIMI

Fermentlar faolligining genetik regulatsiyasi o'z ichiga replikatsiya, transkripsiya, prosessing va translatsiya tufayli boshqariluvini oladi. Regulatsiyaning molekular mexanizmlari yuqoridagiga o'xshash, ya'ni pH, ionlar, molekulalar modifikatsiyasi, oqsil-regulatorlar. Ammo regulator to'rlarining murakkabligi orta boradi.

Genlarning ahamiyati genetik informatsiyani saqlash va avloddan avlodga berishdir. Barcha informatsiya DNK molekulasiga triplet nukleotid kodi sifatida yozilgandir. Hujayralardagi informatsiya DNK matrisasida RNK molekulasining sintezlanishi *(transkripsiya)* va mRNK matrisasida rRNK hamda tRNK ishtirokida maxsus oqsillarning sintezlanishi (*translatsiya*) tufayli beriladi. Transkripsiya va translasiya jarayoni mobaynida yoki undan so'ng biopolimerlarning modifikatsiyalanishi ro'y (protsessing) beradi. Maxsus oqsil molekulalari o'zlarining «tuzilishiga» xos informatsiyaga asosan o'z-o'zini yig'ishi asosida maxsus komplekslarni hosil qiladi. Ushbu komplekslar har xil vazifalarni, Masalan, katalitik (fermentlar), harakatlanish (qisqaruvchi oqsillar), tashuvchilik (nasoslar va ko'chiruvchilar), retseptorlik (xemo-, foto- va mexanoretseptorlar), regulatorlik (oqsilli faollashtiruvshilar, repressorlar, ingibitorlar), himoya (laktinlar) va boshqa vazifalarni bajaradi.

Hujayralarda kerakli vaqtda xromosomalardan zarur informasiyaning olinishi tizimi regulatsiyasi murakkab jarayon bo'lib, hozircha u har taraflama to'liq aniqlanmagan.

Translasiya jarayonining mexanizmi transkripsiyaga nisbatan murakkabroqdir. Masalan, transkripsiya jarayoni o'nlarcha oqsil molekulalari sintezini ta'minlasa, polipeptid zanjirining sintezi uchun yuzlab maxsus oqsillar zarurdir. Faqatgina eukariotlar ribosomalarida ularning soni 70-100 dona atrofida.

II.3. MEMBRANALAR REGULATSIYASI TROFIK REGULATSIYA

Membranalar tufayli regulatsiya membrana tashuvchiligi jarayonidagi siljishlar, ya'ni membrana fermentlarining faolligi o'zgarishi natijasida regulator oqsillar va fermentlarning membranalardan ajralishi yoki bog'lanishi asosida yuzaga keladi. Oldingi 1-bo'limda keltirilgan membrananing funksiyalari, xususan, tashuvchilik, osmotik, energetik va boshq. bir vaqtning o'zida hujayra ichida moddalar almashinuvining har xil tomonlari mexanizmining regulatsiyasi hisoblanadi. Ushbu barcha mexanizmlarda asosiy o'rinni membrana tizimining xemo-, foto- va mexanoretseptorlari regulatsiyasi egallaydi. Chunki bu retseptorlar hujayraga tashqi va ichki muhitdagi sifat va miqdor o'zgarishlarini baholash hamda shular asosida membrana xossalarining o'zgarishiga yordam beradi.

Fermentlar faolligining kontaktli regulatsiyasi ER va GA to'rlarida tuzilayotgan va modifikatsiyalashayotgan oqsillar regulatsiyasiga tegishlidir. Yuqorida aytib o'tilganidek, fermentlarning membranaga bog'lanishi yoki ulardan ajralishi ham ular faolligining o'zgarishiga olib keladi.

Masofali membrana regulatsiyasi fermentlarning hujayra ichkarisidagi faolligini xususan, substrat va kofermentlarni etkazishda, reaksiyalar mahsulotlarini chiqarishda, kompartmentlarda ionlar va nordon-ishqoriy ko'rsatkichlarning so'rilichida, fermentlarning fosforirlanishi va boshqa jarayonlarni boshqarishga qaratilgandir. Shuningdek, Ca^{2+} ionlari regulator oqsil bo'lgan kalmodulin bilan birgalikda har xil oqsillarni fosforirlanishida qatnashadigan proteinkinaza fermentini faollashtiradi. Kalsiy ionlari sitoplazmaning harakatlanishi, mitoz, sekresiya va boshqa jarayonlarning regulatsiyasi uchun zarurdir.

Genlar faolligining membranali regulatsiyasi. Ushbu hol replikatsiya darajasida, transkripsiya, translasiya va prosessing jarayonlariga taalluqli bo'lib kontaktli va masofali regulatsiya asosida yuz beradi. Kontaktli membrana regulatsiyaga misol qilib yuzasida ribosomalar joylashgan donador endoplazmatik retikulumni ko'rsatish mumkin. Masofali membrana regulatsiyasiga misol qilib DNK, RNK va oqsillar hosiladorlarining tashiluvini, oqsil regulatorlarning ajralib chiqishini ko'rsatish mumkin.

Xromosomalar va ribosomalar apparatining membranali regulatsiyasiga ionlar nisbati ham katta ta'sir qiladi. Masalan, mRNK sintezida qatnashuvchi RNK-polimeraza 11 fermentining faolligi ion kuchining 0,4 mol/l bo'lgunicha ortib boradi va unga pH 7,5 hamda Mn^{2+} ionlari zarur bo'lsa, rRNK sintezida qatnashuvchi RNK-polimeraza 1 fermentining faolligi past ion kuchida, pH 8,5 va Mg^{2+} ionlari ishtirokida ro'y beradi.

Hozirgi vaqtda tashqi ta'sirga nisbatan hujayra ichki muhitida ionlar gomeostazining o'zgarishi mitoz va genlar faolligi differensiatsiyasi jarayonlariga birlamchi induktor turtki bo'lishi mumkin deb hisoblanadi. Xususan, pH muhitning nordon tomonga surilishi hujayralarning bo'linishini chaqiradi. Shuningdek, oqsillarning sintezlanishi ionlarning tarkibi va miqdoriga tubdan bog'liqdir. Masalan, ribosomalar va poliribosomalarning yig'ilishi uchun Mg^{2+} ionlari zarurdir. Translatsiyaning initsiatsiyasi uchun pH 7,4-7,6 va muhitdagi K^{+} (NH^{4+}) ionlarining miqdori 30-50 mmol/l atrofida bo'lishi lozim. Polipeptidning elongatsiyalanishi uchun pH 8,3-8,4 atrofida va K^{+} yoki NH^{4+} ionlarining konsentratsiyasi 150 mmol/l darajadan oshmasligi kerak.

Trofik regulatsiya. Hujayralar, to'qimalar va organlarning oziqa moddalari tufayli bog'liqligi ularning nisbatan oddiy o'zaro ta'siridir. O'simliklarning ildizlari va boshqa geterotrof organlar barglarda fotosintez jarayonida sintezlanadigan assimilatlarga muhtojdir. O'z navbatida o'simliklarning yer ustki qismlari ildizlar orqali suv va mineral tuzlarning so'rilishiga muhtojdir. Ildizlar barglardan keluvchi assimilatlarni o'z ehtiyoji uchun ishlatadi. Ammo transformasiyalangan organik moddalarning bir qismi ildizdan barglarga tomon harakatlanadi. Ajratib olingan ildizlar o'ta toza-steril muhitda mineral moddalardan tashqari nikotin kislotasiga va B_1 hamda B_2 vitaminlariga muhtojdir. Ushbu vitaminlar ildizlarga poyadan kelishi mumkin.

Oziq elementlar miqdoridagi o'zgarishlar o'simlik hujayralaridagi moddalar almashinuviga, fiziologik va morfologik jarayonlarga ta'sir qiladi.

O'simlik organizmiga u yoki bu mineral moddalar yetishmasa o'ziga xos o'zgarishlar yuzaga kela boshlaydi. Masalan, o'simlikka mineral moddalarning yetishmasligi organlar o'rtasida raqobatni yuzaga keltirib morfogenezda o'zgarishlar bo'lishiga olib keladi. Uzun kunli o'simliklarning gullashi uglevodlarning miqdori ortib azotli birikmalarning kamayishi natijasida tezlashadi. Qisqa kunli o'simliklarning

gullashida esa buning teskarisi, ya'ni uglevodlarning kamayishi, azotli birikmalar miqdorining ortishi bilan boradi.

O'simliklarning trofik regulatsiyasi sifatga nisbatan ko'proq miqdoriy xarakterga ega. O'simliklarga oziq yetishmaganda ularning rivojlanishi ichki qonuniyatlarga asosan boradi va ularda organlar kichraygan holda shakllanadi hamda barglar, mevalar va urug'larning soni kamayadi. Ammo shuni aytib o'tish lozimki, o'simlikda kam meva shakllansa ham ularning o'lchamlari muqobil sharoitda o'sgan mevalardan qolishmaydi.

Binobarin, o'simliklar olamida trofik regulatsiyadan tashqari o'simliklar organlarining o'zaro aloqasini amalga oshirib turuvchi, yanada takomillashgan regulatsiya tizimi ham mavjuddir

II.4. REGULATSIYANING GORMONAL TIZIMI

O'simliklarning o'sishi va rivojlanishining bosh omili bu gormonlardir. Fitogormonlar–bu nisbatan kichik molekulyar massali organik moddalar bo'lib yuqori fiziologik faollikka ega. Ularning to'qimalardagi miqdori juda ham kam ya'ni 1g suvli og'irlikka nisbatan pikogramm va nonogramm massalarda bo'ladi. Fitogormonlar to'qimalar va organlarda sintezlanadi va juda kichik konsentratsiyalarda (10^{-13} – 10^{-5} mol/l) ta'sir qiladi. Ba'zi bir hollarda bir hujayraning o'zida sintezlanib faoliyati ham shu hujayraning o'zida bo'ladi.

Fitogormonlarning boshqa fiziologik faol moddalar Masalan, vitaminlar va mikroelementlardan farq qiluvchi tomoni shundaki, ular o'zlarida butun bir fiziologik va morfogenetik programmani tutadi. Masalan, ildizning shakllanishi, mevalarning pishib yetilishi va boshqa fiziologik jarayonlar bunga misol bo'ladi. Hozirgi kunda ma'lum bo'lgan fitogormonlar, aminokislotalarning hosilalaridir.

Hozirgi kunda ma'lum bo'lgan fitogormonlar, aminokislotalarning hosilalaridir.

Masalan, indolil-3-sirka va fenil sirka kislotalari, nukleotidlar hosilalari (sitokinin), poliizopren hosilalari (gibberellinlar, ABK), to'yinmagan uglevodorodlar hosilalari (etilen). Har bir fitogormon, o'z ichiga fermentlarni, kofaktorlar va ularning sintezi ingibitorlarini, bog'lovchi fermentlarni va boshqalarni oluvchi sistemaning asosini tashkil qiladi. O'z navbatida gormonlar sistemasi bir butun tizimni tashkil qiladi.

Fiziologik ta'siri jihatidan har bir gormon polivalentlidir, ya'ni ularning har biri oqsillar va nuklein kislotalar sinteziga, fermentlarning faolligiga, nafas olish jadalligiga, o'sishga va boshqalarga ta'sir qiladi. Fitogormonlarning u yoki bu jarayonga ta'siri ularning bir-biriga nisbatiga bog'liq. Masalan, auksin miqdorining sitokinin miqdoriga nisbatan ko'p bo'lishi ildiz hosil bo'lishi programmasini yuzaga chiqarsa, sitokininning ko'payishi poya hosil bo'lishi programmasini yuzaga chiqaradi. Fitogormonlarning o'zaro munosabatini biz quyidagi rasmda ko'rishimiz mumkin (II.1-rasm).

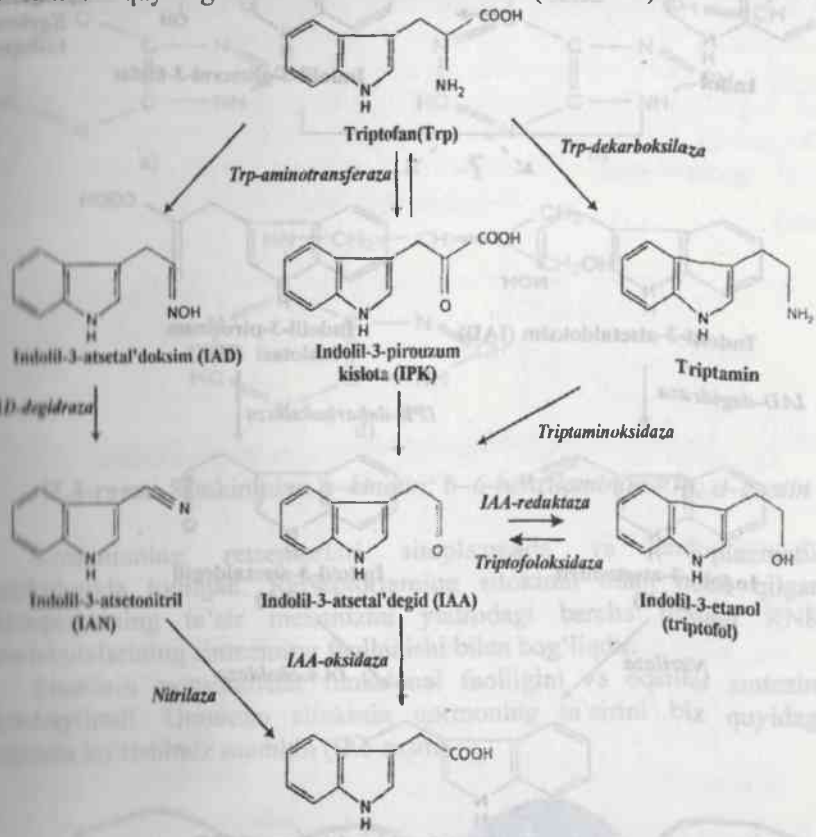
II.1-rasm. Fitogormonlar metabolik ta'sirining sxemasi.

Auksinlar: O'simliklardagi asosiy auksin bu indolil-3-sirka kislotasidir (ISK). ISK-triptofan va indol qoldig'idan tashkil topgan bo'lib, asosan, barg primordiylarida sintezlanadi. Uning aminokislotalar (asparagin kislotasi), uglevodlar (glukoza) yoki oqsillar bilan bog'langan formalari zaxira hisoblanadi, ya'ni gormonlarning ortiqcha faolligini to'xtatib to'radi. Indolil-3-sirka kislotasining parchalanishi o'zida peroksidaza fermentini tutgan ISK-oksidazalar tomonidan bo'ladi.

Auksin hujayralarning bo'linishiga, cho'zilish tufayli o'sishiga, o'tkazuvchi to'rlar to'qimalarining differensirovkasiga, ildizning hosil bo'lishiga, apikal dominantlik, o'simlikning o'sish harakatlari reaksiyasiga ta'sir qiladi.

ISK-gormonining hujayraga ta'siri uning sitoplazmasi, plazmolemmasi va endoplazmatik retikulumdagi oqsil retseptorlariga bog'liqdir. Masalan, auksinning plazmalemmadagi retseptorlar bilan bog'lanishi membrana H+-ATFazasining va ionlar tashiluvining (H^+, Ca^{2+}, K^+) faollanishiga olib keladi.

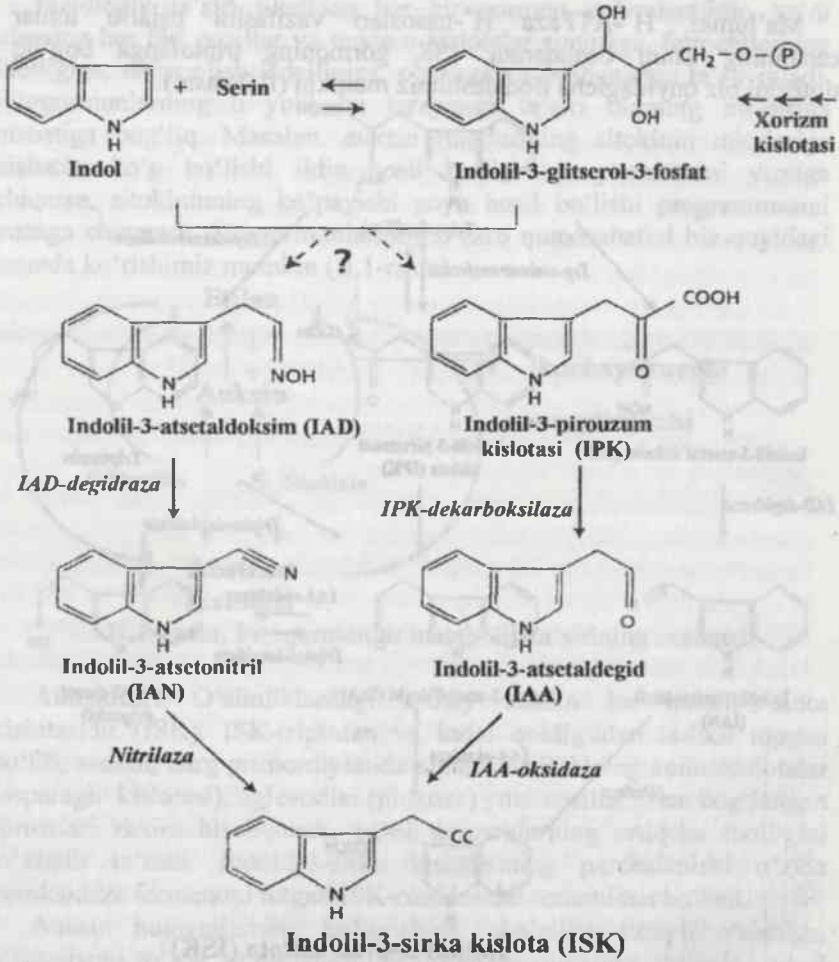
Ma'lumki, H^+-ATFaza H^+-nasoslari vazifasini bajarib ionlar kanalining ishini boshqaradi. ISK gormoning triptofanga bog'liq sintezini biz quyidagicha ifodalashimiz mumkin (II.2-rasm).



II.2-rasm. Triptofanga bog'liq ISK biosintezi (Bartel, 1997)

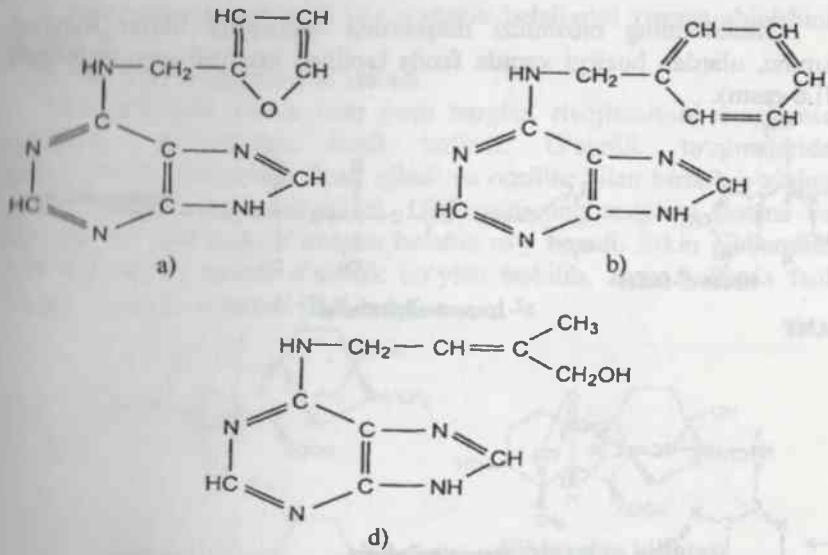
Auksinning endoplazmatik retikulumdagi retseptor bilan bog'lanishi oqsillar sintezini kuchaytiradi. Shuningdek, uning sitoplazmatik retseptor bilan kompleksi yadro genlarining differentsial faollanishiga olib keladi.

Shuni aytib o'tish zarurki, ISK gormonining triptofanga bog'liq bo'lmagan biosintezi yo'llari ham mavjud (II.3-rasm).



II.3-rasm. Triptofanga bog'liq bo'lmagan ISK biosintezi (Bartel, 1997).

Sitokininlar. O'simliklardagi asosiy sitokinin bu zeatindir. Ayrim o'simliklarda zeatindan tashqari sitokinin faolligiga ega bo'lgan izopentiniladenin va difenilmochevina uchraydi. Zeatin adenozin-5-monofosfat va izopentinilpirofosfatdan sintez bo'ladi (II.4-rasm).



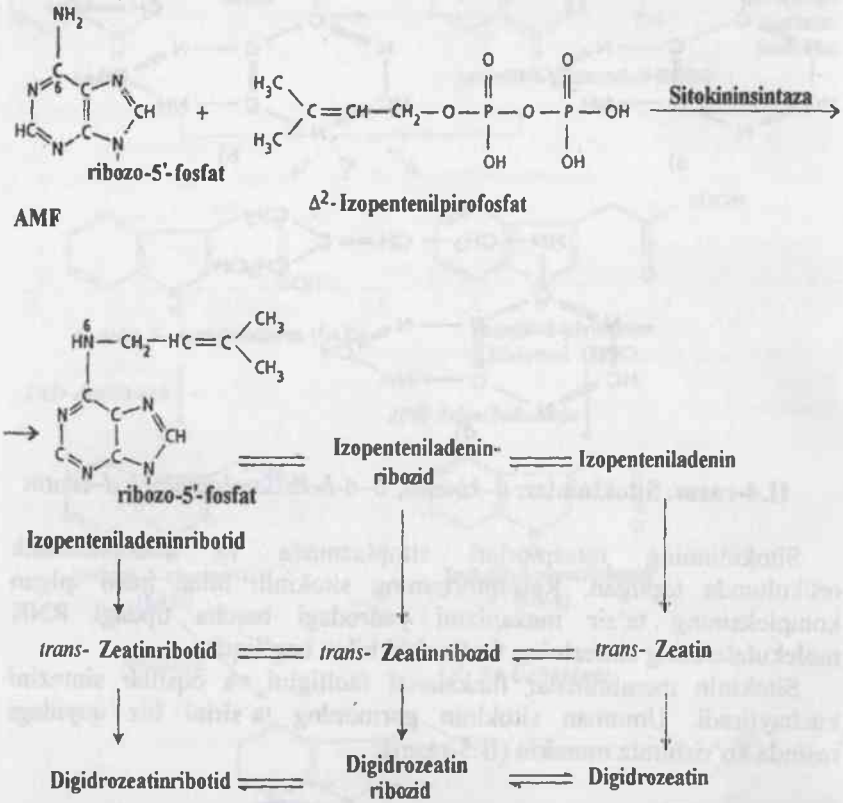
II.4-rasm. Sitokininlar: *a–kinetin; b–6-benzilaminopurin; d–zeatin*

Sitokininning retseptorlari sitoplazmada va endoplazmatik retikulumda topilgan. Retseptorlarning sitokinin bilan hosil qilgan kompleksining ta'sir mexanizmi yadrodagi barcha tipdagi RNK molekulalarining sintezining faollanishi bilan bog'liqdir.

Sitokinin membranalar funksional faolligini va oqsillar sintezini kuchaytiradi. Umuman sitokinin gormoning ta`sirini biz quyidagi rasmda ko'rishimiz mumkin (II.5-rasm).

II.5-rasm. O'simlik barglarida ^{14}S-glitsin harakatlanishiga kinetinning ta'siri (Mothes, 1963).

Sitokininning biosintezi masalasida anchagina fikrlar mavjud. Ammo, ulardan hozirgi vaqtda fanda tanilgan sxemasi quyidagichadir (II.6-rasm).



II.6-rasm. Sitokininlar biosintezining sxemasi (Gan, Amasino, 1996).

Zeatinning asosiy sintez bo'lish joyi ildiz uchlari va rivojlanayotgan urug'dir. Uning vazifalari quyidagilardan iborat deb hisoblanadi:

– auksin bilan birgalikda hujayralarning bo'linishini kuchaytiradi;

– poya hosil bo'lishi genetik programmasini ishga tushishini tezlashtiradi;

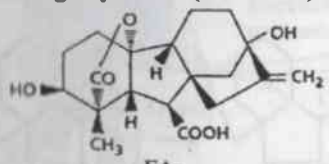
– yon kurtaklarning o'sishiga olib keladi;

– barg hujayralarining cho'zilishini faollashtirib uning trofikasini ushlab turadi;

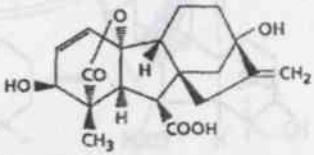
– ikki uyli o'simliklarda ona o'simlik belgilarini yuzaga chiqishini to'xtatadi;

– barglarning qarishini to'xtatadi.

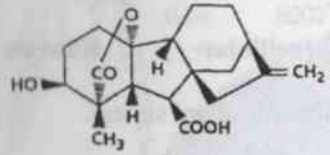
Gibberellinlar (GA). Ular yosh barglar, rivojlanuvshi urug'larda mevalonat kislotasidan hosil bo'ladi. O'simlik to'qimalarida gibberellinlar glukozidlar hosil qiladi va oqsillar bilan birikib o'zining zaxira birikmalarini hosil qiladi. Gibberellinning tashiluvi floema va ksilema bo'ylab faol bo'lmagan holatda ro'y beradi. Erkin gibberellin faol bo'lmaydi, ammo o'simlik bo'ylab tashilib, zarur hollarda faol fitogormonlarga aylanadi (II.7-rasm).



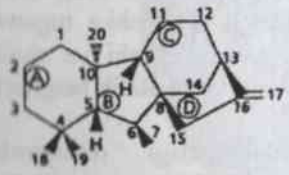
$ГA_1$



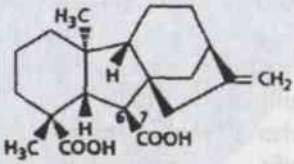
Gibberellin kislotasi
($ГA_3$)



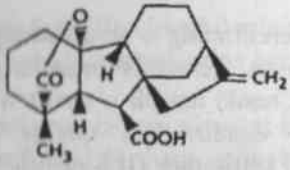
$ГA_4$



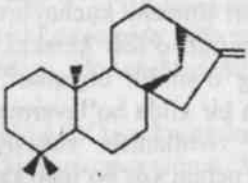
Ent-gibberellin



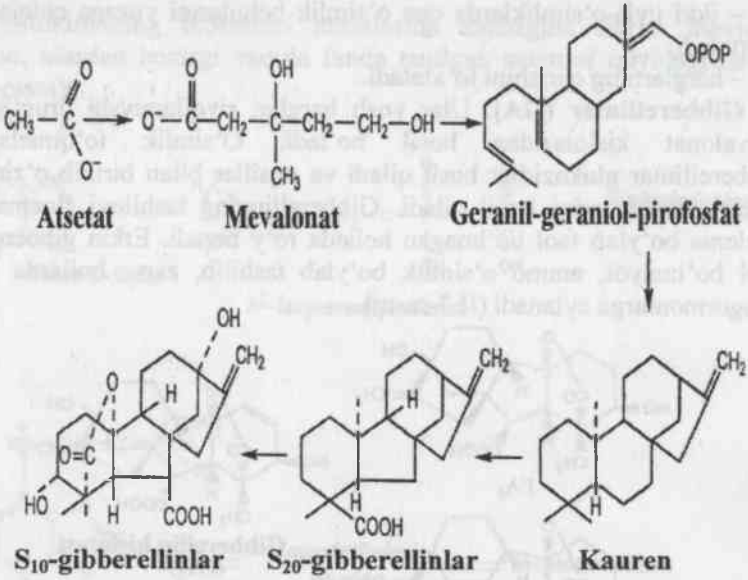
$ГA_{12}$ (C_{20}- gibberellin)



$ГA_9$(C_{19}-gibberellin)



Ent- kauren

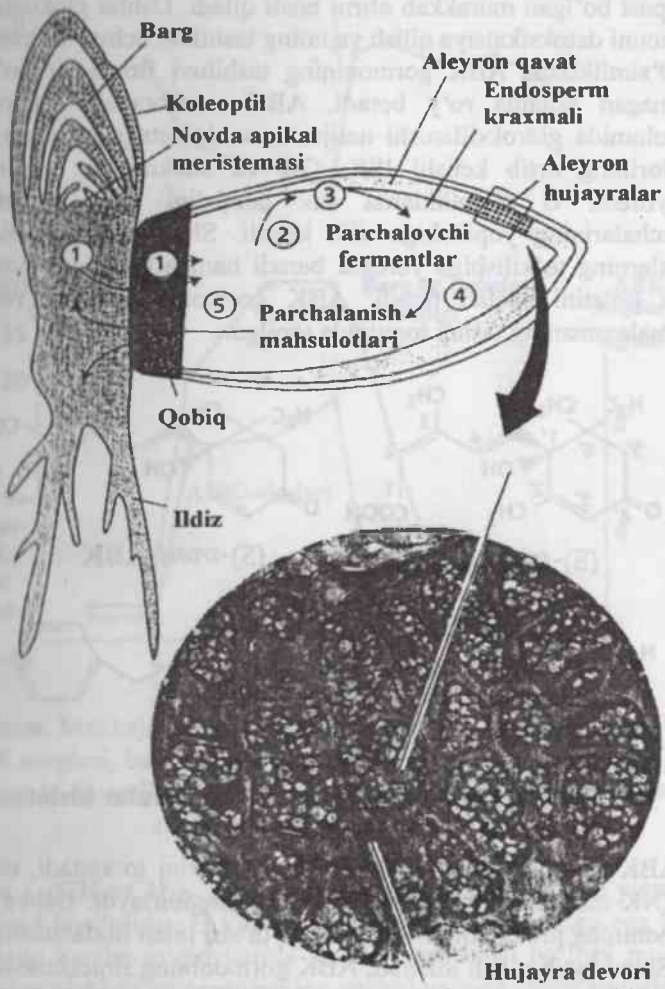


II.7-rasm. Gibbirellinlarni sintezi.

Gibberellinlar hujayralarning bo'linishini kuchaytirib, gulbandlar va poyaning uzayishini faollashtiradi. Shuningdek, ular urug'larni majburiy va fiziologik tinim holatlardan chiqaradi (kartoshka tugunagi, ayrim o'simliklarning urug'i), mevalarning hosil bo'lishi va shakllanishiga yordam qiladi (uzumda), ikki uyli o'simliklarda otalik belgilarini yuzaga chiqishini kuchaytiradi.

Gibberellinning ta'siri plazmalemmadagi retseptorlar bilan bog'liqdir. Gibberellinlar maxsus RNK va oqsillar sintezini kuchaytiradi, to'qimalarda auksin miqdorini oshiradi, membrana fosfolipidlari sintezini kuchaytiradi.

Shuni aytiub o'tish kerakki, gibberellinning o'simliklardagi sintezi va ularning o'simlik organlari, xususan, generativ organlariga ta`siri doimo ham bir xilda bo'lavermaydi. Chunki har bir o'simlik o'ziga xos o'sish va rivojlanish xususiyatiga egadir. Biz quyida umuman o'simliklar uchun xos bo'lgan sxemani keltiramiz (II.8-rasm).

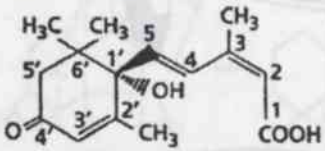


11.8-rasm. Suli (*Hordeum*) donining o'sishi davomida gibberellin tufayli boshqariluvchi jarayonlarning ketma-ketligi. (Jones, MasMillan, 1984).

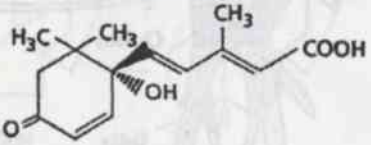
Abssizinlar. Ularga abssizat kislotasi (ABK) va ksantoksinlar misol bo'la oladi. ABK ham gibberellin singari mevalonat kislotasidan sintezlanadi. Ksantoksin esa vialoksantin karatinoidining oksidlanishidan hosil bo'ladi. ABK yetuk barglar va ildizlar qinchalarida sintezlanadi. Uning sintezi noqulay muhit omillari ta'sirida, ayniqsa suv yetishmaganda kuchayadi. ABK glukoza bilan birikib biologik faolligi

o'ta past bo'lgan murakkab efirni hosil qiladi. Ushbu glukozid ortiqcha gormonni detoksikatsiya qilish va uning tashiluvi uchun xizmat qiladi.

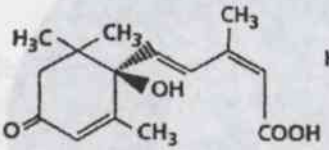
O'simliklarda ABK gormonining tashiluvi floemalar bo'ylab faol bo'lmagan holatda ro'y beradi. ABK membranalar endoplazmatik retikulumida gidroksillanishi natijasida inaktivatsiyaga uchraydi. ABK miqdorining ortib ketishi ISK, GA va sitokininlar samaradorligini pasaytiradi. U o'simliklarda suv tanqisligi ro'y berganda barg og'izchalarining yopilishiga olib keladi. Shuningdek, ABK barg va mevalarning to'kilishiga yordam beradi hamda urug' va kurtaklarning tinim holatini saqlab turadi. ABK gormonining oqsil retseptorlari plazmalemmaning tashqi tomonida topilgan.



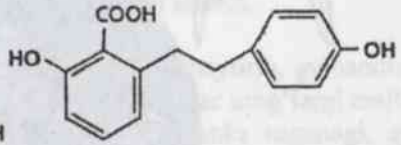
(S)-*tsis*-ABK



(S)-*trans*-ABK



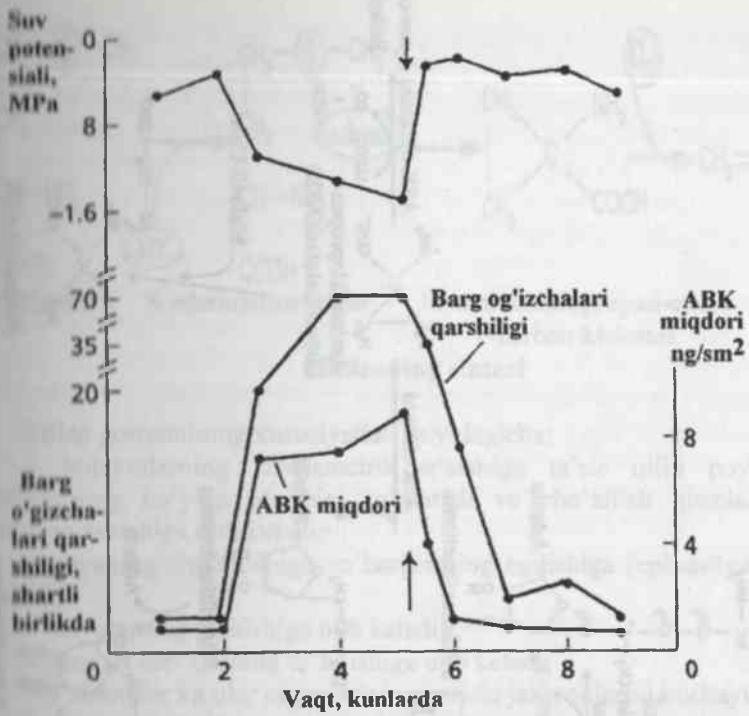
(R)-*tsis*-ABK



Lunular kislotasi

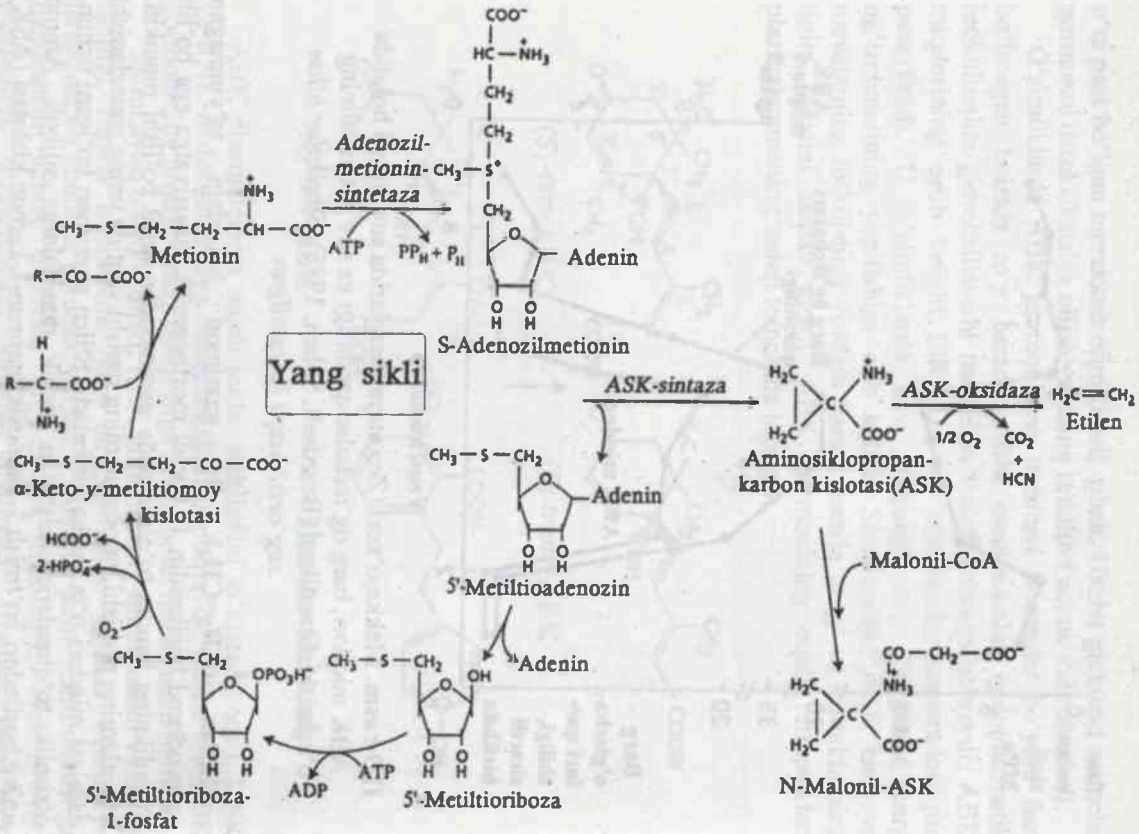
ABK plazmalemma orqali ionlar tashiluvini to'xtatadi, oqsil, DNK va RNK molekulalarining sintezlanishini ingibirlaydi. Ushbu hol ABK gormonining proteinkinaza fermentiga ta'siri bilan ifodalanishi mumkin.

Shuni aytib o'tish lozimki, ABK gormonining sintezlanishi va uning faolligi barcha o'simlikda ham bir xil emas. Chunki evolutsiya jarayonida o'simliklar ayniqsa, yuksak o'simliklar atrof-muhit sharoitiga moslashish uchun o'zlarida bir qancha fiziologik, biokimyoviy, morfologik o'zgarishlarni vujudga keltirgan. Ulardan eng ko'p tarqalgani bu o'simliklarni qurg'oqchilikka, ya'ni suvsizlikka moslashuvi jarayonlaridir. Bunda albatta hujayraning osmotik, turgor va suv potensiallari o'zgaradi (II.9-rasm).

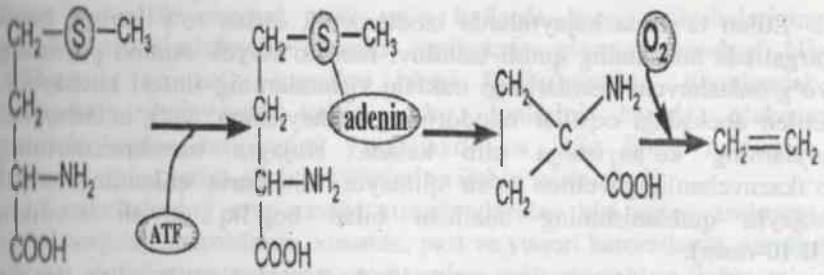


11.9-rasm. Makkajo'xori (*Zea mays*) barglarida suv stressi holatida ABK miqdori, barg og'izchalar qarshiligi va suv potensialining o'zgarishi dinamikasi (Beardsell, Sohen, 1975). *Strelkalar bilan sug'orish vaqti ko'rsatilgan.*

Etilen ($CH_2=CH_2$). Bu gazsimon holatdagi to'yinmagan uglevodorod hosilasidir. U kuchli morfogenetik xususiyatga ega bo'lib o'simlikning barcha to'qimalarida metionindan hosil bo'lishi mumkin. Mevalarning pishishi va organlarning qarishi vaqtida uning sintezlanishi darajasi miqdori o'ta kuchayib ketadi. Etilen gazsimon bo'lgani uchun, o'simlik to'qimalarida nisbatan kichik masofalarga siljiydi. Ammo uning hosiladori bo'lmish 1-aminosiklopropan-1-karbon kislotasi (ASK) floema va ksilema to'qimalarida butun o'simlik tanasi bo'ylab harakatlanadi. ASK moddasining etilenga aylanishi oksidazalar ishtirokida borib muhitda O_2 bo'lishligini talab qiladi.



O'simliklarda etilen sintezi va Yang halqasi (MsKeon e. a., 1995).



Metionin S-adenozilmetionin 1-aminosiklopropan-etilen 1-karbon kislotasi

Etilenning sintezi

Etilen gormonining xususiyatlari quyidagicha:

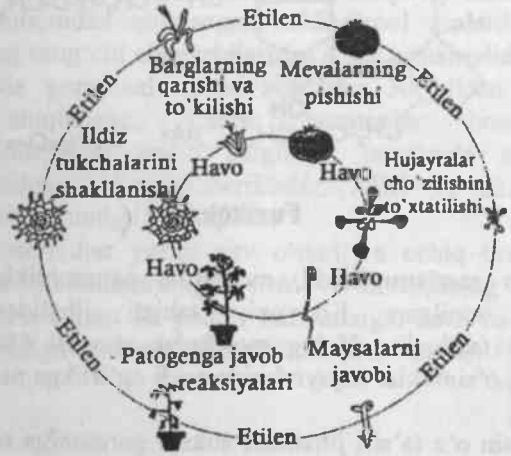
– hujayralarning izodiametrik o'sishiga ta'sir qilib poya va ildizdarning bo'yiga o'sishini to'xtatadi va cho'zilish qismlarining yo'g'onlashishiga olib keladi;

– poyaning cho'zilishiga va barglarning egilishiga (epinastiya) olib keladi;

– mevalarning pishishiga olib keladi;

– barg va mevalarning to'kilishiga olib keladi;

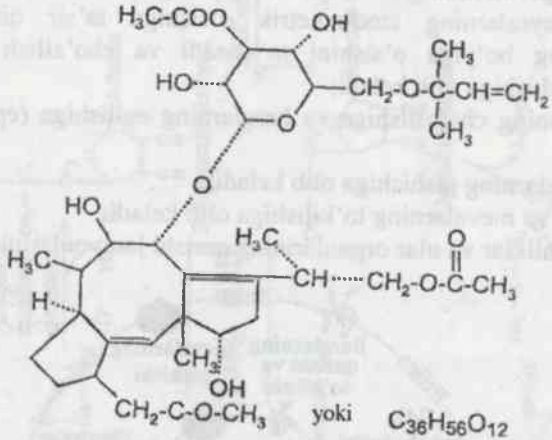
– o'simliklar va ular organlarining qarishi jarayonlarini kuchaytiradi.



11.10-rasm. O'simliklarda etilen tomonidan nazorat qilinuvchi jarayonlar (Johnson, Esker, 1998).

Etilen ta'sirida hujayralarda izodiametrik o'sish ro'y berishi bilan birgalikda auksinning qutbli tashiluvi ham to'xtaydi. Ammo poyaning yo'g'onlashuvchi qismlaridagi nuklein kislotalarning sintezi kuchayadi. Etilen apeksdagi oqsillar miqdorining kamayishiga, yo'g'onlashuvchi joylarning ko'payishiga olib keladi. Hujayra membranalarining o'tkazuvchanligiga etilen ta'sir qilmaydi. Binobarin etilenning ta'siri hujayra qutblanishining buzilishi bilan bog'liq deyish mumkin (II.10-rasm).

Fuzikoksin. Ushbu gormon 1964-yilda italiyalik olim Ballio tomonidan *Phusisossum amygdali* patogen zamburug'idan toksin sifatida ajratib olingan. Keyinchalik Rossiyalik olim G.Muromsev va boshqalar tomonidan fuzikoksinning o'simliklar o'sishi va rivojlanishining tabiiy gormoni ekanligi tasdiqlangan.



Fuzikoksin

Fuzikoksin zamburug'larda, moxlarda, paparotniklarda va gulli o'simliklarda topilgan. Kimyoviy tabiati jihatidan fuzikoksin terpenoidlarga taalluqli. Uning molekular massasi 680 Da atrofida bo'lib, yuksak o'simliklar hujayralarida suvli og'irlikga nisbatan 10^{-5}-10^{-8} g/kg bo'ladi.

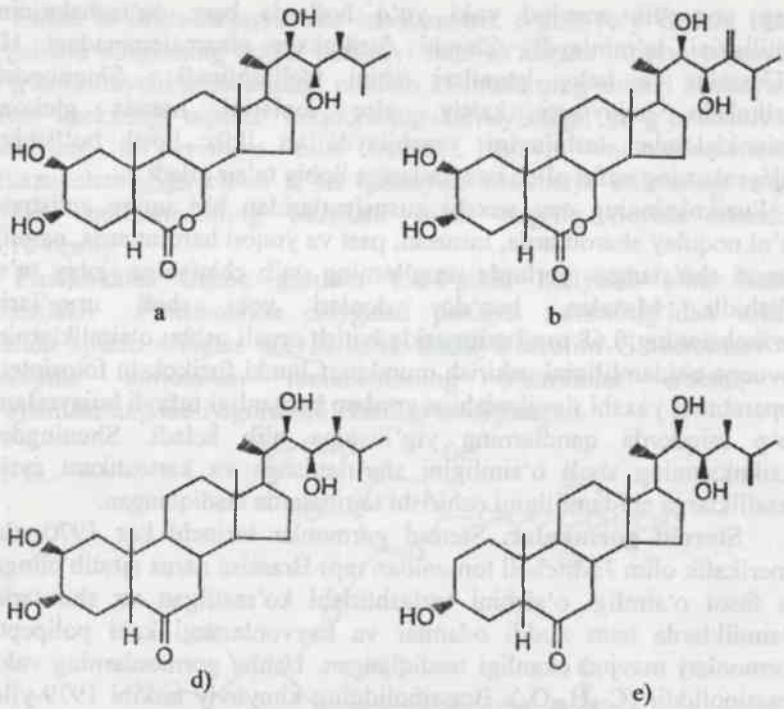
Fuzikoksin o'z ta'siri jihatidan auksin gormoniga o'xshab ketadi. U ildiz, poya, barg hujayralarining cho'zilishini, urug'larning unishini tezlashtiradi. Ayrim hollarda fuzikoksin auksinga nisbatan ham faolroqdir. Shuningdek, fuzikoksin ABK gormoni antogonisti sifatida

barg yorug'lik mavjud yoki yo'q hollarda barg og'izchalarining ochilishini ta'minlaydi. Chunki fuzikoksin plazmalemmadagi H^+-ATFazalar va kaliy kanallari ishini faollashtiradi. Shuningdek, fuzikoksin hujayraga kalsiy, xlor ionlarini hamda glukoza, aminokislotalar tashiluvini yaxshilaydi va ildiz hosil bo'lishiga, hujayralarning nafas olish jarayonlariga ijobiy ta'sir qiladi.

Fuzikoksinning eng yaxshi xususiyatlaridan biri uning antistress, ya'ni noqulay sharoitlarda, xususan, past va yuqori haroratlarda, namligi yuqori sho'rlangan yerlarda urug'larning unib chiqishiga ijobiy ta'sir qilishidir. Masalan, bug'doy donlari yoki sholi urug'larini fuzikoksinning 0,68 mg/l eritmasida ivitish orqali ushbu o'simliklarning sovuqqa chidamliligini oshirish mumkin. Chunki fuzikoksin fotosintetik apparatning yaxshi rivojlanishiga yordam berganligi tufayli hujayralarda ko'p miqdorda qandlarning yig'ilishiga olib keladi. Shuningdek, fuzikoksinning sholi o'simligini sho'rlanishga va kartoshkani ayrim kasalliklarga chidamliligini oshirishi tajribalarda tasdiqlangan.

Steroid gormonlar. Steroid gormonlar birinchi bor 1970-yilda amerikalik olim J.Mitchell tomonidan raps Brassisa narus ajratib olingan va fasol o'simligi o'sishini tezlashtirishi ko'rsatilgan va shu tariqa o'simliklarda ham xuddi odamlar va hayvonlardagi kabi polipeptid gormonlari mavjud ekanligi tasdiqlangan. Ushbu gormonlarning vakili brassinoliddir ($C_{28}H_{48}O_6$). Brassinolidning kimyoviy tarkibi 1979-yilda M.D.Grovi tomonidan aniqlangan. M.D.Grovi asalarilar tomonidan yig'ilgan 40 kg urug'chi changchilaridan 4 mg brassinolid ajratib olgan. Hozirgi vaqtda gormonal xususiyatga ega 30 xildan ortiq steroid birikmalar aniqlangan. Ushbu gormonlar brassinlar yoki brassinosteroidlar deb atalib barglarda, poyalarda va pishmagan uruqlarda topilgan. Ular gibberillinlar, ABK va fuzikoksin kabi terpensimonlar turkumiga taalluqlidir.

Brassinosteroidlar yashil suv o'tlari va ochiq uruqlilarda ham topilgan. Ular o'simliklarning o'sishi va hosilinining shakllanishini yaxshilaydi hamda past va yuqori haroratlarga, havo hamda tuproqda suv tuv tanqisligiga chidamliligini oshiradi (II.11-rasm).



II.11-rasm. Brassinsteroidlar:
a–brassinolid; b–dolixolid; d–kastasteron; e–teasteron

Polipeptid gormonlar. Polipeptid gormonlar birinchi bor o'simliklarda 1991-yilda yosh pomidor o'simligi barglaridan ajratilgan va sisteminlar deb nom berilgan. Hozirgi vaqtda sisteminlar qalampir, kartoshka va boshqa o'simliklarda topilgan. Sistemin 18 dona aminokislotadan tashkil topgan polipeptiddir. Ushbu gormon ham boshqa gormonlar singari juda ham kam ya'ni 10^{-15} M konsentratsiyada ta'sir qiladi.

Sisteminning retseptori 1999-yilda ajratilgan va uning 160 kD massaga ega bo'lgan yuqori molekulali polipeptid ekanligi tasdiqlangan. Sisteminning boshqa gormonlardan farqi shundaki, u o'simliklar o'sishiga ta'sir qilmasdan, balki o'simliklarni patogenlardan himoyalanishini ta'minlovchi tizimni ishga tushishiga yordam beradi.

Hozirgi vaqtda o'sish jarayonlarida va hujayralarning bo'linishida ishtirok etuvchi polipeptid gormonlar ham aniqlangan. Ular 4–5

aminokislotadan tashkil topgan peptidlar bo'lib fitosulfokinlar deyiladi. Shuningdek, tamaki, pomidor o'simligida o'zida 50 dona turli aminokislotalar tutuvchi polipeptid ajratilgan. Ushbu polipeptidlar hujayra joylashgan muhitni tezda ishqoriy holga o'tishini ta'minlaydi.

V.V. Kuznetsov va G.A. Dmitriyevaning (2005) fikricha arabidopsis o'simligida aniqlangan, SLAVATAS geni ishtirokida sintezlanadigan va hujayralarning bo'linishi hamda gullar meristemasining differentsiallashida qatnashuvchi polipeptid ham o'simliklarning o'sishi va rivojlanichida muhim o'rin tutishi mumkin.

II.5. ELEKTROFIZIOLOGIK REGULATSIYA

O'simlik organizmlari hayvon organizmlaridan farqli o'laroq nerv sistemasiga ega emas. Ammo shunga qaramasdan hujayralar, to'qimalar va organlarning o'zaro elektrofiziologik ta'siri funksional faollikning kordinatsiyasi va morfogenez jarayonlarida asosiy o'rinlardan birini egallaydi. O'simlikning har xil qismlari orasida turg'un, to'g'rirog'i sata-sekin o'zgaruvchi potensiallar farqi ya'ni elektrotonik maydon va tokning o'zgarishi ro'y berib turadi. Shuningdek, tarqalmas va tarqaladigan potensial harakatlar ham ko'zga tashlanishi mumkin. Mana shu elektrik faollik regulatsiyaning elektrofiziologik tizimi asosini tashkil qiladi.

O'simlik organizmining toki va elektrotonik maydoni. To'qima va organlarning hujayralarida tashqi va ichki omillar tufayli ro'y berishi mumkin bo'lgan ionlari ko'lamidagi o'zgarishlar hujayralar membrana potensiallari (MP) ko'rsatkichlarini o'zgarishiga hamda o'simlikning ushbu va boshqa qismlari o'rtasida potensiallar farqining yuzaga kelishiga olib keladi. Masalan, yuksak o'simliklarning tepadagi rivojlanuvchi kurtagi nisbatan bazal qismlariga nisbatan odatda musbat zaryadlangan bo'ladi. Shuningdek, poyaning markaziy qismi uning tashqi tomoniga nisbatan elektronmusbat bo'lsa koleoptilning tepa uchi uning pastki tomoniga nisbatan manfiydir. Maysalar ildizlari uchlari (1,5 mm) va ildiz tukchalari musbat zaryadlangandir. Ko'pchilik hollarda o'simliklarning yer o'stki qismlari ildizga nisbatan elektropozitivdir va shu sababli ushbu qismlar o'rtasida 0,1–0,4 mkA ko'rsatkichga teng tok kuchi paydo bo'ladi.

Hujayra va to'qimalarning barcha hayot faoliyati hodisalari elektropotensiallarning o'zgarishi bilan boradi. Masalan, oldin qorong'ulikda o'stirilgan barglarni yoritish xarakterli elektrofiziologik

reaksiyani chaqiradi. To'qimalarni auksin bilan ishlash o'simlik shu qismining vaqtinchalik elektropozitivlanishini chaqiradi. O'simliklardagi elektrpozitivlanish hodisasi odatda uning yuqori metabolik faollikga ega to'qimalarida ro'y berib H+-pompasining faollanishi bilan bog'liqdir.

V.V.Polevoyning (2001) fikricha turg'un tok va elektr maydoni o'simlik organizmlarida o'zaro bog'liq korrelyativ regulatsiyada qatnashadi. Masalan, apikal ushiga musbat elektrod ulangan makkajo'xori koleoptiliga 2–6 mkA miqdorda tok kuchini yuborish uning uzayishini tezlashtiradi. Shuningdek, 5 mm yo'g'onlikdagi koleoptilning apikal qismidan 2 daqiqa davomida 5–20 mkA tok kuchi o'tkazish uning bukilishiga olib keladi.

Ehtimol hujayra membranalariga elektrotonik maydon ta'sirida maxsus vazifalarni bajaruvchi lipoprotein komplekslarning literal harakatlanishi ro'y beradi. Binobarin, to'qimalardagi elektrik maydonning barcha o'zgarishlari membranadagi harakatchan oqsillarning qayta taqsimlanishiga va buning natijasida hujayraning yangi fiziologik holati yuzaga kelishi mumkin.

Ta'sir potensiallari. Muhit omillari ta'sirida qo'zg'algan hujayralarda membrana potensiallarining juda ham kam bo'lishi uning miqdorining tez pasayib ketishiga olib keladi. Ammo bundan keyin MP ko'rsatkichi o'zining boshlang'ish darajasiga teng holatga qaytishi mumkin. Ta'sir potensiallari yoki spayk mana shunday paydo bo'lish va tarqalish xususiyatiga ega.

O'simliklar va hayvonlar hujayralarida ta'sir potensiallarining tarqalish mexanizmida umumiylik hollari ham ko'p, ammo o'simliklarda ushbu hodisaning rivojlanishi juda sekin kechadi. Masalan, chivin ovlovchi venerina o'simligida ta'sir potensiallarining tarqalish tezligi 25 sm/s bo'lsa, mimozolarda 4 sm/s. Ko'pchilik o'simliklarda ushbu ko'rsatkich 0,08–0,5 sm/s atrofida bo'ladi.

O'simlik hujayralaridagi ta'sir potensiallarining aniq bir ionlar mexanizmi hozircha to'la isbotlanmagan. Keyingi paytlarda e'lon qilinayotgan mavjud ma'lumotlar o'simliklarda o'ta tez yuz beradigan elektr aloqasidan darak beradi, ammo ushbu usul bilan uzatiladigan informatsiyaning hajmi juda ham kam bo'lishi ehtimoldan xoli emas.

II.6. INTEGRATSIYANING ORGANIZM DARAJASI

Hujayralararo regulatsiyaning barcha tizimlari (trofik, gormonal, elektrofiziologik) o'zaro yaqindan bog'langandir. Masalan, elektropotensiallarning ko'rsatkichlarining siljishiga olib keladi. Bu esa o'z navbatida moddalarning tashiluviga ta'sir qiladi. Hujayraga har bir regulatsiya tizimining ta'siri uning ichki regulatsiyasi orqali bo'ladi, ya'ni oqsillar va nuklein kislotalar sintezining yo'nalishi va jadalligiga ta'sir qiluvchi membranalar va fermentlarning funksional faolligini o'zgartiradi. Buning natijasida esa o'simlik qismlarining o'zaro munosabatini belgilovchi regulatsiyaning yagona iyerarxik tizimi paydo bo'ladi.

Integrasiya mexanizmlari. Ma'lumki, o'simliklar aniq ajralgan va poya va ildiz uchlari tufayli sodir bo'ladigan bipolyar tuzilmaga ega. O'simlik qismlarining o'zaro ta'siri hali o'simlik organizmining holatini belgilay olmaydi. Shu sababli ontogenezning har bir davri uchun markaziy boshqaruv zaruriyati tug'iladi. O'simlik poyasining tepa qismi apikal meristemalari va rivojlanuvchi barglar, yon o'sish kurtaklari o'sishini ingibirlaydi (apikal dominantlik) o'tkazuvchi to'qimalar va ildiz hosil bo'lishi va o'sishini, barglarning yorug'lik manbai tomon burilishini indutsirlaydi. Ildizning uchki qismi ham xuddi shunday ko'p qirrali vazifani bajaradi, ya'ni yon ildizlarning hosil bo'lishini ingibirlab (to'xtatib) barglar trofikasini quvvatlab turish, poyada kurtaklarning hosil bo'lishi va o'sishini indutsirlaydi (tezlashtiradi).

O'simliklar bilan olib borilgan tajribalar asosida apikal meristemali poya'ning uchki qismi auksin gormoni bilan ildizlarning uchki qismi esa sitokinin gormoni bilan ya'ni ushbu dominantlik markazi qismlarida sintezlanuvchi fitogormonlar bilan almashtirilishi mumkin. Birinchi bor «dominantlik qism» tushunchasi fanga hayvonlarning rivojlanayotgan ebrioni misolida Sh.M. Shayld tomonidan kiritilgan. Ushbu dominantlik uchastkalari tevarak atrofdagi to'qimalarning rivojlanishiga hal qiluvchi ta'sir ko'rsatadi. Ushbu «dominantlik qism» termini o'simliklardagi o'xshash hodisalarni izohlash uchun ham ishlatilishi mumkin. Chunki poyaning va ildizning uchki qismlari butun ontogenez davomida to'qimalarning embrional xossalarini saqlab qoladi.

O'simlik organizmining turli qismlariga nisbatan dominantlik markazlarining vujudga kelishi avvalo fiziologik maydonlarning (fiziologik gradiyentning) yuzaga kelishi bilan bog'liqdir.

Biologik maydon tushunchasi birinchi bor A.G.Gurvish tomonidan xayoliy shaklda taklif qilingan va bir butunlik nazariyasi bilan qadrlanadi. Haqiqatdan ham atrof qutblaridagi ta'sir kuchlarining o'zgarishi mana shu maydon ta'siri doirasi maydoniga kiruvchi barcha o'simlik qismlariga ta'sir qiladi. O'simliklardagi qutblilik xossalari yaxshi ma'lum. G.X.Molotkovskiyning (1961) fikricha ushbu hol o'simlik o'qi bo'ylab osmotik bosimning kamayishi yoki ko'payishi, pH ko'rsatkichi, har xil moddalarning miqdori, fermentlar faolligi, nafas olish jadalligi va boshqa hollar bilan izohlanadi.

O'simliklarda ham xuddi hayvonlardagi kabi evolutsiya mobaynida har xil organlar o'rtasida trofik omillar ta'sirini, turli signallarni tezda uzatuvchi maxsus kommunikatsiyalar (signallar kanallari) shakllangandir. Yuksak o'simliklarda ushbu kommunikatsiya fitogormonlar va oziq moddalari harakatlanuvchi o'tkazuvchi to'qimalar holida shakllangandir. O'tkazuvchi to'qimalar tutami elektrik impulslarni ham uzatishi mumkin. O'simlik hujayralaridagi kanallashgan aloqa tizimi qutblanish hodisasi bilan birgalikda o'simlik organizmining fazoviy tashkillanishini ham ta'minlaydi. Aytib o'tish lozimki, faqatgina qutblilik emas, balki kanallashgan aloqa ham dominantlik markazlari nazorati ostida bo'ladi.

O'simliklar organizmining vaqtinchalik integratsiyasi ham ossillatsiyaning (ritmning) o'zaro bog'liqligi tizimi tufayli ro'y beradi. Ossilatsiya jarayonini biologik soat sifatida ham qarash mumkin. Masalan, fiziologik va morfogenetik ossilatsiya ta'sirida poyada navbatlanish qonuniyati, ya'ni barglar, barg qultiqlari kurtaklari va bo'g'im oraliqlarining ma'lum bir qonuniyat asosida navbatlanishi ro'y beradi.

Yuqorida aytib o'tilganidek ichki va hujayralararo regulatsiya tizimlari alohida-alohida faoliyat ko'rsata olmaydilar. Ular faqatgina o'zaro bog'langan ta'sirda, ya'ni regulatorlar konturi holida muqobil faoliyat ko'rsatishi mumkin. Hujayralarga bo'lgan tashqi ta'sir retseptorli hujayralardagi maxsus retseptorlar tomonidan qabul qilinadi. Buning natijasida reseptor hujayralar qo'zg'algan holatga, ya'ni funksional faol holga o'tadi. Reseptorli hujayralar qabul qilingan signalni gormonal yoki elektrik signal sifatida qaytadan kodlaydi. Ushbu signallar kanallar aloqasi hujayralari tomonidan atrofga tarqatiladi. Tuzilishi gormonal yoki elektrik bo'lgan signallar, kanallar orqali shu signalni qabul qilishi mumkin bo'lgan hujayraga (kompetent hujayraga) yetib borganidan so'ng ularning funksional faolligini indutsirlaydi. Bu

hol organizmning tashqi ta'sirlarga nisbatan javobini belgilaydi. Signallarni qabul qiluvchi hujayralarda signallar qabul qilinishining har bir bosqichining va hujayralarning faol holga o'tishi holatlarini muqobil darajada tuzatib ushlab turishga (korrektirovka) xos qaytar jarayonlari ham bo'lishi mumkin.

Demak, integratsiyaning organizm darajasiga o'simlik qismlarining regulator konturlari o'zaro ta'siri va markaziy boshqaruv elementlari tufayli erishiladi. O'simlik organizmining yaxlitligi kanallashgan aloqalar va dominantlik markazlari maydonlarining yordami bilan ta'minlanadi. Boshqarishning ushbu jabhalarining material ta'minoti bo'lib regulatsiyaning hujayralararo tizimi xizmat qiladi.

Qo'zg'alish. Regulatsiya va integratsiya tizimlarining yuqorida ko'rib o'tilgan funksional o'rni qo'zg'alish hodisasida o'z aksini topadi. Qo'zg'alish–bu tirik organizmlar va ular hujayralarining tashqi va ichki muhit o'zgarishlariga nisbatan adaptiv, ya'ni moslanuvchanlik reaksiyalaridir. Organizmlarni o'rab turgan tashqi muhit ko'rsatkichlari doimiy ravishda o'zgarib turganligi sababli, har qanday organizm yashab qolishi uchun ushbu ichki va tashqi o'zgarishlarni sifat va miqdor jihatidan baholashga va unga reaksiya qilishga majbur. Agarda organizmlarda ushbu xususiyat bo'lmaganida edi ularda yashash uchun kurash mobaynida g'alaba qilishga imkoniyat ham bo'lmas edi. Ammo shunga qaramasdan qo'zg'alish muammosi o'simliklar fiziologiyasida o'z o'rnini to'la topganicha yo'q. Xolbuki, o'simliklardagi qo'zg'alish mexanizmining mavjudligi bundan 120 yil avval to'la ko'rsatib o'tilgan. O'ta aniq ko'rinib turgan narsa shundaki, o'simliklarga ularning o'sishi va rivojlanishi hamda muqobil hayot faoliyati uchun biron bir omil Masalan, havodan oziqlanishning asosiy qatnashchisi bo'lgan yorug'lik yetishmasa o'simliklar loqayd bo'lib turaolmaydilar (chunki ular halok bo'lishi mumkin) va ularda ushbu salbiy holni bartaraf qiladigan mexanizmlar ishga tushadi. Buning natijasida yetarli darajada poyaning uzayishi ro'y beradi. Xuddi shunday hol ildizlarga oziq etishmasa ham ro'y berishi mumkin. Agarda poya va ildizning uzayishini o'simliklarning harakatlanishi sifatida qaraladigan bo'lsa, o'simliklarda ham xuddi hayvonlardagi kabi, qo'zg'alish mexanizmlari tufayli o'zgargan holat aniqlanadi va uni o'z o'rniga qaytarish uchun harakatlantiruvchi hamda boshqa mexanizmlar ishga tushadi.

Qo'zg'alish apparat hujayralararo va hujayralarning ichki regulatsiyasi tizimiga hamda ularning integral o'zaro ta'siriga

asoslangandir. Maxsus qo'zg'atuvchilar, ya'ni tabiiy sharoitda yashab qolish imkonini beruvchi omillar adekvat ta'sir deyilsa, maxsus bo'lmaganlari noadekvat deyiladi. Shuningdek, agarda muhit maxsus omillarining ta'siri haddan tashqari yuqori bo'lsa ham noadekvat bo'lishi mumkin.

Qo'zg'atuvchilar reseptorlar orqali yoki to'g'ridan-to'g'ri hujayraning har xil komponentlariga Masalan, ichki va tashqi membranaga, transkripsiya va translatsiya jarayonlari mexanizmiga, fermentlarga ta'sir qilishi mumkin. Ammo hujayraning qo'zg'atuvchiga nisbatan asosiy reaksiyasi bu o'sha joydagi elektrik reaksiyadir. Bu quyidagi ikkita hol bilan izohlanishi mumkin. Birinchidan, ko'pchilik omillarning ta'siri asosan plazmalemmaga bevosita tarzda bo'ladi. Ikkinchidan esa ko'pchilik hujayra ichki jarayonlarining borishi bilan bog'liq o'zgarishlar avvalo membrana potensiallari ko'rsatkichlari darajasiga ta'sir ko'rsatadi.

Binobarin, qo'zg'atuvchilar ta'sirida hujayralarning ma'lum bir qismida ro'y beruvchi elektrik reaksiya hujayradagi jarayonlarning jonlanishiga yoki to'xtashiga olib keluvchi asosiy integral ko'rsatkichdir.

Retsepsiya. Ma'lumki, o'simliklarda differensiallashgan sezgi organlari yo'q, lekin u yoki bu ta'sirlarni qabul qiluvchi oqsil retseptorlari, hujayralar, hujayralar guruhi, to'qimalar mavjud. Asosan foto-, xemo- va mexanoretseptorlar farqlanadi. Fotoretseptorlarning funksional faolligi fototaksi, fototropizm, fotonastiyalar va fotoperiodik signallarni qabul qilish bilan bog'langan. Xemoretsepsiya o'simlik organizmlariga, ularning to'qimalari va hujayralariga attraktantlar, trofik omillar (xemotaksislar, xemotropizmlar) va fitogormonlarga reaksiya qilish imkonini beradi. Mexanoretsepsiya esa geotropizm, tigmotropizm va seysmonastiya hodisalarining asosini tashkil qiladi.

O'simliklar organizmi, uzun qizil va ko'k nurlarni faqatgina energiya manbai sifatida emas, balki tashqi muhit sharoitini ifodalovchi signallar sifatida ham qabul qiladi. Shu tufayli o'simlik hujayralarida maxsus retseptor molekulalar, ya'ni fitoxrom va flavoproteinlar mavjud.

O'tgan asrning o'rtalarida amerikalik o'simliklar fiziologiyasi sohasining olimlari X.Bortvak va S. Xendriks pomidor urug'larining unishini o'rganishib ushbu jarayonning qizil nurlar (660 nm) hamda ko'k nurlar ta'sirida jadallashishini va uzun qizil nurlar (730 nm) ta'sirida esa sekinlashishini kuzatishgan. Ushbu o'simlikning etiollashgan o'simtalaridan ular fitoxrom-retseptor oqsilini biokimyoviy

toza holda ajratishgan. Fitoxromning oqsil qismi ikkita subbirlikdan va xromofordan iborat. Ular fikobilinlar guruhlariga talluqli tutashmagan tetrapirrol holatidadir (2.15-rasm). Qizil nurlarni (QN) yutuvchi fitoxrom (F) F_{660}, uzun qizil nurlarni (UQN) yutuvchi fitoxrom F_{730} ko'rinichida belgilanadi. O'simlik to'qimalarida fitoxrom uzun qizil nurlar (F_{730}) ta'sirida faol shaklga o'tuvchi F_{660} holida sintez qilinadi.

Ushbu jarayonning ro'y berishi uchun kuchsiz qizil nurlarning qisqa vaqt davomida yorug'lik ta'sir ettirish yetarlidir. Uzun qizil nurlarning ta'siri ostida F_{730} tezlikda F_{660} molekulasi hosil bo'ladi.

Qorong'ulikda esa ushbu jarayon o'z-o'zidan 4-24 soat davomida ro'y berishi va F_{730} molekulalarining bir qismi yemirilib ketishi mumkin.

O'simliklarda fitoxrom nisbatan ko'p miqdorda meristemalarda, xususan, poya va ildiz uchlari hamda kambiy hujayralarida topilgan. Hujayralarda esa F_{660} to'planuvchi maxsus bir joy aniqlanmagan. U sitoplazmaning eruvchan qismida, mitoxondriyalar va plastidalarda uchrashi mumkin. Ammo yadro va vakuolalarda uchramaydi. Qizil nurlar ta'sir ettirilganda F_{730} membranalar bilan avvalo plazmalemma bilan bog'lanishi mumkin.

Fitoxromning ta'siri bo'yicha uchta gipoteza mavjud:

1.Xromosomalar apparatining faollanishi tufayli;

2.Fermentlar faollanishi;

3.Membranalarning modifikatsiyalanishi tufayli. Fitoxromning birlamchi ta'siri membrananing o'tkazuvchanligining o'zgarishi bilan ifodalansa, ikkilamchi ta'siri fermentlarning o'zgarishi bilan boradi.

Fitoxromlar hujayra darajasida xloroplastlar harakatini, membranalar o'tkazuvchanligi o'zgarishini, fermentlar sintezini, va gibberellin hamda sitokinin fitogormonlarining sintezlanishini boshqaradi. Ular shuningdek, qizil va uzun qizil nurlarning, sporalar va urug'larning o'sishiga, barglarning o'sishiga, bo'g'im oraliqlarini cho'zilishiga, ikki pallali o'simliklarda epikotil «ilmog'ini» to'g'rilanishiga va boshqa fotomorfogenez deb ataluvchi jarayonlarga bo'lgan samarasini muqobillashtirishda qatnashadi.

Qo'zg'aluvchanlik qonuniyatlari. Qo'zg'alish hujayraning qo'zg'atuvchiga nisbatan integral reaksiyasi sifatida quyidagi qonunlarga bo'ysunadi:

1. *Qo'zg'alishning kuchi qonuniyati:* Qo'zg'alish qancha katta bo'lsa ma'lum bir chegaragacha hujayra va organizmning javob reaksiyasi ham shunchalik kuchli bo'ladi. Qo'zg'aluvchanlik keltirib chiqaruvchi eng kichik kush qo'zg'alish bo'sag'asi deyiladi. Agarda

qo'zg'atuvchi ta'siri o'ta kuchli bo'lsa avvalo funksional faollikning to'xtashiga, so'ngra esa hujayraning o'lishiga olib keladi.

2. *Qo'zg'alishning davomiyligi qonuni.* Qo'zg'atuvchi qanchalik uzoq ta'sir qilsa (ma'lum bir chegaragacha), hujayra va organizmning javob reaksiyasi ham shunchalik kuchli bo'ladi. Qo'zg'atuvchining ta'siri haddan tashqari uzoq davom etsa hujayraning unga nisbatan sezuvchanligi shunchalik kamaya boradi.

3. *Qo'zg'alishning miqdoriy qonuni*: Qo'zg'atuvchining kuchi qanchalik katta bo'lsa bo'sag'a qo'zg'alishi induksiyasi uchun zarur bo'lgan vaqt ham shunchalik kam (yoki teskarisi) bo'ladi. Demak, qo'zg'atish samaradorligi (R), qo'zg'alish kuchi (i) va uning davomiylik vaqtiga (t) to'g'ri proporsionaldir, ya'ni R = f (i+t). Ammo bu qonun faqatgina bo'sag'a oldi holati uchun xosdir.

4. *Qo'zg'alishning gradiyent qonuni*: Qo'zg'alishning gradiyent ko'rsatkichi qanchalik katta bo'lsa (ma'lum bir chegaragacha) hujayra va organizmlarning reaksiyasi shunchalik katta bo'ladi. Masalan, sekin ko'payuvchi qo'zg'atuvchilar adaptatsiya hodisasi tufayli birdaniga katta kuch bilan ta'sir qiluvchi qo'zg'atuvchilarga nisbatan kamroq salbiy fiziologik samaraga ega.

Binobarin hujayra va organizmning qo'zg'atuvchiga nisbatan javob reaksiyasi qo'zg'atuvchining kuchiga, vaqtiga va gradiyentiga bog'liqdir. Ammo shuning bilan birgalikda qo'zg'atuvchiga nisbatan tirik to'qimalarning reaksiyasi hujayraning fiziologik holati funksiyasi va funksional harakatchanligi hisoblanadi. Funksional harakatchanlik tushunchasi ostida to'qimalarning ma'lum bir tezlikdagi javob berish qobiliyati tuchuniladi. Qo'zg'aluvchanlikni qabul qilishga ixtisoslashgan hujayralarning sezgirligi juda katta CH_2. Masalan, o'simliklarning shira ajratuvchi bezchalari 0,00025 mg massani ham seza oladi. Ammoniy nitratning 0,0001 mg miqdori rosyanka o'simligi asosining sezilarli darajada qayrilishiga olib keladi. Shuning bilan birgalikda o'simliklarning funksional harakatchanligi hayvonlarga nisbatan anchagina past. Faqatgina chivin ovlovchi venerina va mimoza o'simliklarining harakatchanligi tuban o'simliklar ta'sir potensiallariga to'g'ri keladi. Ushbu holat shu bilan ifodalanishi mumkinki, o'simliklarga tez o'zgaruvchi adekvat ta'sirlar juda kam bo'ladi. Ularning ob-havo, sutkaning davomiyligi, oylar va yillarga bog'liq hayot faoliyatlari sharoiti juda ham kam va sekin o'zgaradi.

Qo'zg'alishning yuqorida ko'rsatib o'tilgan qonuniyatlarini tuchunish uchun N.E. Vedenskiy (1901) tomonidan fanga kiritilgan

parabioz tushunchasi alohida ahamiyatga ega. Parabioz bu hujayra va to'qimalarning har xil tashqi omillariga birlamchi reaksiyasi bo'lib anchagina umumiy hisoblanadi. Odatda rivojlanayotgan parabiotik jarayonning elektrogenezi ikki bosqichni o'tadi. Birinchi faza funksional harakatchanlikning oshishi bilan boradi. Ikkinchi bosqich esa uning kamayishi bilan boradi. Bu yerda shuni aytish lozimki, ko'pchilik omillar, Masalan, yorug'lik, CO_2, ISK ma'lum bir miqdorda o'simlik hujayralarida membrana potensiallarini geperqutblanishini indutsirlaydi.

Hujayradagi fizik-kimyoviy o'zgarishlar ham to'lqinsimon xarakterga ega. Ushbu hol D.N.Nasonov va V.Ya. Aleksandrovlar (1940) tomonidan paranekroz fazasi deb ko'rsatilgan. Masalan, hujayraga noqulay omil ta'sir etganda avvalo sitoplazmaning nur o'tkazuvchanligi kamayadi, yopishqoqligi pasayadi va hayotchanligi davrida bo'yovchi moddalarning sorbsiyasi kamayadi. Keyinchalik esa uning teskari yuz beradi.

Qo'zg'aluvchanlik hodisasi regulator konturlarini hosil qilgan hujayra ichki, hujayralararo va organizmlar regulatsiyasi tizimining funksional faolligining integral natijasidir. Shuning bilan birga qo'zg'alish barcha regulatsiya tizimlarining asosi sifatida xizmat qiladi, chunki regulator tizimlarning birlamchi prinsipi bu oqsillarning reseptor-konfomasion qaytaruvchi (aks ettiruvchi) reaksiyalaridir.

O'simlik organizmida ketuvchi fiziologik, morfogenetik va harakatlantiruvchi jarayonlar orasidagi muqobil kelishilgan holat regulatsiya va integratsiya tizimi tufayli ta'minlanadi. Hujayraning ichki darajasi o'z ichiga bir biri bilan o'zaro bog'langan, genetik va membrana tizimi regulatsiyasini oladi. Hujayralararo va to'qimalararo daraja esa trofik, gormonal va elektrofiziologik holatlardan iborat. Ushbu tizimlar ham o'zaro bog'langan bo'lib hujayra ichki regulatorlar tufayli ta'sir qiladi. O'simliklardagi regulatsiya tizimining asosi–bu auksin, sitokinin, gibberellin, absizin etilen fitogormonlaridir. Ehtimol elektrofiziologik (elektr maydoni, impulslar) hollar ham muhim o'rin tutishi mumkin, ammo ular yaxshi o'rganilmagan.

Organizm darajasidagi bir butunlik qismlar va boshqarishning markazlashish elementlarning o'zaro ta'siri natijasida yuzaga keladi hamda markazlarning dominantligi holida o'zini namoyon qiladi. Fiziologik gradiyentlar, Masalan, qutblilik, o'tkazuvchan tutamlar orqali bo'ladigan kanallashgan aloqalar o'simliklar hayot faoliyatining fazoviy qismida fiziologik ossilatsiya Masalan, ritmlar vaqtinchalik tashkillashichida qatnashadi. Regulatsiya tizimining barcha

komponentlari qaytar aloqali regulator konturlarga birlashgan bo'lib qo'zg'alish hodisasining asosini tashkil qiladi. Regulator konturlarning eng muhim qatnashchilari–foto-, xemo- va mexanoreseptorlardir. Ularga uzun qizil va qizil nurlarning fotoreseptori bo'lgan fitoxrom ham talluqlidir.

NAZORAT SAVOLLARI

1.Auksinlar, tabiati va biologik faolligi.
2.Giberilinlar, tabiati va fiziologik faolligi.
3.Fenolli ingibitorlar.
4.Sun'iy fiziologik faol moddalar.
5.Sitokininlar, tuzilishi va biologik roli.
6.Gormonal moddalar va endogen hamda ekzogen gormonlarning farqlari?
7.Auksin sintezlovchi to'qima va organlar?
8.Gibberellin sintezlovchi to'qima va organlar?
9.Sitokinin sintezlovchi to'qima va organlar?
10.Gormonlarning bir-biri bilan o'zaro ta'siri?
11.Gormon bo'lmagan tabiatga ega moddalarning o'sishni boshqarishi?
12.Etilen va sitokinin retseptorlari?
13.Ekzogen gormonlar qo'llashning muvaffaqiyatli sabablari?
14.Qaysi gormonlar hujayralarning bo'linishi va poyaning uzayishiga olib keladi?

III. BIOENERGETIKANING ASOSIY TUSHUNCHALARI

Energiya yutish, energiyani bir turdan ikkinchi bir turga o'tkazish hamda energiyadan o'sish va rivojlanish uchun foydalana olish tirik sistemalar uchun xarakterli bo'lgan eng muhim xususiyatlar jumlasiga kiradi.

Organizmda amalga oshadigan oksidlanish-qaytarilish jarayonlari, makroergik birikmalarning sintezlanishi va gidrolizlanishi, moddalarning hujayra membranasi orqali tashilishi, harakat faolligi, fotosintezda yorug'lik energiyasining o'zlashtirilishi singari bir qator biologik jarayonlar-energiyaning transformatsiyalanishi evaziga amalga oshib, termodinamikaning birinchi muqaddimasi, ya'ni energiyaning saqlanish qonuniga bo'ysunadi.

Termodinamikada energiya balansi sistemaning oxirgi va dastlabki holatlarini solishtirish orqali baholanadi. Shuning uchun birinchi qonun vaqt ko'rsatkichlarini e'tibordan chetda qoldiradi.

Termodinamikaning birinchi qonuniga binoan sistema tomonidan tashqi muhitdan yutilgan issiqlik, uning ichki energiyasini o'zgartirish va sistemaning tashqi kuchga qarshi bajargan ishiga sarflanadi.

Termodinamikaning ikkinchi muqaddimasi, izolirlangan sistemalarda hamisha oshib, muvozanat qaror topganda o'zining eng yuqori (maksimal) qiymatiga erishishga intiluvchi entropiya tushunchasini kiritadi. Shuning uchun tez modinamikaning ikkinchi qonun entropiya haqidagi qonuni nomi bilan ham yuritiladi.

Entropiya haqidagi mazkur qonun izolirlangan sistemaning muvozanatga erishish yo'lidagi evolutsiyasining mezoni bo'lib ish beradi.

Tabiatda amalga oshib turadigan jarayonlarning energiyaviy boshqarilishini belgilab beruvchi mazkur qonunlarning maqomi haqida Edmen tomonidan berilgan ta'bir e'tiborga loyiqdir, ya'ni «Tabiiy jarayonlarning bahaybat korxonasida entropiya–barcha ishlarning xarakteri va amalga oshirilish yo'llarini oldindan belgilab beruvchi direktor lavozimini egallasa, energiyaning saqlanish qonuni-faqatgina kirim va chiqimlarni muvozanatga keltirish bilan shug'ullanuvchi muhosaba lavozimini egallaydi».

Ma'lumki, o'simlik organizmlarining hayot faoliyati energiyaning uzluksiz o'zlashtirilishi natijasida sodir bo'ladi. Quyosh energiyasi fotosintez davomida, o'simliklar tomonidan organik moddalarda mujassamlangan kimyoviy energiyaga aylantiriladi. Hosil bo'lgan

organik moddalar oksidlanishining ekzergonik jarayonlari, ya'ni dissimilatsiya tirik sistemaning energiya manbayiga aylanadi.

Dissimilatsiya'ning ikki turi mavjud bo'lib, ular nafas va achish jarayonlaridir. Biologik muhim moddalarning organizmda hosil bo'lishi yoki endergonik reaksiyalar, energiyaning sarf etilishi bilan kechadi. Bularga fotosintezni misol qilish mumkin.

Tabiatda mavjud barcha organizmlar energiyani iste'mol qilish manbalariga qarab, uch guruhga bo'linadi.

1. Xlorofilli o'simliklar (yashil o'simliklar) guruhi. Bular energiya manbayi sifatida yorug'lik kvantlaridan (fotonlaridan) foydalanadi.

2. Geterotrof organizmlar (odam va hayvonlar). Bu guruh, energiya manbayi sifatida, yashil o'simliklar tomonidan quyosh energiyasi hisobiga sintezlangan organik moddalardan (uglevodlar, lipidlar, oqsillardan) foydalanadi, ya'ni ular organik birikmalarning organizmda oksidlanishi natijasida ajralib chiqadigan energiya hisobiga yashaydi.

3. Mikroorganizmlar guruhi. Ushbu guruh uchun energiya manbayi bo'lib anorganik va ayrim organik moddalarning oksidlanishi natijasida ajralib chiqadigan energiya xizmat qiladi.

Termodinamikada qo'llaniladigan «sistema» tushunchasi, kattalik, zichlik, harorat, bosim, rang, magnit va elektr maydon kabi ko'rinishlar bilan xarakterlanadi. Sistemalar umuman gomogen va geterogen bo'lib, geterogen sistema ikki yoki undan ko'p fazalardan tashkil topgan holda sirt yuzlari bilan bir-biridan ajralib turadi.

Termodinamika sistemalarni ochiq va yopiq ikki guruhga bo'ladi. Yopiq sistemalar o'z navbatida berk va izolirlangan sistemalar deb ikki guruhga ajratiladi. Berk sistemada o'zgarishlar sodir bo'lganda uning massasi o'zgarmaydi, ammo u tashqi muhit bilan modda va energiya almashinadi. Izolirlangan sistemalar tashqi muhit bilan na modda, na energiya almashishda bo'ladi. Bu xil sistemada yuz beradigan o'zgarishlar, oxirgi natijada sistemani termodinamik muvozanat holatiga olib keladi. Bunday holatda sistema ish bajarish xossasidan mahrum bo'ladi.

Ochiq sistemada esa yuz bergan o'zgarishlar natijasida uning massasi va energiyasi o'zgaradi, ya'ni kamayadi yoki ko'payadi. Ochiq sistema–bu shunday bir sistemadirki, u har doim tashqi muhit bilan modda va energiya almashinuvida bo'lib turadi. Shu jihatdan qaraganda o'simliklar ham ochiq sistemalar jumlasiga kiradi. Agar sistemaning tarkibi va xossalari vaqt davomida o'zgarmasa, sistemaning bunday holati uning «statsionar holati» deb ataladi.

Ochiq sistemaning statsionar holati kimyoviy reaksiyalarni tasvirlashda ishlatiladigan kimyoviy muvozanat tushunchasiga o'xshab ketadi, ya'ni muvozanat ham vaqt davomida o'zgarmasdan qoladi. Ammo undan farqlanadi ham, chunki statsionar holatdagi sistema ish bajarish xususiyatiga ega.

Kimyodan ma'lumki, qaytar reaksiyalar amalga oshganda reaksiyalar tezliklarining o'zaro tenglashib qolish holati kimyoviy muvozanat deb ataladi. Qaytar reaksiyada to'g'ri reaksiya shapdan o'nga qanday tezlik bilan amalga oshsa teskari reaksiya ham shunday tezlik bilan amalga oshadi va oxirida kimyoviy muvozanat qaror topadi. Kimyoviy muvozanat, muvozanat konstantasi bilan xarakterlanadi.

Termodinamikaning birinchi qonuni. Bu qonun, aslida, energiyaning saqlanish qonuni bo'lib, uni Gelmgolts (1847) birinchi bor ifodalab bergan. Energiyaning saqlanish qonunidan kelib chiqadiki, massa energiyaga aylana oladi, energiya esa massaga mutanosib bo'lib, A. Enshteyn ($E=ms^2$) tenglamasiga ko'ra, birinchi qonun mohiyatan ish va issiqlikning ekvivalentligi haqidagi qonundir. Demakki, energiya bir turdan ikkinchi bir turga o'ta oladi. Tenglamaga ko'ra, 1g massa $9 \cdot 10^{20}$ erg energiya birligiga aylanishi mumkin.

Demak, ichki energiya (E) faqat issiqlikga yoki bir vaqtning o'zida, ham issiqlik ham ishga ham aylanishi mumkin. Boshqacha aytganda, energiya yo'qolmaydi va yo'qdan bor bo'lmaydi. U, faqat, ekvivalent miqdorda, bir turdan ikkinchi turga aylanishi mumkin.

$$\Delta E = E_{sub} \rightarrow E_{max} = Q - W$$

Bu yerda: ΔE – sistema ichki energiyasining o'zgarishi, E_{max}–mahsulotning ichki energiyasi, E_{sub}–substratning ichki energiyasi, Q–tashqaridan olingan issiqlik energiyasi, W–sistema bajargan ish.

Termodinamikaning ikkinchi qonuni. Klauzius tomonidan aytilgan fikrga ko'ra, issiqlik issiq jismdan sovuq jismga uzatiladi va buning aksi bo'lishi mumkin emas. Bunday hol, ya'ni issiqlikning sovuq jismdan issiq jismga uzatilishi faqat, tashqaridan sistemada ish bajarilgandagina kuzatilishi mumkin. Shu tarzda termodinamikaning ikkinchi qonuni kashf etilgan.

Ikkinchi qonunga binoan, tabiatdagi barcha sistemalar, o'z-o'zidan o'zgarib, termodinamik muvozanat holatiga intiladi. Masalan, suv yuqoridan pastga qarab oqadi; eruvchi modda eritma hajmida bir tekis taqsimlanadi; tirik organizmlar ham ma'lum davrdan so'ng, o'z-o'zidan inqirozga yuz tutadi. Aynan mana shunday holni tasvirlash maqsadida termodinamikaga entropiya tushunchasi kiritilgan.

Entropiya (ichki o'zgarish) – klassik termodinamikada entropiya o'zgarishi izolirlangan sistemalar uchun quyidagi ko'rinishda tasvirlanadi S=Q/T ya'ni entropiya o'zgarishi keltirilgan issiqlikning sistema haroratiga bo'lgan nisbatidan iborat bo'lib, qaytmas jarayonlarda oshib maksimumga intiladi. Qaytar jarayonlarda esa entropiya o'zgarmaydi.

Entropiya sistemaning muvozanatga yaqinlashish o'lchovi sifatida ishlatiladigan muhim parametr bo'lib, sistemaning holat ko'rsatkishi sifatida ish beradi va entropiya birliklarida (E q kJ, $\cdot K^{-1}$) ifodalanadi.

Bulardan tashqari ikkinchi qonun, bir vaqtning o'zida entropiya va haroratning termodinamik shkalasi hamdir. Muz eriganda uning entropiyasi oshadi, chunki uning strukturasi buziladi. Demak, sistemaning energiyasi kamayganda uning entropiyasi oshadi. Masalan, kristall (muz) holatdagi suvning entropiyasi–11,5 e.b, suyuq suvniki-16,75 e.b bo'lsa, gaz (bug') holatidagi suvniki esa–45,11 e.b. tashkil etadi.

Organizmlar uchun, entropiyaning oshishi bilan kechuvchi jarayonlarning, uning kamayishiga olib keluvchi (almashish) jarayonlar bilan birgalikda kechishi holi va ularning oxirgi natijada, o'zaro tenglashishidan iborat hol, ya'ni statsionar holat xarakterlidir.

Ichki energiyaning kamayishi va entropiyaning oshishi, erkin energiyaning kamayishiga olib kelsa, ichki energiyani oshishi va entropiyani kamayishi esa erkin energiyani oshishiga olib keladi. Bunday hol biologik sistemalarda yaqqol kuzatiladi, ya'ni ularning massasi va energiyasi oshishi yoki kamayishi mumkin.

Dastlab, yer yuzida hayot paydo bo'lgunga qadar, Quyoshdan kelgan erkin energiya, befoyda, issiqlik va nurlar ko'rinishida tarqalgan. Keyinchalik, yerda hayot paydo bo'lishi bilan, tirik sistemalar quyosh erkin energiyasining ma'lum bir qismini yutib, o'z faoliyatini davom ettirgan va qolgan qismini sochib muhitga tarqatgan. Shunday qilib, evolutsiya davomida yer kurrasida, tirik organizmlardan iborat statsionar sistema erkin energiyaning bir qismiga ega bo'ldi va uni biosfera doirasida ushlab qolish imkoniga erishdi.

III.1 HUJAYRANING ENERGETIK SIKLI, ENERGIYANING QAYTA O'ZGARTIRISHI VA ADENILAT SISTEMASI

Barcha tirik organizmlar, energiya manbalariga qarab avtotrof va geterotrof deb ikki guruhga bo'linadi.

Avtotroflar (yashil o'simliklar) anorganik moddalar: CO_2, H_2O va quyosh energiyasidan foydalanib, fotosintez jarayonida, glukoza sintezlaydi. So'ngra avtotroflar glukoza energiyasi evaziga turli xil murakkab organik moddalar hosil qiladi.

Geterotroflar (hayvonlar) esa energiyani avtotrof organizmlarda sintezlangan har xil ozuqa moddalardan (uglevodlar, oqsillar, yog'lar) oladi. Geterotrof organizmlarda organik moddalar tarkibidagi energiya, asosan, aerob nafas jarayonida ajralib chiqadi va mazkur energetik sikl H_2O va CO_2 hosil bo'lishi bilan o'z yakuniga yetadi.

Yashil o'simliklar ham o'ziga zarur energiyani o'z xloroplastlarida sintezlangan ozuqa moddalarini nafas zanjirida sarflash yo'li bilan ajratib oladi.

Ko'rinib turibdiki, o'simlik hujayralarida avtotrof va geterotrof jarayonlari birgalikda kechadi.

Tabiatda shunday bakteriyalar mavjudki, ular anorganik moddalarni oksidlab, ajralgan energiya hisobiga, organik moddalar sintezlaydi. Bu jarayon xemosintez deb ataladi.

Energiyaning qayta o'zgartirilishi. Ma'lumki, ozuqa moddalarining kimyoviy potensiali (energiyasi) molekulalar va atomlar o'rtasida mavjud kovalent va makroergik bog'larda jamlangan. Masalan, oqsillar tarkibidagi peptid bog'lari yoki efir bog'lari gidrolizlanganda bir molekula modda hisobiga ~3000 kal energiya ajralib chiqadi. Glukoza tarkibidagi C, H va O atomlari o'rtasidagi bog'larda esa bir molekula hisobiga, 686000 kal potensial energiya mujassamlangan bo'lib, u glukozaning oksidlanish jarayonida ajralib chiqadi:

Ushbu energiya o'simlik hujayralarida ham, hayvon hujayralaridagi kabi, birdaniga emas, balki, pog'onoma-pog'ona amalga oshadigan, oksidoreduktazalar ishtirokida kechadigan, fermentativ reaksiyalar davomida ajralib chiqadi.

Oziqa moddalarining oksidlanishi natijasida (ekzergonik reaksiyalarda) ajralib chiqadigan energiyaning faqat bir qismigina issiqlik tarzida ajraladi, qolgan qismi esa, yangidan sintezlangan moddalar tarkibiga o'tib kimyoviy energiyasiga aylanadi. Bu energiya hisobiga, hujayra bir qator ishlarni bajaradi:

a) kimyoviy ish–yangi molekulalarning (oqsil, uglevod va yog'lar) sintezi;

b) mexanik ish – (hujayraning bo'linishi, muskul qisqarishi);

d) osmotik ish–moddalarning osmotik yoki ion gradiyentiga qarshi yo'nalishda faol tashilishi;

e) elektr ish–membrana elektr potensiallari farqining hosil qilinishi va ushlab turilishi;

f) sekretsiya–har xil hujayra shiralarining ajratilishi;

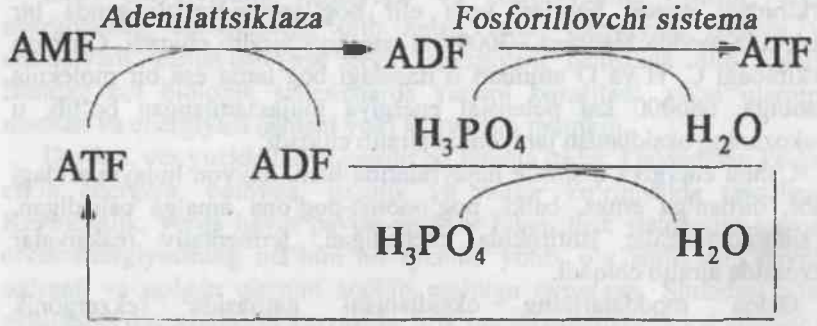
j) bioluminessentsiya–sovuq yorug'lik nurining tarqatilishi;

Yuqorida sanab o'tilganlardan faqat, «a» tip reaksiyalarda, ozuqa moddalar energiyasi kimyoviy bog'lar energiyasiga aylanadi, qolganlari esa energiyaning boshqa turlariga aylanadi.

Tirik organizmlarda amalga oshadigan energiya almashinish jarayonlarida adenilat sistemasi markaziy o'rin egallaydi. ATF-termodinamik beqaror birikma bo'lib, u, ADF yoki AMF hosil qilish yo'li bilan gidrolizlanadi.

ATF molekulasidagi pirofosfat bog'lari (fosfoangidrid), ADF bilan H_3PO_4 birikishi natijasida hosil bo'ladi. Bu xil fosforillanish reaksiyasi xloroplastlar, mitoxondriyalarning ichki membranalarida va ba'zi bir bakteriyalar sitoplazmatik membranalarida amalga oshadi.

AMF ni ADF ga aylanishi, fosforil -P-O- guruhining ATF dan AMF ga ko'chirilishi yo'li bilan amalga oshadi. Bu reaksiyani barcha hujayralarda uchrovchi, adenilatkinaza fermenti katalizlaydi. Metsler sxemasiga ko'ra AMF ning ATF ga aylanishi quyidagicha tasvirlanadi.



NAZORAT SAVOLLARI

1.Hujayraning energiyada boy birikmalari.
2.Termodinamikaning birinchi qonuni.
3.Termodinamikaning ikkinchi qonuni.
4.Hujayraning energetik sikli?

IV. O'SIMLIKLARDA SUV ALMASHINUVI

Ma'lumki, o'simliklar to'qimalari tarkibining 70–95% suvdan iborat. Suv o'zining ajoyib xususiyatlari tufayli organizmlar hayot faoliyatida birinchi va boshqa moddalarga tenglashtirib bo'lmaydigan o'rinni egallaydi. Ammo uning hujayra tuzilishida va undagi molekular darajada boradigan turli metabolik jarayonlardagi o'rni to'la o'rganilmagan.

Suvning butun bir organizmdagi o'rni turlichadir. Butun yer yuzidagi hayot formalari faqatgina suvli holatdagina mavjud. Shuning uchun ham hujayra tarkibidagi suvning kamayishi, tirik tuzilmalarning tinchlik, ya'ni anabioz holatiga o'tishiga olib keladi.

IV.1.SUVNING O'SIMLIK HAYOTIDAGI O'RNI

Tirik organizmlarning asosiy komponentlaridan biri suvdir. O'simlikning barcha organlarida suv bo'ladi: bargda–90%, novdada–70–80%, ildizda–50–60%, urug'da–10%. Vakuolada–98%, sitoplazmada–80%, qobiqda–50% atrofida suv uchraydi.

Biologik obyektlarda suv quyidagi asosiy vazifalarni bajaradi:

1. Hujayra, molekula, to'qimalar va organlarni bir butun qilib birlashtirib turadi. Suv uzluksiz muhitni tashkil qiladi.

2. Biokimyoviy reaksiyalar uchun eng yaxshi va muhim muhitdir.

3. Hujayra tuzilmalarini tartibga solishda qatnashadigan oqsillar tarkibiga kirib, ularning konformasiyasini belgilaydi.

4. Bir qancha biokimyoviy reaksiyalarning tarkibiy qismidir;

a) fotosintez jarayonida elektronlar donoridir.

b) Kres siklida oksidlanish-qaytarilish jarayoni ishtirokchisi.

5. Hujayra hayotiy jarayonlarida, xususan, suvning membranelardagi elektronlar va protonlar tashiluvidagi o'rni beqiyosdir.

6. Moddalar almashinuvida asosiy o'rinni tutadi. Masalan, ksilema to'qimalari bo'ylab esa suv va unda erigan moddalarni tashisa, floema to'qimalari bo'ylab moddalarning simplast va apoplast tashiluvi amalga oshadi.

7. Issiqlikni boshqaruvidir. Suv tufayli o'simlik to'qimalarida haroratning birdan o'zgarishi ro'y bermaydi. Bu hol suvning yuqori issiqlik sig'imi bilan o'lchanadi.

8. Suv tufayli yuzaga keladigan egiluvchanlik xususiyati tufayli o'simliklar har xil mexanik ta'sirlardan saqlanadi.

9. Suv sababli bo'ladigan osmos va turgor holatlari tufayli to'qimalarning nisbatan qattiq holati saqlanadi.

O'simliklarning evolutsiyasi mobaynida ularning suvga bog'liqligi birmuncha kamaya borgan. Masalan, suv o'tlari uchun suv ko'payish va yashash muhitidir. Yer osti sporali o'simliklarida esa ularning ko'payishiga suvning ta'siri qisman saqlanib qolgan xolos, ya'ni suv gametalarning ipchalari tufayli harakatlanishiga yordam beradi. Urug'li o'simliklar o'zlarining changdonlari va urug'donlari tufayli ko'payish jarayonlarida suvga muhtoj emas. Urug'li o'simliklarda ontogenez davomida suvdan foydalanish jarayonlari anchagina takomillashgandir. Ushbu jarayonlar albatta tiriklik dunyosining suvli muhitdan quruqlik muhitiga ko'chishi bilan chambarchas bog'liqdir.

Suvning tuzilishi va xossalari. Ma'lumki suv uch agregat holatida bo'lishi mumkin, ya'ni suyuq, qattiq va gaz holatlarida. Bu tuzilmalarning har birida suv turlicha tuzilishga ega. Shuningdek, tarkibidagi moddalarga qarab suv boshqa xususiyatlarga ham ega bo'ladi. Suvning qattiq holati ham kamida ikki xil bo'ladi. Bular, muzning sof kristall holati va kristall bo'lmagan shishasimon muz holati. Muzning shishasimon holati suv tez muzlaganda ro'y beradi. Bunda suv molekulalari kristall panjaralari hosil qilishga ulgurmaydi. Buni biz suvni suyuq azot bilan muzlatganimizda ko'rishimiz mumkin.

Atmosfera havosidan yuqori bosim ostida olinadigan suyuq azotning harorati –170°C gacha bo'lishi mumkin. Suvning mana shu xususiyati tufayli ayrim bir hujayrali suv o'tlarini va faqatgina ikki qator hujayralardan tarkib topgan Mnium moxini ular organizmiga zarar yetkazmasdan muzlatish mumkin. Hujayra va to'qimalar sekin asta soviganda ularda sof suv kristallari hosil bo'ladi va ular qaytmas zararlanadilar. Bunga asosan ikkita sabab bo'lishi mumkin, ya'ni hosil bo'lgan muzning mexanik ta'siri yoki hujayraning suvsizlanishi holatlari.

Suvning sof kristall muz holati turli-tuman bo'lishi mumkin. Masalan, muzning paporotniklarning barglari ko'rinishida, har xil gulsimon tuzilishlari shular jumlasidandir. Rus olimi A.A. Lyubishev-ning fikricha suvning kristallanish xususiyati, qandaydir tirik organizmlarning shakllanishiga o'xshab ketadi.

Sof suvning molekular tuzilishi va xossalari. Bizning davrimizda suv boshqa moddalarni o'rganishda ularning hajmi va solishtirma zichliklari o'lchamlari uchun namuna sifatida foydalaniladi.

Zichlik. Barcha moddalar qizdirilganda ularning zichligi kamayadi, suvniki esa ortadi. Masalan, 0,1013 MPa (1 atm.) bosimda 0°C haroratdagi suvni asta sekin qizdira borsak, uning zichligi orta boradi va 4°C haroratda eng yuqori ko'rsatkichga (sm^3/g) ega bo'ladi. Suv muzlaganda esa uning hajmi keskin 11% ga ortib ketadi. Shuningdek, muzni 0°C eritish uning zichligining keskin kamayib ketishiga olib keladi.

Suvning zichligiga bosim ham ta'sir qiladi. Masalan, bosimning har 13,17 MPa (130 atm) suvning muzlash va qaynash haroratlarining 1°C ga o'zgarishiga olib keladi. Shuning uchun ham dengiz sathidan ancha baland joylarda suv nisbatan past haroratlarda qaynaydi. Okeanlarning o'ta chuqur joylarida suvning harorati manfiy bo'lsada u muzlamaydi. Suvning haroratini 4°C dan 100°C gacha oshirish uning zichligining 4% ga ortishiga olib keladi.

Issiqlik sig'imi. Suvning issiqlik sig'imi, ya'ni uning qaynash haroratini 1°C ga oshirish uchun zarur bo'ladigan issiqlik miqdori boshqa moddalarnikiga nisbatan 5–30 marta ko'pdir. Faqatgina vodorod va ammiakning issiqlik sig'imi suvnikiga nisbatan yuqori. Agar biz suv va qumning issiqlik sig'imini solishtiradigan bo'lsak, qumning issiqlik sig'imi suvnikiga nisbatan 5 marotaba kamligini ko'rishimiz mumkin. Shuning uchun ham bir xil quyosh haroratida qum suvga nisbatan kamroq isiydi, ammo suv qumga nisbatan shuncha ko'proq o'zida issiqlikni ushlab tura oladi.

Suvning bug' hosil qilish va qaynash issiqligining nisbatan yuqori bo'lishi uning tarkibidagi vodorod bog'lariga bog'liqdir. Buni biz ikkita bir-biriga o'xshash birikmalarda C_2H_5OH va $(CH_3)_2O$ ko'rishimiz mumkin:

	H–bog'larining mavjudligi	Qaynash harorati(°C)	Bug'lanish issiqligi
C_2H_5OH	bor	78	10,19 kkal/mol
$(CH_3)_2O$	yo'q	24	4,45 kkal/mol

Suv mana shu o'zining yuqori issiqlik sig'imi xossasi tufayli havo harorati birdaniga isib ketganida ham o'simlik to'qimalarini haddan tashqari qizib ketishdan saqlasa, suvning par hosil qilish issiqlik sig'imi esa o'simliklar tanasining termoregulatsiyasida ishtirok etadi.

Sirt tarangligi tortishuvi va adgeziya. Suv yuzasida ular molekulalarining o'ziga xos birikishi natijasida sirt tarangligi vujudga

keladi va 18°C haroratda 0,72 mn/sm ga teng bo'ladi. Ushbu ko'rsatkich suyuq moddalarnikiga nisbatan eng yuqorisidir. Sirt tarangligi tortishuvi tabiiy moddalardan faqatgina simobniki suvnikiga nisbatan yuqori, ya'ni 5 mn/sm.

Suv shuningdek, yopishish, ya'ni adgeziya xossasiga ham egadir. Bu xususiyat suvning yerning tortish kuchga qarshi o'simliklar tanasi bo'ylab ko'tarilishida namoyon bo'ladi.

Suvning molekular tuzilishi. Suv molekulasidagi ikki juft elektron vodorod va kislorod yadrolari uchun umumiy hisoblanadi. Ushbu suv molekulalaridagi H va O atomlari o'zaro elektrostatik ta'sir qilib to'rtta suv molekulasini bog'lab turadi.

Kislorod va vodorod atomlarining o'zaro elektrostatik ta'siri natijasida yuzaga kelgan va kovalent bog'larning juda kam kuchiga ega bo'lgan bog'lar vodorod bog'lari deyiladi. Vodorod bog'lar juda kuchsiz bo'lib suyuq suvda ularni uzish uchun bor yo'g'i 18,84 kJ/mol energiya zarurdir xolos. Bu yerda shuni eslash zarurki, kovalent bog'larni uzilishi energiyasi 460,4 kJ/mol ga teng. Demak, sovuq suvning vodorod bog'lari kovalent bog'larga nisbatan deyarli 25 baravar kuchsizroq ekan. Shuning uchun ham, vodorod bog'lari doimiy ravishda sintezlanib va uzilib turadi. Ularning yarim yemirilish davri $1 \cdot 10^{-9}$ soniya atrofida.

Ionlanish. Suv molekulasidagi elektronlarning vodorodga nisbatan kislorodga kuchliroq bog'langanligi tufayli, doimiy ravishda protonlarning uzilishi ro'y berib to'radi. Buning natijasida suv molekulalari dissotsialanadi.

$$H_2O \longrightarrow H^+ + OH^-$$

Ammo hosil bo'lgan vodorod ionlari erkin holda tura olmaydi va boshqa bir suv molekulasiga birikadi.

$$H_2O + H^+ \longrightarrow H_3O^+$$

Bu ikkala jarayonni birlashtirib quyidagi holatda yozish mumkin.

$$H_2O + H_2O \longrightarrow OH^- + H_3O^+$$

Ayrim hollarda gidroksoniy ioni (H_3O) sodda H^+ ko'rinishida yozilishi mumkin.

Kimyoviy sof suvning harorati 25°C bo'lganda vodorod va gidroksil ionlarining miqdori o'zaro teng, ya'ni ularning har birining miqdori $1 \cdot 10^{-7}$ mol/l ga teng bo'ladi. Ushbu ko'rsatkich pH= 7 deb qabul qilingan.

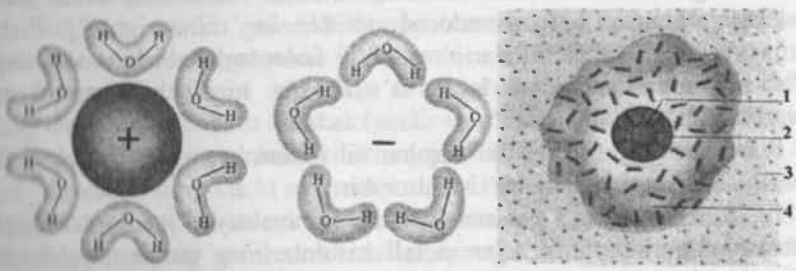
Suvning eritmalardagi holati. Suvda eruvchan moddalarning unga birlamchi ta'siri bu toza suvga xos bo'lgan tuzilishning buzilishidir. Bunga ikkita sabab bo'lishi mumkin.

1. Geometrik omil, ya'ni suvda erigan modda bilan suv molekulalari o'lchamlarining bir xilda emasligi.

2. Elektrostatik omil, ya'ni suvda eruvchan ion elektr maydoni ta'sirida suv molekulalarining qayta qutblanishi. Buning natijasida erigan modda zarrachalari atrofida suvning qandaydir yangi tuzilmasi yuz beradi va bu holat o'z navbatida suvda erigan moddaning xossalariga bog'liqdir.

Binobarin suvda elektrolit moddalarni eritsak, suvning tuzilishiga geometrik va elektrostatik omillar birgalikda ta'sir qiladi. Kationlarning elektr maydonida joylashgan suv molekulalarining barchasi unga o'zlarining manfiy tomonlari bilan o'girilgan bo'lsa, anionlar elektr maydonida musbat tomonlari bilan burilgan bo'ladi (IV.1-rasm).

O'simlik hujayrasi tarkibidagi suv deyarli sof holda uchramaganligi uchun, uning eritmalardagi holatini o'rganish alohida ahamiyatga ega. Tarkibida ionlar bo'lgan eritmalardagi suvning tuzilishi sof suv tuzilishidan keskin farq qiladi. Bu hol suyultirilgan eritmalarda (0,1 mol/l) zaryadlangan ionlar hisobiga bo'ladi.



IV.1-rasm. Suv molekulalarining kation va anion atrofida joylashuvi va ion gidratatsiyasi modeli (B.B.Polevoy, 1989): *1–ion, 2–birlamchi gidratatsion qobiq, 3–ikkilamchi gidratatsion qobiq (tuzilishi buzilmagan suv), 4–tuzilishi buzilgan suv*

Zaryadlangan ionlarning zichligi samaradorligi ionlarning qutblanish kuchiga bog'liqdir. Yuqori zichlikga ega bo'lgan kichkina ionlar sof suvning tuzilishiga katta ionlarga nisbatan kuchliroq ta'sir qiladi. Ammo ularning ikkalasi ham sof suvning tuzilishini buzadi. Masalan, kichkina ionlar suv molekulasini o'ziga tortadi, katta ionlar esa o'z o'lchamlari tufayli muzsifat suvning panjarasimon tuzilishini buzadi. Bunda suvli eritmaning yopishqoqlik darajasi o'zgaradi. Masalan, kuchsiz

gidratlangan katta ionlar (Li^+, Na^+, Mg^{2+}, F-) tufayli yuzaga kelgan yopishqoqlik darajasi, sof suvnikiga nisbatan kam bo'ladi. Boshqa bir ionlar esa (K^+, Rb^+, NH_4^+, Ca^{2+}, Cl^-, OH^-, NO_3^-) nisbatan yuqori yopishqoqlikni yuzaga keltiradi.

Ichki ion bilan kuchli bog'langan suv molekulasi qatlamini *birlamchi yoki yaqin gidratatsiyalanish deyiladi.*

Suvning eritmalaridagi bu xossasi oqsillarni poliakrilamid gelda, elektroforez usulida ajratishda qo'l keladi. Chunki oqsillar o'zlarining zaryadlariga qarab anod va katodga ionlar bilan birgalikda yo'llanadi. Ammo ion o'ziga yaqin suv molekulalari bilan birga, nisbatan, uzoqroqdagi suv molekulalariga ham ta'sir qilishi mumkin. Bu hol ikkilamchi yoki uzoq gidratasiyalanish deyiladi. Ikkilamchi qatlamdan tashqaridagi suv molekulalarining tuzilishi buzilmaydi.

Anion atrofida suv molekulalari unga vodorod atomlari bilan qaraganligi sababli suvning tuzilishi nisbatan kamroq buziladi.

A.A. Bloxning (1970) fikricha bir-biriga o'lchamlari jihatidan o'xshash bo'lgan zaryadlarning suv tuzilishiga ta'sirida anionning ta'siri kationnikiga nisbatan kam bo'ladi. Chunki kation ta'sirida suv molekulalarida yuz bergan vodorod atomlarining tashqariga o'girilishi natijasida bu suv molekulalarining tabiiy holatdagi kabi tetraedr hosil qilish imkoniyati yo'qoladi. Ionlar ta'sirida o'z tuzilishini o'zgartirgan suv gidrat suvi deyiladi.

R.A. Xorining (1970) fikricha har xil ionlarning gidratatsiyalanishi xususiyatlari quyidagicha bo'lishi mumkin:

1. Kationlarning gidratatsiyalanishi xususiyati anionlarnikiga nisbatan yuqori bo'ladi. Agar metall kationlarining gidratatsiyalanishi ko'rsatkichi 4 ga teng bo'lsa, galloid anionlar uchun 1–4 bo'ladi.

2. Ionning zaryadi qanchalik katta bo'lsa, u shunchalik ko'p gidratlanadi. Masalan, ikki zaryadli ion Mg^{2+} uchun gidratlanish ko'rsatkichi 6–12, bo'lsa xuddi shunday o'lchamli sof (kristall) radiusli Li^+ ioni uchun ~4 ga teng.

3. Bir xil zaryadli ionlarning gidratlanishida ularning qaysi birining sof radiusi kichik bo'lsa, shunisi ko'proq gidratatsiyalanadi. Ammo gidratatsiyalanish deganda doimo ham suv molekulalarining ionlarga bog'lanishini tushunish kerak emas. Chunki, ayrim ionlar o'zlari atrofidagi suv molekulalarining harakatchanligini oshiradi. Masalan, toza suvning faollanishi energiyasi berilgan haroratlarda E bo'lsa, ion ta'sirida, E ko'rsatkichga o'zgarishi va $E + \Delta E$ bo'lishi mumkin.

Bunda ikki xil holat bo'lishi mumkin.

1). $\Delta E>0$. Bunda suvning faollanishi energiyasi oshadi, lekin begona zaryad atrofida suv molekulasining almashinuvi qiyinlashadi va buning natijasida suvning tuzilishi turg'unlashadi.

2). $\Delta E<0$ ya'ni [(E + (-ΔE)] Bunda faollanish energiyasi kamayadi va ion atrofida suv molekullarining almashinuvi oshib, buning natijasida suvning tartibsizlanishi ro'y beradi. Bu salbiy gidratatsiyalanish deyiladi.

G.A. Krestov ham eritmalar entropiyasini o'rganish natijasida Li^+ va Na^+ kationlari entropiyani kamaytiradi, K^+ , Rb^+ va Si^+ ionlari esa entropiya'ni oshiradi degan xulosaga kelgan.

Entropiya, sistemalar tuzuluvchanligiga teskari proporsional bo'lganligi sababli Li^+ va Na^+ionlari suv molekulasining tartibliligini oshirsa, K^+ , Rb^+ ionlari esa suvning bu xususiyatini kamaytiradi.

Suvning tuzilma harorati sistemadagi suvning tuziluvchanlik tartibliligi harorati bilan xarakterlanuvshi ko'rsatkichdir. Masalan, sistemada 20°C haroratda suv molekulalarida yuz bergan tartiblilik, toza suv haroratini 10°C atrofida pasaytirganda yuz beradigan tartiblilikga teng bo'ladigan bo'lsa, bu suvning tuzilma harorati ~10°C bo'ladi.

X.S.Frek va V Van (1970) gipotezasiga ko'ra har bir ion uch qatlamli suv bilan o'ralgandir (IV.I-rasm).

Ionga eng yaqin sferadagi suv ion elektr maydoniga qat'iy bog'langan bo'lib, kam harakatchandir va gidrat suvi deb ataladi. Undan keyingi sferadagi suv ham elektr maydoni ta'sirida bo'ladi, ammo bu maydonda ionning kuchi suv molekulalari tuzilishini o'zgartira olmaydi. Uchinchi tashqi qavatdagi suv molekulalarining tuzilishi toza suvnikiga o'xshaydi, ammo suv molekulalari qisman bo'lsada ionning elektr maydoni ta'sirida bo'ladi.

Suvning tuzilishiga ionlar ta'sirini har xil haroratlarda o'rgangan A.M. Bloxning (1970) fikricha eritmaning harorati qanchalik katta bo'lsa, uning tuzilishi shunchalik ko'proq–suv va unda erigan moddaning o'zaro ta'siriga bog'liq bo'ladi.

Termodinamik nuqtai nazardan biror moddaga bo'layotgan tashqi ta'sirni to'xtatsak, shu moddaning ta'siri natijasida hosil bo'lgan xossalar ham yo'qolishi lozim. Lekin suvning o'z tuzilishini tiklashi uchun, tashqi ta'sir to'xtaganidan so'ng ham birmuncha muddat zarur. Mana shu vaqtda suvda tashqi ta'sir natijasida yuzaga kelgan va normal holatda uchramaydigan xossalar namoyon bo'ladi. Masalan, suvga magnit maydonini ta'sir ettirganimizda bu ta'sir tufayli yuzaga kelgan o'zgarish asta-sekin pasayib bir qancha vaqt saqlanib qoladi.

Shuningdek, ma'lum bir haroratgacha isitilgan suvning fizik xossalari, shu darajadagi haroratgacha sovitilgan suvning fizik xossalaridan farq qiladi.

V.M. Danilovning (1956) ko'rsatishicha 0°C dan ko'proq isitilgan suv 0°C dan sal pastroq haroratda muzlaydi. Shuningdek, 40–50°C haroratga qadar isitilgan suv esa –11,6°C da muzlaydi.

A.K. Gumanning (1966) fikricha hech bir o'zgarishga uchramagan suvning sigirlarning sut berishini, tovuqlarning tuxum berishini va qishloq xo'jalik o'simliklarining hosildorligini oshirishining asosiy sabablari, bu suvning o'zida «muz tuzilishi» haqidagi xususiyatini saqlab qolganligi va shu tufayli organizmlar tomonidan yengil o'zlashtirilishidir.

Binobarin nisbatan sovuq va buloq va daryo suvlarining inson organizmi tomonidan yengil o'zlashtirilishi barchamizga ma'lum. Shu sababli ham qishloq xo'jalik ekinlarini ko'proq kechki salqin paytida sug'orish tavsiya qilinadi.

Immobillashgan suv. Immobillashish bu makromolekulalarning konformatsion o'zgarishi vaqtida suvni mexanik ushlab olinishidir. Buning natijasida suv makromolekula ichida yoki ular orasidagi yopiq muhitga tushib qoladi. Immobillashgan suvning bir qismi gitratatsiya jarayonlarida qatnashsa, qolgan qismi oddiy suv xossalariga ega bo'ladi. Ammo immobillashgan suv o'zining yuqori harakatchanligiga qaramasdan yopiq sistemada bo'lganligi sababli makromolekulalardan faqatgina katta kuch tufayli uzilishi mumkin. Bu jihatdan immobillashgan suvni bog'langan suv deb qarash mumkin. Shuni aytib o'tish kerakki, moddalar tarkibidagi immobillashgan suvning miqdori haqida aniq-tiniq ma'lumotlar yo'q. Ammo o'simliklar ontogenezida immobillashgan suvning fiziologik ahamiyati juda katta. Masalan, o'simlik urug'lari tabiiy sharoitda yoki sun'iy ravishda qisman suvsizlanganda, uning endospermi kraxmal qismida suv butunlay qolmagan taqdirda ham uning murtagida oqsillarga immobillashgan suv qolib, urug'lar unuvchanligini ta'minlashga xizmat qiladi.

O'simlik hujayrasi tarkibidagi ionlar bilan bog'langan suvni *osmotik bog'langan* suv deyiladi va u hujayra osmotik bosimining asosiy xususiyatini belgilaydi.

Oqsillar eritmasi. Oqsillarning gidratatsiyalanishi suv molekulalarining gidrofil (ionlangan va elektroneytral) va gidrofob (qutbsiz) guruhlar bilan o'zaro ta'siri hamda uning yopiq muhitda makromolekulalarning konformatsiyasi natijasida immobilizatsiya-

lanishi (suv makromolekulalarning ichida qolib ketadi) natijasida kelib chiqadi.

Suvning tuzilishiga oqsillar molekulasidagi gidrofob guruhlardan tashqari membrananing lipid fazalari ham ta'sir qilishi mumkin.

Oqsillarning suvda erishi ko'rsatkichi juda keng. Masalan, quruq kollagen, suvli albuminga nisbatan ko'proq suv bog'lash xususiyatiga ega, holbuki, kollagen suvda erimaydi, albumin esa yaxshi eriydi. Oqsillarning gidratatsiyalanishi ularning tarkibidagi peptid bog'lariga asosan yuz beradi.

Shunday qilib, makromolekulalar uni o'rab turgan suvga turlicha ta'sir qilishi mumkin. Ularning fizik-kimyoviy xossalariga (qutblangan, qutblanmagan, ionlashgan guruhlarning mavjudligi) asosan hamda konformatsion holati va tashqi muhitga (pH, ionlar tarkibi) qarab suvning ko'p yoki kam bog'lanishi yuz berib turg'un muzsimon tuzilish yuzaga kelishi mumkin.

Hujayradagi suv formalari. O'simliklarning hujayralari va to'qimalarida suvning asosan ikki formasi mavjud. Bular erkin va bog'langan suv molekulalari. Hujayradagi erkin suvning miqdori undagi fiziologik-biokimyoviy jarayonlarning jadalligini belgilasa, bog'langan suv ularning chidamliligi asoslarini belgilaydi.

Bog'langan suv o'z navbatida bir necha xil bo'lishi mumkin.

a) osmotik bog'langan suv (ionlar, molekulalar kabi moddalarni gidratlaydi);

b) kolloid bog'langan suv, ya'ni o'z ichiga kolloid sistemaning ichidagi, tashqarisidagi va orasidagi suvni oluvchi suv formasi;

d) kapillar bog'langan suv (o'tqazuvchi sistemalar va hujayra devori tarkibidagi suv).

Umuman o'simlik hujayralaridagi bog'langan suvning miqdori uning turiga, o'sayotgan joyiga, to'qimalardagi suvning miqdoriga va o'simlik qismlariga bog'liqdir. Ammo umumiy suv miqdori ko'proq o'simlikning turiga bog'liqdir. Masalan, arpaning ildiz uchlarida umumiy suvning miqdori 93% bo'lsa, sabzi ildiz uchlarida ushbu ko'rsatkich 88,2% ni tashkil qiladi. Shuningdek, karam barglarida 86% bo'lsa, makkajo'xori barglarida 77%. Xuddi shunday mevalardagi suv miqdori ham har xil– pomidorida 94,1%, olmada 84,0% dan iboratdir

O'simliklar urug'lari tarkibidagi umumiy suv miqdori ularning turiga qat'iyan bog'liq bo'lib, urug'larning unuvchanligi va o'sish energiyasini belgilovchi bosh mezondir. Masalan, yeryong'oqda – 5,1%, makkajo'xorida – 11,0% bo'lsa, arpa donlarida – 10,2% dir. Umuman

urug'lardagi suvning miqdori o'simliklarning turiga qarab 5–20% atrofida bo'lishi mumkin.

O'simlik hujayralaridagi suvning asosiy qismi, ya'ni 98% ga yaqini uning vakuolalarida bo'ladi. Ammo meristema hujayralari bundan mustasno. Masalan, ildiz uchlari meristema to'qimalarida oz sondagi mayda-mayda vakuolalar bo'ladi va ularning hujayra devorlari juda yupqa bo'lib suvning asosiy qismi sitoplazmadadir.

V.Larxerning (1976) fikricha hujayradagi suv formalari har xil, Masalan, kimyoviy bog'langan suv holatida, zaxira suv holatida, ya'ni hujayra kompartmentlari suv yig'uvchi bo'shliqlarida, vakuolda hamda interstitsial suv-hujayra oraliqlaridagi va o'tkazuvchi naylar hamda to'rsimon naylardagi tashuvchilik vazifasini bajaruvchi suv holatlarida bo'ladi.

Erkin suv yetarli darajada harakatchandir. Masalan, ildizlari yuvilayotgan muhitga nishonlangan og'ir suv formasi ($H_2{}^{18}O$) kiritilsa, 1-10 daqiqadan so'ng og'ir suvning ildiz to'qimalari ichkarisidagi va tashqi muhitdagi miqdorlari bir xil bo'ladi. Bu o'z navbatida ildiz hujayralari plazmalemmasining suvni o'tkazish xususiyatining anchagina yuqori ekanligidan dalolat beradi. Bug'doyning yosh ildizlari hujayrasidagi suvning 3/4 qismi vakuolalarda joylashgan, 1/4 qismi esa hujayra devori tarkibida va faqatgina 1/20 qismigina sitoplazmada joylashgan. Ammo tarkibida birqancha vakuolalar bo'lgan meristema hujayralarida suvning asosiy qismi sitoplazmada joylashgan.

Hujayralarda suvning ushlab turilishi asosan osmos va biokalloidlarning bo'kishi natijasida bo'ladi.

Umuman olganda erkin suv miqdori fiziologik jarayonlarning intensivligini belgilasa, bog'langan suv miqdori o'simliklarning noqulay omillarga chidamliligini belgilaydi.

O'simliklarga suv va unda erigan turli xil moddalarning kirishi hamda o'simlik tanasi bo'ylab harakatlanishi muhim fiziologik jarayonlardan biridir. Ushbu jarayonning amalga oshishida o'simlik hujayrasining osmotik potensiali alohida ahamiyatga ega va o'z navbatida diffuziya va osmos qonunlaridan kelib chiqadi.

Diffuziya–bu erituvchi va erigan modda molekulalarining vaqt birligi ichida bir tekis taqsimlanish jarayonidir. Diffuziyaning yo'nalishi yuqori konsentratsiyadan past konsentratsiyaga qarab, ya'ni kam erkin energiyaga ega bo'lgan tomonga qaralgandir.

Erkin energiya–bu sistemaning ishga aylanishi mumkin bo'lgan ichki energiyasining bir qismidir. Bir molekula moddaga nisbatan olingan

erkin energiya kimyoviy potensial deyiladi va u jarayon hamda harakatlanish uchun sarf bo'ladi. Suv boshqa barcha birikmalarga nisbatan yuqori kimyoviy potensialga ega. Suvda moddalarning erishi o'z navbatida suvning kimyoviy potensialini, faolligini, erkin energiyasini, kamayishiga olib keladi.

Osmos. Suv va boshqa erituvchilarning yarim o'tkazgish parda orqali diffuziyasi osmos hodisasi deb ataladi. Osmos suvda erigan moddalarning konsetratsiyalarining farqi natijasida paydo bo'ladi. Osmos ikki xil bo'ladi, ya'ni endoosmos va ekzoosmos.

Endoosmos–eritmaning ichkariga kirishi.

Ekzoosmos–eritmaning tashqariga chiqishi.

Osmotik bosim. Eritmalarning osmotik bosimi shu sistemaga suvni kirishini to'xtatish uchun zarur bosimga miqdori bilan o'lchanadi.

Eritmalarning osmotik bosimi ularning konsentratsiyalariga bog'liq bo'lib, gazlar uchun qabul qilingan Boyl Mariotning gazlar uchun yaratgan qonuniga bo'ysinadi. Osmotik bosim, eritmaning molar konsentratsiyasiga va haroratga to'g'ri proporsionaldir. Chunki harorat oshgan sari, osmotik bosim ham osha boshlaydi.

Vant-Goff eritmalarning osmotik bosimi qonuni ham Boyl-Mariot yaratgan gazlar qonuniga bo'ysunishini ko'rsatdi. O'simliklar hujayra shirasi eritmalarining osmotik bosimi Vant-Goff formulasi bo'yicha atmosferalarda (atm) yoki Paskallarda (Pa) o'lchanadi.

P = RTCi; P–osmotik bosim; R–gaz doimiysi (0,0821); T–absolut harorat ($273+t^o$); C–moddalarning miqdori; i–izotonik koeffitsiyent ($i=n+1(n-1)$.

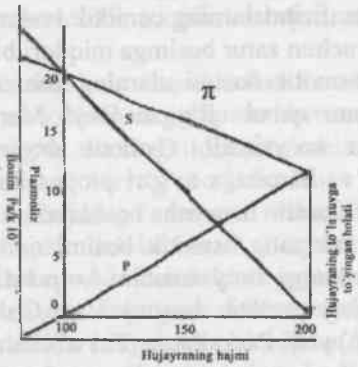
Umuman moddaning diffuziyalanish tezligi uning molekulasining energetik darajasini belgilaydi va kimyoviy potensial deyiladi hamda Ψ(psi) bilan belgilanadi. Toza suvning kimyoviy potensiali suv potensiali deyiladi va ΨH_2O bilan belgilanadi..

Suv potensialining eng yuqori ko'rsatkichi kimyoviy toza suvda bo'lib, miqdor 0 deb qabul qilingan. Shuning uchun boshqa har qanaqa biologik va kimyoviy suyuqliklar suv potensiallari manfiy ko'rsatkichga ega.

R. Sleysherning (1970) fikricha suv potensiali bu bog'langan suv potensialini kimyoviy toza suv potensialiga yetkazishda bajarilgan ishga tengdir. Suv potensiali o'z ichiga erigan modda tufayli bo'ladigan osmotik potensial (Ψ_π) va gidrostatik bosim tufayli bo'ladigan (Ψ_P) potensiallarni oladi.

O‘simlik hujayrasi osmotik sistema sifatida. Vakuol tarkibida ko‘pgina osmotik faol moddalar, ya’ni qandlar, organik kislotalar; tuzlar va boshqalar bo‘lganligi tufayli o‘ziga suvni tortish xususiyatiga ega. Bunda plazmolemma va tonoplast yarim o‘tkazuvchan membrana sifatida xizmat qiladi. Ushbu sistema tanlab o‘tkazuvchanlik xususiyatiga ega bo‘lganligi sababli, suv undan boshqa moddalarga nisbatan tez o‘tadi.

Suvning hujayraga kirish kuchi uning so‘rish kuchi deb ataladi. So‘rish kuchining kattaligi hujayra shirasining osmotik bosimi (P) va uning turgor yoki gidrostatik bosimi (π) ga bog‘liq. Turgor bosim bu hujayra devorining unga bo‘lgan bosimga qarshiligidir (IV.2-rasm).



IV.2-rasm. Ideal osmotik hujayra uchun gidrostatik bosimi (P), osmotik bosim *(π)* va so‘rish kuchi (S) o‘rtasidagi o‘zaro bir-biriga bog‘liqlik sxemasi (V.V.Polevoy, 1989).

O‘simlik hujayralarida modda almashinuvi jarayonlari doimiy ravishda sodir bo‘lib turadi. Hujayra po‘sti suvda erigan moddalarni yaxshi o‘tkazadi. Protoplazmadagi plazmolemma hamda tonoplast membranalari moddalarni tanlab o‘tkazish xususiyatiga ega, shuning uchun suv va unda erigan moddalar hujayra shirasiga har xil tezlikda o‘tadi.

Rasmdan ko‘rinib turibdiki, agar hujayra turgessent ya’ni suvga to‘yingan holatda bo‘lsa S = 0, P =π, chunki S= π- P yoki Ψsuv =Ψπ-Ψ$_P$

Uzoq davom etgan suvsizlikdan so‘ng esa hujayra turgorni yo‘qotadi. Bunda, P = 0 va S = P bo‘ladi.

Agar biz o‘simlik hujayrasini gipertonik eritmaga tushirsak, bu eritmaning vakuoladagi suvni tortib olishi natijasida protoplast kichrayib

hujayra devoridan ajraladi. Protoplast bilan hujayra devori oralig'idagi bo'shliqni esa tashqaridan kirgan eritma egallaydi.

Ayrim hollarda yosh to'qimalarda tez yuz bergan suv taqchilligi turgor bosimning manfiy ko'rsatkichga ega bo'lishiga olib keladi. Bunda protoplast hujayra devoridan ajralmasdan, balki uni o'zi bilan torta boshlaydi va hujayralar kichrayadi. Ushbu holat sittoriz deyiladi.

Agar biz o'simlik hujayrasini osmotik sistema sifatida qaraydigan bo'lsak, unda yuqori molekular moddalar, ya'ni kraxmal, oqsillar va yog'larning katta miqdorda sintezlanishi va yig'ilishi natijasida osmotik bosimni deyarli o'zgarmasligini oson tushunish mumkin.

O'simlik hujayralarining osmotik bosimi ularni tuproqdan suvni yutishi va o'zlarida tutib turish qobiliyati bilan belgilanadi. O'simliklar hujayralarining osmotik potensiali o'simliklarning turiga bog'liqdir. O'simlik hujayralarining osmotik bosimi ko'pchilik hollarda 0,1-2,6 MPa oralig'ida bo'ladi. Ammo o'simlik yer ustki qismlari hujayralarining osmotik bosimlari yer ostki qismlarinikiga nisbatan yuqori bo'ladi. Masalan, ko'p hollarda ildiz hujayralarining osmotik bosim 0,3-1,2 MPa bo'lsa, yer ustki qismlarida 1,0-2,6 MPa bo'ladi. Bu holat evolutsiya jarayonida shakllangan bo'lib, osmotik konsentratsiya va surish kuchining vertikal gradiyenti hosil bo'lishiga olib keladi.

Galofit o'simliklar hujayralarining osmotik potensiali 15 MPa gacha bo'lishi mumkin va ayrim galofit o'simliklarning hujayra shirasidagi tuzlarning miqdori 67 mg/ml bo'lishligi ham mumkin. Binobarin bu holat sho'rlangan muhitlarda o'suvchi o'simliklarning suv o'zlashtirishiga yordam beradi.

IV.2. SUVNING HUJAYRADAGI TAQSIMOTI

Hujayra devori. Yetuk o'simlik hujayrasi atrofida uchta qavat farqlanadi. Birlamchi hujayra devori ko'proq yosh hujayralarda bo'lib, asosan, tarkibida pektin moddasini tutgan selluloza fibrillari ko'p bo'ladi.

Pektin bu geterogen guruh bo'lib, uning tarkibiga bir biri bilan bog'lanib ketgan gidratlangan polimerlar kiradi. Gidratlangan polimerlar manfiy zaryadlari ko'proq bo'lgan galakturonat kislotasi qoldiqlaridan tuzilgandir. Mana shu manfiylik xossasi tufayli pektin komponentlarni yaxshi biriktiradi. Agar tarkibida pektin moddasi ko'p bo'lgan eritmaga Ca^{2+} ionlarini qo'shsak, u pektin molekulalarini tikishi natijasida jelatinlanish hodisasi vujudga keladi.

Yetuk hujayralarda birlamchi hujayra devoridan tashqari, ayrim hollarda o'z tarkibida selluloza va pektin moddalaridan tashqari lignin va kutin moddalarini tutgan ikkilamchi hujayra devori ham vujudga keladi.

Ikkilamchi hujayra devori o'simlik to'qimalari pishiqligini, mustahkamligini belgilaydi va yog'ochlik hamda qog'oz materiallarini asosini tashkil qiladi.

Hujayra devorlari oralig'ida *kalsiy pektatdan* tashkil topgan o'rta plastinka ham mavjuddir. Hujayra devorlari gidrofillik xususiyatiga ega bo'lganligi sababli o'zida anchagina suv ushlaydi. Undagi suv ikki qismdan–harakatchan va kamharakatchan suv formalaridan iboratdir.

Hujayra devorining harakatchan suviga selluloza mikrofibrillari orasidagi yirik kapillarlarda harakatlanuvchi suv kiradi. Mikrofibrillar yuqori tartibli kristalllsimon sof agregatlar bo'lib, 60–70 dona bir-biriga yaqin va parallel joylashgan hamda bir tomonga yo'nalgan selluloza zanjirlari orasida vodorod bog'larining vujudga kelishidan hosil bo'ladi.

Mikrofibrillarning o'zi ham kam tartibli selluloza molekulalari hamda gemiotselluloza bilan o'ralgandir. Gemioselluloza bu polisaxaridlar geterogen guruhining yig'ma nomi bo'lib, har xil o'simliklarda turlicha bo'ladi. Ular vodorod bog'lari orqali bir biri bilan va mikrofibrillar bilan bog'lanib mikrofibrillarning murakkab turini hosil qiladi.

Selluloza mikrofibrillaridagi va mikrokapillar bo'shliqlaridagi suv kam harakatchan suvdir.

Umuman hujayra devoridagi suv miqdori uning tarkibidagi selluloza miqdori va shirasi konsentratsiyasiga bog'liqdir. Agarda hujayra devori tarkibida selluloza bo'lmagan moddalar ko'p bo'lsa, undagi suvning miqdori 50% va undan kam bo'lishi mumkin. Hujayra devorida ko'p fibril-oraliq bo'shliqlari bo'lsa undagi suv miqdori ham 50% va undan ko'p bo'lishi mumkin.

Sitoplazmadagi suv miqdori. Sitoplazmadagi suvning miqdori 95% atrofida bo'ladi. Ammo hujayra devori tarkibidagi suvdan farq qilib, o'simlikni suv bilan ta'minlash buzilganda, harorat oshganda va boshqa hollarda o'zgarishi mumkin.

Suv sitoplazmaning holatini, ya'ni suyuq yoki gel holatda bo'lishini belgilaydi. Shuningdek, suv sitoplazmaning cho'zilishiga, yopishqoq-ligiga va uning tuzilishiga ta'sir qiladi.

Sitoplazma tarkibida asosan oqsillar ko'p bo'ladi. Ammo uning tarkibiga yog'lar, qandlar va boshqa birikmalar ham kiradi. Bular ham o'z navbatida sitoplazmaning tarkibidagi suv miqdoriga ta'sir qiladi.

Sitoplazmadagi suvning miqdoriga aminokislotalarning gidrofill guruhlari, xususan, kislorod va azot elementlari ham katta ta'sir qiladi. Chunki ular atrofida vodorod bog'lari hosil qilganligi sababli, avval aytib o'tganimizdek kislorod va azot tomonga o'girilgan suv molekulalari ko'p bo'ladi. Oqsil molekulasidan 1 mmk masofadagi suv unga mustahkam bog'langan holatda bo'lib, tuzilishi muz tuzilishiga o'xshagan bo'ladi. Shuningdek, oqsil molekulasidan 10 mmk masofagacha bo'lgan suv molekulalari ham kam harakatchandir.

Protoplazmaning hajmi doimo vakuol hisobiga oshishi mumkin. Masalan, tashqi muhitdagi eritmada, protoplazmaga yaxshi o'tuvchi, ammo tonoplastdan o'tmaydigan yoki o'ta qiyin o'tadigan ionlar ko'p bo'lsa yuqoridagi holatni kuzatish mumkin.

J. Briggsning (1970) fikricha agar sitoplazmadagi kationlar harakatchanligi tashqi muhit kationlaridan yuqori bo'lsa, bu holatda kationlarning almashinuvi sitoplazmaning osmotik bosimining ortishiga olib keladi. Chunki ionlar almashinuvi molar asosda emas, balki ekvivalent asosda boradi.

Vakuoladagi suv. Suvning vakuoladagi miqdori 98% gacha bo'lishi mumkin. Odatda vakuola hujayraning 50% qismini egallaydi. Ammo bu doimo ham bo'lmasdan ayrim hollarda bu ko'rsatkich 5–95% atrofida bo'lishi mumkin.

O'simliklarda vakuola oziq moddalarning, metabolitlarning va boshqa zarur moddalarning to'planishi hamda tashiluviga xizmat qiladi. Vakuolani hayvonlar hujayrasining tashqi muhiti bilan solishtirish mumkin. Vakuolalar ham xuddi hayvon hujayralari tashqi muhitiga o'xshash bo'lib ko'pgina gidrolitik fermentlarni tutadi.

Vakuolalarni funksiyasi juda ko'p, ammo shulardan ikkitasi, ya'ni hujayrani to'lg'azib turishi va zaxiralik vazifasi alohida ahamiyatga egadir.

Suv avvalo mayda vakuolchalarda yig'iladi, so'ngra bu vakuolalar birlashib bitta katta vakuolni hosil qiladi. Bu vakuolni odatda sitoplazmadan hosil bo'lgan va qalinligi 1 mkm bo'lgan tolalar (plazmodesmalar) kesib o'tadi. Ayrim hollarda hujayra yadrosi va sitoplazmaning bir tomonida vakuola esa ikkinchi tomonida joylashishi mumkin. Bunday tuzilish ko'pincha assimetrik bo'linuvchi hujayralarga xosdir.

Barcha hollarda ham vakuola sitoplazmaga fizik ta'sir o'tkazmaydi. Vakuolada ko'p miqdorda suv to'planganligi sababli uning vazifalari ham har xildir.

Vakuolada hujayra uchun kerakli ammo sitoplazmaga tushsa uning uchun zararli moddalar ham to'planadi. Masalan, maxsus hujayra vakuolalarida to'planuvchi kauchuk va afyun moddalari. Ko'pgina organik birikmalar vakuolada uzoq vaqt saqlanganligi sababli, undagi suv miqdorining ahamiyati ham yanada ortadi. Masalan, o'simlik urug'lari hujayralari vakuolalarida oqsillarning to'planishi.

Agar vakuolada juda ko'p kolloid moddalar bo'lsa, undagi suvning ko'p qismi shu moddalar yuzasida adsorbsiyalangan bo'ladi va bunday holda vakuola sharbatining suvli eritmaga qiyos qilish mumkin bo'lmaydi.

Noqulay muhit omillari ta'sirida va o'simliklarning qurishi vaqtida vakuolalarda suvning miqdori kamayadi, kolloid moddalarniki esa oshadi va vakuola suyuqligi gelni eslatadi. Shuni aytib o'tish lozimki, o'simliklarning maxsus o'suvchi qismlaridagi meristema hujayralarining vakuolalari mayda bo'ladi.

Hujayraning boshqa organoidlaridagi suvning miqdori, ushbu organoidlar sitoplazmadan o'z membranalari orqali ajralib turganligiga qaramasdan, sitoplazmadagi suvning miqdoriga yaqin bo'ladi. Faqatgina xloroplastlardagi suvning miqdori bundan mustasno.

Xloroplastlardagi suv. Ma'lumki, hujayra plastidalari uning boshqa organoidlari bilan o'zaro ta'sirda bo'lsada, ko'proq darajada erkin (avtonom)dir, ya'ni sitoplazma plastidalar uchun ularning ko'payishi, o'sishi va bir avloddan ikkinchi avlodga berilishida ichki muhit bo'lib xizmat qiladi.

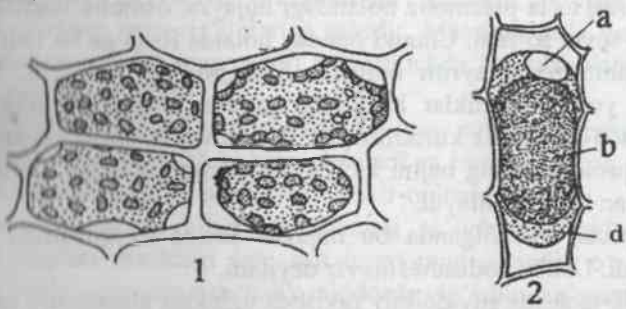
Xloroplastlarning avtonomligi ularning ikkita membranalardan iborat qobiq bilan o'ralganligi va o'ziga xos genomga ega ekanligi bilan ifodalanadi. Xloroplatlarning o'z genomiga egaligi esa ularga hujayra ichida maxsus ko'payish imkonini beradi. Masalan, qurg'oqchilik ta'sirida dukkakli o'simliklarning barglaridagi suvning miqdori 48% ga kamaygani holda, ular xloroplastlari tarkibidagi suv 21% atrofida kamaygan xolos.

Binobarin xloroplastlarning suv rejimi ham mustaqildir. Shuningdek, barglardagi normal suv rejimida ham xloroplastlarning so'rish kuchi anchagina yuqori bo'ladi. Xloroplastlardagi suvning harakatchanligi haroratning ko'tarilishi bilan kam o'zgaradi, ya'ni xloroplastlardagi suv o'zi joylashgan hujayradagiga nisbatan turg'unroqdir.

IV.3. TURGOR VA PLAZMOLIZ

O'simlik hujayrasi qobig'ining asosiy qismi pektosellulozadan iborat. Pektosellulozali qobiq suv va unda erigan moddalarni yaxshi o'tkazadi. Plazmolemma va tonoplast yarim o'tkazuvchanlik xususiyatiga ega bo'lib, suvni juda yaxshi o'tkazadi, ammo unda erigan moddalarni sekin o'tkazadi. Agar hujayra toza suvga tushirilsa, hujayra shirasining osmotik bosimining yuqori ekanligi tufayli, hujayra suvni tortib ola boshlaydi. Buning natijasida vakuolaning hajmi ortadi va hujayra sitoplazmasini siqa boshlaydi va uni hujayra qobig'iga yaqinlashtiradi. Bu esa hujayra qobig'i ichki bosim ta'sirida cho'zilishiga va hujayra qobig'ining taranglashishiga olib keladi.

Bu holat hujayraning turgor holati deyiladi. Hujayra po'stining taranglashishiga olib keluvchi ichki kushni turgor bosimi (T) deb ataladi. Aynan hujayralarning tarangligi butun o'simlik organizmini tik turish qobiliyatini ta'minlaydi. Agar hujayra yuqori konsentratsiyali eritmaga, masalan, osh tuzi eritmasiga solinsa, hujayra shirasidagi suv tashqi eritmaga chiqa boshlaydi va hujayraning hajmi kichrayadi. Shuning bilan birgalikda sitoplazma ham qisqaradi va u hujayra po'stidan ajrala boshlaydi. Hujayraning bunday holatini plazmoliz deb ataladi (IV.3-rasm).



IV.3-rasm. Plazmoliz shakllari: *1–plazmolizning ketma-ket bosqichlari; 2–piyoz epidermis hujayralarini qalpoqchali plazmolizi; a–yadro, b–vakuol, d–sitoplazma (D.A.Sabinin, 1963).*

Plazmoliz holatidagi hujayra toza suvga tushirilsa, u suvni shimib yana o'zining avvalgi holatiga qaytadi. Bunga deplazmoliz deyiladi. Aynan plazmolizning uch xil holati kuzatiladi, ya'ni plazmolizning boshlang'ich fazasi, botiq va qavariq plazmoliz.

O‘simlik hujayralarining turgor holati fiziologik jarayonlarning muqobilligini belgilaydi. Buning uchun hujayra shirasini osmotik bosimi tuproq eritmasining osmotik bosimidan katta bo‘lishi lozim.

IV.4. HUJAYRANING SO‘RISH KUCHI. SUVNING SHIMILISHI VA HARAKATI

Tashqi muhitdan hujayraga suvning kirishi hujayraning kolloid va osmotik xususiyatlaridan kelib chiqadi. Masalan, quruq urug‘ tuproqdan suvni shimib bo‘rtadi, hajmi kattalashadi. Urug‘ mag‘zida zaxira moddalar, ya’ni oqsillar, kraxmal hamda yog‘larning mavjudligi urug‘ning suvni katta kuch bilan tortishiga (~100 MPa) olib keladi, natijada esa urug‘ qobig‘i yoriladi. Ildizcha va boshqa embrional qismlarning shakllanishi natijasida vakuolali hujayralar paydo bo‘la boshlaydi. Shu paytdan boshlab suvning so‘rilishida osmotik bosim asosiy kuch bo‘lib hisoblanadi. Hujayraga suvni kirish kuchiga hujayraning so‘rish kuchi deyiladi. So‘rish kuchi hujayraning osmotik bosimiga to‘g‘ri proporsionaldir, ya’ni:

$$S = \pi - P$$

bu yerda: S – *hujayraning so‘rish kuchi; P – osmotik bosim; P – turgor bosim.*

Binobarin, to‘la plazmoliz holatidagi hujayra, osmotik bosimga teng kuch bilan suvni so‘radi. Chunki bunday holatda R=O ga bo‘ladi. Avval aytib o‘tganimizdek, ayrim hollarda S>P bo‘lishi mumkin. Bu hol ko‘pchilik yosh o‘simliklar hujayralariga xos bo‘lib, o‘simlikga suv etishmaganda plazmoliz kuzatilmaydi. Bunda vakuolaning suvsizlanishi natijasida protoplastning hajmi kichrayadi, biroq qobiqdan ajralmasdan uni o‘zi bilan torta boshlaydi.

Tashqaridan kuzatilganda bu hujayra sirtida to‘lqinsimon egilish hosil bo‘ladi. Ushbu hodisani *sitorriz* deyiladi.

O‘simlik tanasida suv doimiy ravishda uzluksiz almashinib turadi va bu jarayonni suv rejimi deyiladi. U uch bosqichdan iborat:

1. Ildizlarning suv shimishi;
2. Shimilgan suvning o‘simlik tanasi bo‘ylab harakati va organlarga taqsimlanishi;
3. Suvning barglar orqali bug‘lanishi, ya’ni transpiratsiyasi.

Yuqoridagi uchta holat faqatgina yuksak o‘simliklargagina xosdir. Tuban o‘simliklar, Masalan, bakteriyalar, tuban zamburug‘lar, ko‘pgina suv o‘tlari va lishayniklar suvni atmosfera havosidan olishi mumkin.

Bunda ularning bo'rtish ko'rsatkichlari ortadi. Masalan, iste'mol qilsa bo'ladigan zamburug'lar va moxlar o'zlarining quruq muhitdagi og'irliklariga nisbatan 10 baravar ko'p suv saqlashlari mumkin.

Barg poyali o'simliklar esa suv bug'lantirishdan kutikulalari yordamida himoyalanadilar. Kutikulalar barglar va poyalar yuzasidan suv yo'qotishga qanchalik qarshilik qilsalar, namgarchilik sharoitida shunchalik darajada suv yutilishiga ham qarshilik qiladilar.

Suvning tuproqdan yutilishi. Tuproq ko'p qavatli jism bo'lib asosan to'rt qismdan ya'ni qattiq mineral zarrachalar, organik moddalar yoki gumus, tuproq eritmasi va tuproq havosi jamlamasidan iborat. Bularning birinchi ikkitasi tuproqning tuzilishini belgilasa, keyingi ikkitasi shu tuzilish oraliqlarini to'ldirib turadi.

Atmosferadan yog'ingarchilik tufayli tuproqga tushgan suv asta sekin harakat qilib tuproqning sizot suvlarigacha yetib boradi. Ammo suvning bir qismi tuproqda ushlab qolinadi va tuproq bo'shliqlarida yig'ilib boradi. Tuproqning yuqori qatlamida qolgan suv ya'ni bog'langan suv, pastga qarab ketgan suv, ya'ni gravitasion suvning miqdorlari avvalo tuproqning tiplariga va undagi g'ovaklar o'lchamiga bog'liqdir.

Suvning tuproqlardagi sizish tezligi qum tuproqlarda bir yil mobaynida 2–3 metr, taqir tuproqlarda esa 1–2 metr atrofida bo'ladi. O'simliklarning tuproqdan o'zlashtirishi mumkin bo'lgan suvning miqdori ularning nam sig'imlariga mosdir. Masalan, *dala nam sig'imi* o'simliklar tomonidan eng yuqori ko'rsatkichda foydalanilishi mumkin bo'lgan suvning ta'rifidir.

O'simlikning o'sishi uchun zarur bo'lgan suvning tuproqdagi eng kam miqdori qat'iy so'lish namligi deyiladi va bunday tuproq namligida o'simlik asta sekin so'liy boshlaydi va oxir-oqibatda quriydi.

Dala nam sig'imi bilan o'simlikning so'lish namligidagi tuproq namligi miqdori orasidagi farq shu tuproqning o'simlik o'zlashtirishi mumkin bo'lgan suvdan qanchalik miqdorda yig'ishini ko'rsatadi.

$$W_{o.t.o.m.b.s.m.} = W_{d.n.s.} - W_{q.s.n.}$$

bu yerda:

$W_{o.t.o.m.b.s.m.}$ o'simlik tomonidan o'zlashtirilishi mumkin bo'lgan suvning miqdori;

$W_{d.n.s.}$ –dala nam sig'imi;

$W_{q.s.n.}$ –qat'iy so'lish namligi.

Ammo so'lish namligi hamma o'simliklar uchun bir xil emas. Masalan, qat'iy so'lish hodisasi soyasevar va suvxo'r o'simliklarda

tuproq so'rish kuchi S = 0,7-0,8 MPa, bo'lganda ro'y bersa, qishloq xo'jalik o'simliklarida S = 1-2 MPa, qurg'oqchilik joylarida o'suvchi o'simliklarda va daraxtlarda esa S = 2-3 MPa bo'lganda ro'y beradi.

IV.5. TUPROQ TARKIBIDAGI SUVNING XILLARI

Tuproq tarkibida deyarli toza suv bo'lmaydi. U ma'lum konsentratsiyali eritmalar holida bo'ladi. Tuproq zarrachalari bilan suv har xil birikadi va turli shakllarni hosil qiladi.

Gravitatsion suv tuproqning yirik (>60 mkm) kapillarlaridagi harakatchan suv, uni o'simliklar yaxshi o'zlashtiradi.

Kapillar suv–tuproqni kichikrroq (60 mkm) kapillarlaridagi suv bo'lib, u pastga tushib ketmaydi, ya'ni kapillarlar suv yuzasi meniskining tortilishi hisobiga tutib turiladi. Ushbu suv ildiz tukchalari tomonidan yaxshi so'riladi.

Pardasimon suv–tuproq zarrachalari yuzasida molekular tortishuv kuchlari–adsorbsiya hisobiga tutib turiladi. Pardasimon suv o'simliklar tomonidan qiyin o'zlashtiradi.

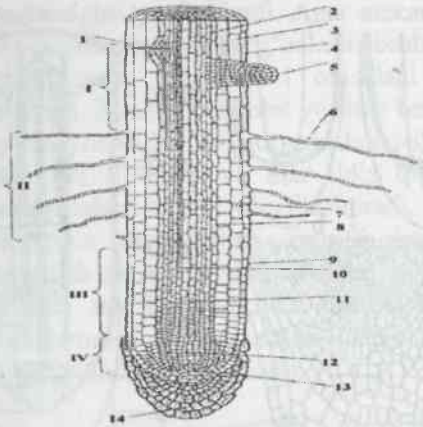
Gigroskopik suv–tuproq zarrachalari tomonidan katta kuch bilan (1000 atm) suvni ushlab turiladi. O'simlik tomonidan o'zlashtirilmaydi.

Immobilizasion suv tuproqdagi kolloid moddalarga kimyoviy bog'langan suv bo'lib, o'simliklar tomonidan umuman o'zlashtirilmaydi.

Tuproqdagi o'simliklar tomonidan o'zlashtirmaydigan suvga–suvning o'lik zaxirasi deyiladi. Tuproqni to'la nam bilan ta'minlangan holati uning to'la nam sig'imi deyiladi. Bu ko'rsatkich yirik qumli tuproqlarda–23,4%, mayda qumlida–28,0%, engil qumoq va og'ir qumoq tuproqlarda mos ravishda 33,4% va 47,2% bo'lsa, og'ir soz tuproqlarda 64,6% atrofida bo'ladi.

IV.6. ILDIZ SISTEMASI VA SUVNING SO'RILISHI

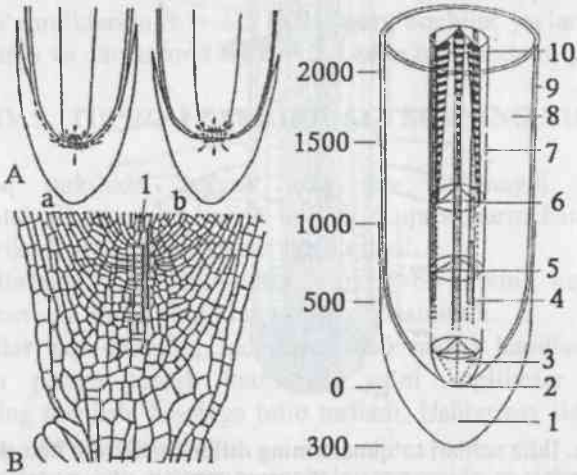
O'simliklarning ildiz sistemasida asosan qo'yidagi to'qimalarni uchratamiz. Ildiz qini, apikal meristema, rizoderma, birlamchi po'stloq, endoderma, perisikl va o'tkazuvchi to'qimalar (IV.4-rasm).



IV.4-rasm. Ildiz uchlari to'qimalarining differinsiallanish ketma-ketligi va o'sish zonalarining sxemasi (Taiz, Zeiger, 1998) *I–o'tkazuvchi qism; II–ildiz to'kchalari qismi; III–cho'zilivchi qism; IV–hujayralarni jadal bolinuvchi qismi: 1–yon ildiz primordiysi; 2- perisikl; 3–po'stloq hujayralari; 4–epiderma; 5–yon ildiz; 6–ildiz to'kshasi; 7–ksilemaning yetuk to'qimalari; 8–endoderma; 9–hujayralarning maksimal cho'ziluvchi qismi; 10–ksilema to'qimalarini shakllanishini boshlanish qismi; 11–to'rsimon elementlarning shakllaninshinig boshlanish qismi; 12–apikal meristemalar; 13–tinim markazi; 14–ildiz qinchasi.*

Ildiz o'suvchi-meristema (2mm) va cho'zilish (2–8 mm) qismlaridan iborat. Meristema hujayrasi to'xtovsiz bo'linib turadi va ildizning o'sishini ta'minlaydi. Bo'linish to'xtagandan keyin cho'zilish boshlanadi.

Bunda ildizning differensirovkasi tugallanadi va uning ildiz tukchalari qismi boshlanadi hamda to'qimalarning shakllanishi to'xtaydi. Rizoderma–bir qavat joylashgan hujayralardan iborat bo'lib, ildiz tukchalarini hosil qiladi. Tukchalar soni qanchalik ko'p bo'lsa, suvni so'rish sathi ham shunchalik katta bo'ladi. Tukchalar ko'proq tuproq kapillari ichiga kirib borib suv so'radi. Ildizning ildiz tukchalardan yuqori qismi faol hisoblanmaydi, ya'ni suvni deyarli shimimaydi. Chunki ushbu qism hujayralarining devorlari qalin, po'kaklashgan bo'lib va ayrim hujayralar nobud bo'lib turadi. Aytib o'tish lozimki, ildiz to'qimalarining shakllanishi barcha ikki urug'pallali o'simliklarda bir xildir (IV.5-rasm).



IV.5-rasm. Ildizning doimiy to'qimalarining shakllanishi (I) va o'sish nuqtasi tuzilishi (II) sxemasi (N.S.Kiselyeva, N.V.Sheluxina, 1969): . *A–yopiq urug'lilar ildizlari o'sish nuqtalari: a–initsial hujayralarning ush guruhi, ildiz qinchasi va dermatogen bir initsial hujayradan kelib chiqadi, b–initsial hujayralarning uch guruhi, ildiz qinchasi kelib chiqishi bo'yicha mustaqil va o'ziga xos tuzilishga ega, B–murtak ildizining o'sish nuqtasining kundalang kesimi: 1–initsial hujayralar. 1–ildiz qinchasi, 2–uchki meristema, 3–markazdan qoshuvshi ona hujayralarining differentsiallanishi, 4–floemaning birinchi etuk elementi, 5–ksilemaning etukemas elementlari, 6–ksilemaning birinchi yetuk elementi, 7–endoderma, 8-pustloq, 9–epiblema, 10–ksilema elementlarining markazga intiluvchi rivojlanishi (o'lchamlar chap tarafda mikrometrlarda).*

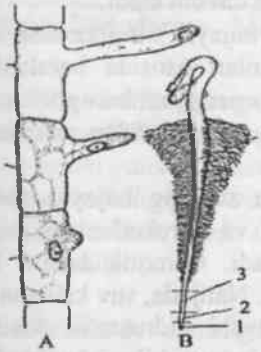
Ildizlarning birlamchi o'sishida ular avvalo yerning tortish kuchiga qarab o'sadi. Ildizlardagi yerning tortish kuchiga nistbatan sezgirlik markazi ildiz qinchasida joylashgan bo'lib, undagi amiloplastlar tomonidan qabul qilinadi. Shuning bilan birga amiloplastlar o'sish ingibitori bo'lgan ABK gormonini ildiz uchlaridan uning o'suvchi qismiga ko'chishiga olib keladi. ABK gormonining bir tomonlama ko'payishi ildizning o'sishini to'xtatadi. Bu esa o'z navbatida ildizda bukilishlar hosil bo'lishiga olib keladi.

O'simlik yer ustki qismlaridan ildizga keladigan IUK(geteroauksin) ham uning cho'ziluvchan qismidagi hujayralarning o'sishini to'xtatadi, hamda ildizda yon tomirlar va ildiz bachkilarini hosil bo'lishiga olib keladi. Ildizning o'sish qismi mexanik bosimlarga juda sezgir bo'ladi va

faqat g'ovak tuproqlarnigina yorib kiradi. Agar mexanik qarshilik juda kuchli bo'lsa, ildiz o'sishdan to'xtab yo'g'onlasha boshlaydi

Ildiz uchlarining tuproq zarrachalari orasidagi harakatini ildiz qinchasi yengillashtiradi. Bunga ikki holat yordam beradi. Birinchidan, ildiz qinchasining hujayralaridan doimo yopishqoq-shilimshiq modda, ya'ni polisaxaridlar ajralib turadi va ular ildiz qinchasi va tuproq zarrachalari o'rtasidagi ishqalanishni yengillashtiradi. Ikkinchidan, ildiz qinchasi hujayralarining o'zi ham doimo yemirilib ajralib turadi. Buning natijasida ildizning o'sish qismi zararlanishdan saqlanadi.

O'simlik ildizlarida suv ko'proq ildiz tukchalari orqali yutiladi, Chunki ildiz tukchalarining asosiy vazifasi ildizning faol-so'ruvchi yuzasini kengaytirishdan iborat (IV.6-rasm).



IV.6.-rasm. Ildiz tukchalarining rivojlanishi (V.G.Aleksandrova, 1966): *A–tukchalarning rivojlanish bosqichlari: B–turp (Raphanus sativus) o'simtalari ildizlarining o'sish zonalari: 1–qincha, 2–meristema, 3–cho'zilish zonasi, 4–ildiz tukchalari zonasi.*

Ildiz sistemasi o'simlikning yer ustki organlarga nisbatan tez rivojlanadi va o'zining umumiy sathi bo'yicha yer ustki organlari yuzasiga nisbatan 100 va undan ortiq marotaba katta bo'ladi. Masalan, 4 oylik suli o'simligi tabiiy sharoitda o'sganda 14 millionga yaqin ildizlar hosil qilishi kuzatilgan bo'lib, ularning umumiy uzunligi 600 km, yuzasi esa 232 m^2, ildiz tukchalarining soni 15 milliard, mumiy uzunligi 10.000 km, yuzasi esa 399 m^2 atrofida bo'lgan. Ushbu o'simlik ildizlarining ja'mi yuzasi uning yer ustki qismlari yuzasidan 130 marotaba ko'pdir. Agar barg mezofilidagi hujayralarning hujayra oraliqlariga qaragan tomonini hisobga olganimizda ham ildizlar yuzasi 22 marotaba kattadir.

Ildiz tukchasi so'rgan suv avvalo parenxima hujayralariga, so'ngra esa perisikl, markaziy parenxima va o'tkazuvchi naychalarga uzatiladi.

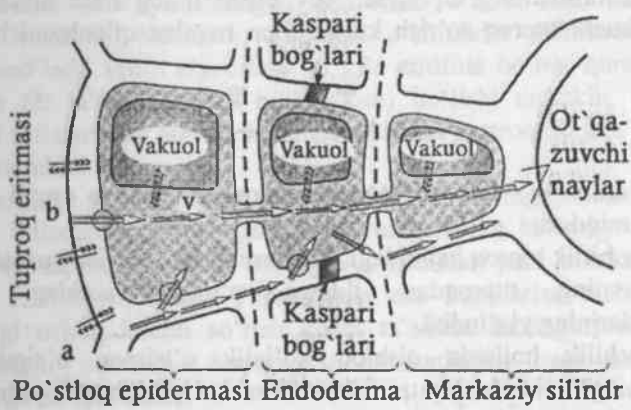
Suv po'stloq to'qimalari hujayralari orqali uch xil, ya'ni apoplast, simplast va transvakuolar yo'l bilan harakatlanadi.

Apoplast–bu suvni hujayra devorlari orqali harakatlanishidir. Bu yerda suvni harakatiga qarshilik juda kam. Bu harakat rizoderma ildiz tukchalari po'stidan boshlanib endoderma hujayralarigacha davom etadi. endoderma hujayralarining po'sti juda qalin (Kaspari belbog'i) va suv o'tkazmaydigan hujayralar qatlami bor. Ularni ichida maxsus suv o'tkazuvchi hujayralar bor. Ular ksilema hujayrasi bilan tutashgan. Suv o'tkazuvchi hujayralarining sitoplazmasiga o'tadi va simplast yo'li bilan o'tkazuvchi naylargacha davom etadi.

Simplast – bu suvni hujayra sitoplazmasi orqali harakatlanishidir. Bu erda suv osmos qonunlari asosida harakatlanadi. Suvning simplast harakatida qisman ATF energiyasi ham sarflanishi mumkin degan fikrlar ham mavjud. Suv ildiz tukchalaridan simplast yo'li bilan o'tkazuvchi naychaga harakatlanadi.

Transvakuolar – bu suvning hujayra shirasi orqali harakatlanishi bildiradi. Suvni kirishi va harakatlanishi hujayra shirasining osmotik bosimiga bog'liq bo'ladi. Osmotik bosim katta bo'lsa, hujayraning so'rish kuchini oshiradi. Natijada, suv ksilema naylariga o'tadi va ularda pastdan yuqoriga itaruvchi gidrostatik bosim hosil qiladi. Bu ildiz bosimidir. Suvning yaqinga tashiluvi haqida bir qancha fikrlar mavjud (IV.7-rasm). Ammo bu fikrlar hozircha aksioma emas.

Ildiz bosimi o'tsimon o'simliklarda 1–3 atm, yog'ochli ya'ni ikki urug'pallali o'simliklarda esa biroz yuqori bo'ladi. Kesilgan va yaralangan poya va novdalardan Masalan, erta bahorda tok novdasidan eritmaning oqishi bu ildiz bosimining yaqqol misolidir. Ushbu hol o'simliklarning yig'lashi deb ham ataladi. Kungaboqar va qovoq o'simligida yig'lash hodisasi yaqqol aniqlansa, archada deyarli sezilmaydi. Ajralib chiqayotgan shirani yig'ish va kimyoviy analiz orqali ayrim o'simliklar uchun ildiz faoliyati haqida gapirish mumkin.



IV.7-rasm. Suvning yaqinga tashiluvining tiplari va yo'llari (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitrieva, 2005). *a–apoplast orqali tashiluv (apoplastdagi strelkalarning pastki qatori); b–semplast orqali tashiluv (semplastdagi ikkinchi qator strelkalari); d–transvakuolalar orqali tashiluv (semplast tashiluviga o'xshash, ammo suv vakuolalar orqali tashiladi).*

Vegetatsion uslubda tuvakchalarda o'stirilgan o'simliklar havoda nam ko'p bo'lgan atmosferali sharoitga joylaganda ma'lum vaqtdan keyin (2–3 soat o'tgash) ularning barg uchlarida suv tomchilarini kuzatish mumkin. Bu ham ildiz bosimi borligidan dalolat beradi Bunda suv tomchilari tomchilab oqib ularning o'rnida yangilari hosil bo'lib turadi. Bunday holatni guttatsiya deb ataladi.

IV.7. ILDIZLARNING SUV SO'RISHI

Tuproqda asosiy faktor bo'lib kapilar suv potensiali Ψ_r hisoblanadi. Bu suvning tuproqga kapilar adsorbsion bog'lanishdagi kuchidir. Uni quyidagi formula yordamida hisoblash mumkin:

$$\Psi\tau = \frac{4\omega}{D} = -\frac{290}{D}\left(1 \cdot kg^{-1}\right)$$

bu yerda:

ω – suvning sirt tarangligi

D – topzoq kapillyarlari diametri

O'simliklarning tuproqdan suv olishi uning ildiz tukchalarining so'rish kuchi tuproq so'rish kuchi bilan raqobat qilaolgunicha davom etadi.

$$W_a = A \frac{\Psi_{tuproq} - \Psi_{ildiz}}{\Sigma_r}$$

bu yerda: W_a– bir birlik vaqt davomida ildizlar orqali so'rilgan suvning miqdori;

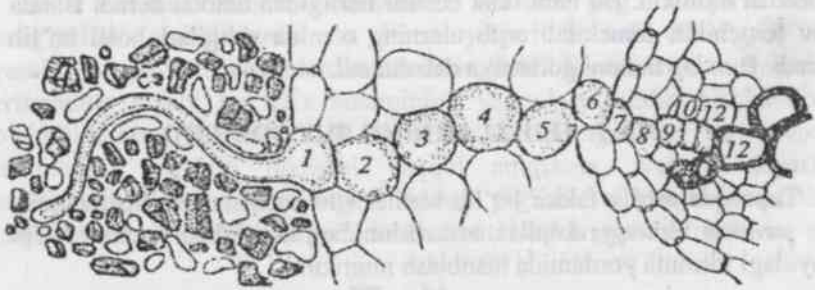
A–bir birlik tuproq hajmidagi ildizlarning faol so'rish yuzasi;

Σ_r–suvning tuproqdan ildizga o'tishi vaqtidagi tashiluv qarshiliklarining yig'indisi.

Ko'pchilik hollarda qishloq xo'jalik o'tsimon o'simliklarning ildizlarining faol so'rish yuzasi 1 sm^2/sm^3 bo'lsa daraxtlar uchun ushbu ko'rsatkich 0,1 sm^2/sm^3 atrofidadir.

O'simlik ildizlarida ular hujayralari shirasining konsentratsiyasi tufayli bir necha kPa so'rish kuchi hosil bo'lishi mumkin xolos. Ammo shu so'rish kuchining o'zi ham tuproqdan suv ajratib olish uchun yetarlidir. Masalan, o'simliklar ildizlari so'rish kuchi S = 2 kPa bo'lganda qumloq tuproqlar tarkibidagi suvning 2/3 qismini tortib oladi. Bo'z tuproqlar esa o'simlik ildizlarining so'rish kuchi 6 kPa bo'lganda tarkibidagi suvning yarmini yo'qotadi.

O'simliklar ildizlarining so'rish kuchlari anchagina yuqori bo'ladi. Masalan, qulupnay ildizlarining so'rish kuchi 20 kPa bo'lsa, sutpechak o'simliginiki 37 kPa.

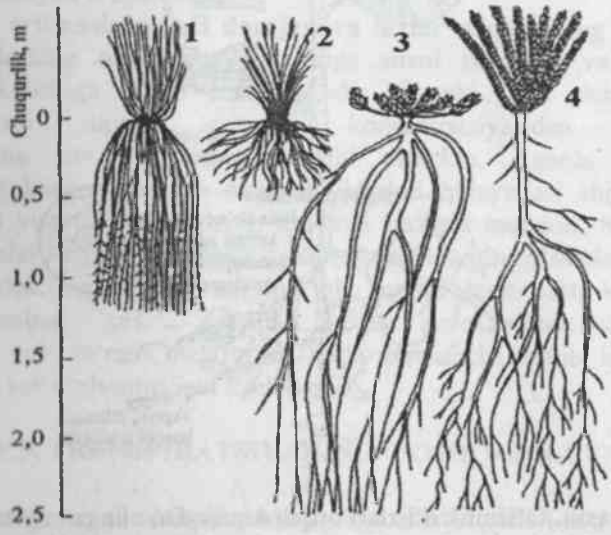


IV.8-rasm. Suvning ildiz tukchalaridan (1), ildiz o'tkazuvchi to'qimalarigacha (12) po'stloq parenxemasi hujayralari (2–6), endoderma (7), perisikl (8) va markaziy silindr parenxemalarigacha (9–11), bo'lgan yo'li.

O'simliklar suv yetishmagan sharoitda o'z so'rish kuchlarini oshirishi mumkin. Masalan, o'tsimon o'simliklar ildizlari so'rish kuchlari mo'tadil iqlim sharoitida 40 kPa atrofida bo'lsa, quruq iqlim sharoitida 60 kPa va undan ham yuqori bo'lishi mumkin. O'rmon daraxtlari ildizlarining so'rish kuchlari nisbatan pastroq 30 kPa atrofida bo'lishi mumkin.

Ildizlarning suv so'rishi yon atrofdagi suv tugagandan so'ng, tuproqga ildizdan bo'sh bo'lgan joylardan suvning kelishiga bog'liq. Ammo qum tuproqlar kapillarlaridagi suv ipchalari juda ham kam kuch ta'sirida uzilishi mumkin. Tuproqlarda esa kapillarlar nisbatan tor bo'lganligi uchun kuchli so'rish kuchi ta'sirida anchagina masofaga harakatlanishi mumkin. Ammo bu harakatlanish ham bir necha santimetrga bo'ladi xolos.

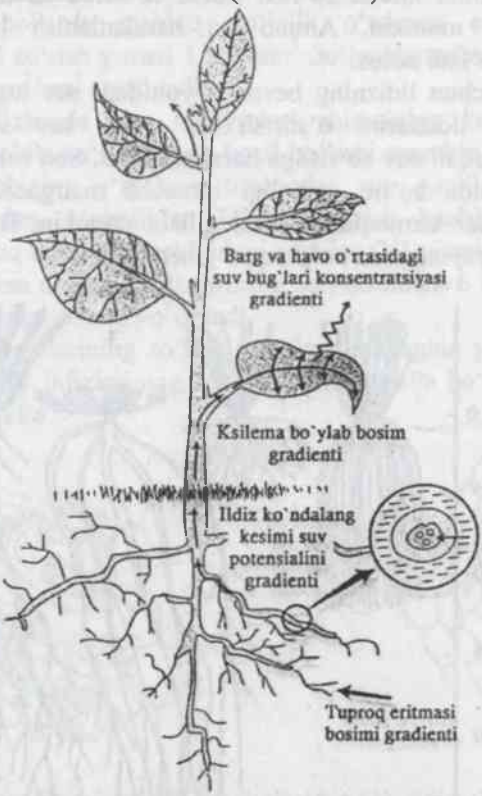
Shuning uchun ildizning bevosita yonidagi suv tugaganidan so'ng o'simlik o'z ildizlarini o'stirish va uning suv so'rish yuzasini kengaytirish orqali suv so'rishga harakat qiladi. Shu sababli ildiz tizimi doimo harakatda bo'lib, uzunligi birnecha metrgacha etishi hamda birnecha ildizlar tarmoqlarini hosil qilishi mumkin. Bu holat ayniqsa qurg'oqchilik rayonlarida ko'proq ro'y beradi.



IV.9-rasm. Turli o'simlik turlari ildizlarining tuproq bo'ylab tarqalishi. (V.V. Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva, 2005).

Umuman tuproqdagi suvning o'simlik ildizlari tomonidan o'zlashtirilishi, suvning qanchalik kuch bilan tuproqda ushlab turilishiga bog'liq. Agarda tuproqdagi suv 0,5 MPa kuch bilan ushlab turilgan bo'lsa, bunday suv o'simliklar tomonidan yengil o'zlashtiriladi. Tuproqdagi suv 1,0–1,2 MPa kuch bilan ushlab turilgan bo'lsa, bunday suv o'simliklar tomonidan engil o'zlashtiriladi. Tuproqdagi suvning ushlab turilish kuchi 2,5–3,0 MPa bo'lsa, bunday suvning o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi anchagina mushkul.

Umuman, tuproqdan o'simlik ildizlari orqali olingan suvning havoga uzatilishida qatnashuvchi asosiy harakatlantiruvchi kuchlarni quyidagicha ifodalashimiz mumkin (IV.10-rasm).



IV.10-rasm. O'simlik ildizlari orqali tuproqdan olingan suvning havoga uzatilishida qatnashuvchi asosiy harakatlantiruvchi kuchlar (Taiz, Zeiger, 1998).

IV.8. TASHQI MUHIT OMILLARINING SUVNING SO'RILISHIGA TA'SIRI

O'simliklarga suvning so'rilishi bir qancha ichki va tashqi omillarga bog'liqdir. Biz bulardan ayrimlarini sanab o'tishimiz mumkin.

Haroratning ta'siri. U kuchli ta'sir etuvchi omillardan biri. Masalan, tuproq harorati pasaysa ildizdagi fiziologik-biokimyoviy jarayonlarning buzilishi sababli ildiz suvni sekin so'ra boshlaydi. Haroratning keskin pasayishi o'simlikning so'lib qolishiga olib keladi. Past haroratda protoplazmaning qovushqoqligi oshadi. So'liganda, barg og'izchasi yopiladi, transpiratsiya va fotosintez pasayadi. Haroratning muqobillashishi, o'simlikning avvalgi holatiga qaytishiga olib keladi.

Kislorodning ta'siri. Protoplazmada suvni harakatlanishi uchun energiya zarur. Ushbu energiya nafas olish jarayonida hosil bo'ladi. Zich va qatqaloqli tuproqlarda o'simlik yaxshi o'smasligi ma'lum. Chunki bunday sharoitda kislorod etishmaydi, ildizlarning nafas olishi sekinlashadi, ayrim hollarda esa batamom to'xtaydi. Shuning bilan birgalikda ildiz hujayralarida ayrim spirtlar, organik kislotalar va uglevodlar to'plana boshlaydi. Buning natijasida protoplazmaning osmotik xususiyati o'zgaradi.

Tuproq eritmasining pH darajasi va tuzlar miqdorining ta'siri. Ushbu hollarning o'simliklar ildizlariga suvni so'rilishi va uning harakatga kelishiga ta'siri juda kattadir. Chunki ildiz shirasining konsetratsiyasi tuproq eritmasi konsentratsiyasidan yuqori bo'lgandagina suv ildizlarga so'rilishi mumkin. Agarda tuproq eritmasining konsentratsiyasi o'simlik ildizlari hujayralari shirasidan katta bo'lsa yuqoridagi holatning teskarisi bo'lishi mumkin. Shuning uchun ham sho'r tuproqlarda faqat galofit o'simliklargina o'sa oladi.

Shuningdek, tuproq eritmasining pH muhiti juda past, kislotali bo'lsa, Masalan, pH 2-3 bo'lsa ildizlar suvni shima olmaydi. Ildizlarning suv so'rishi neytral darajada birmuncha oshib ishqoriy muhitda esa suv o'zlashtirilishi kuchayadi.

IV.9. TRANSPIRATSIYANING BOSHQARILUVI

Transpiratsiyaning o'simlik hayotidagi o'rni, xillari va uning natijasida sodir bo'luvchi fiziologik jarayonlar, shuningdek, ontogenez davrida suv muvozanatining ahamiyati, uni bevosita o'simliklarning

hosildorligiga bog'liqligi, transpiratsiyani kamaytiruvchi fiziologik faol moddalar va polimerlar haqida ma'lumotlar keltiriladi.

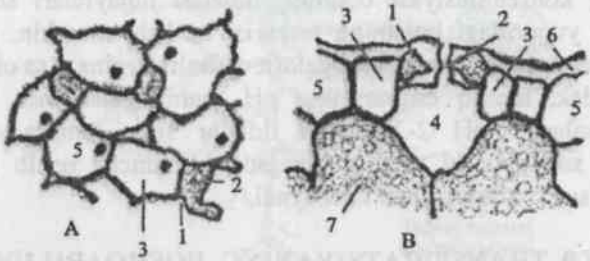
O'simlikning yer ustki organlari orqali suvni bug'lanishi transpiratsiya deb ataladi. Transpiratsiya muhim fiziologik jarayon bo'lib barglar asosiy transpiratsiyalovshi organdir. Suv bargdan barg og'izchalari orqali bug'lanadi. Buning natijasida esa barg hujayralarida suvning miqdori kamayadi va uning so'rish kuchi oshadi. Bargning plastinkasimon tuzilishi, fotosintez va transpiratsiya uchun qulaylik yaratadi. Qoplovchi to'qima epidermis hujayralarining oralig'ida barg og'izchalari mavjud.

Og'izchalar ko'pchilik hollarda pastki epidermisda joylashadi ammo faqat yuqori tomonida yoki bargning ikkala tomonida ham joylashishi mumkin. Epidermis-kutikula qavati va tukchalar bilan qoplangan. Transpiratsiya jarayoni ikkita bosqichdan iborat:

1.Suvni barg tomirchalaridan mezofil qavatiga o'tishi.

2.Mezofil hujayralarining devoridan bug'langan suvning avvalo hujayralararo bo'shliqlarga, undan esa og'izchalar yoki kutikula qavati orqali atmosferaga chiqishi.

Transpiratsiya natijasida umumiy bug'langan suvning 95–97% barg og'izchalari orqali, qolgan 3–5% kutikulalar orqali atmosferaga tarqaladi. Bargdagi og'izchalar soni va ularning holati transpiratsiya jarayonining jadalligini belgilaydi. Barg og'izchalarining miqdori 10 mm^2 barg yuzasida 500–5000 dona va undan ham ko'p bo'lishi mumkin. Ko'pchilik hollarda suv yetarli sharoitda barg og'izchalari ochiq holatda bo'ladi, suv kamligida esa yopiladi (IV.11-rasm).



IV.11-rasm. Og'izchalar tuzilishi sxemasi: *A–epidermaning yuqori tomonidan ko'rinishi: B–og'izchalarning ko'ndalang kesimi: 1–tutashtiruvchi hujayralar, 2–og'izcha yorig'i, 3–og'izcha hujayralari yon hujayralari, 4–yarimog'izcha tekisligi, 5–epidermal hujayralar, 6–kutikula, 7–xloroplastlar bilan to'la mezofill hujayralari.*

Ayrim o'simliklarning barg og'izchalari yorug'likda ochilib qorong'ulikda yopiladi. Kunning ertangi qismida og'izchalar ko'proq ochiq holatda bo'ladi. Peshin vaqtidagi og'izchalarning holati uni suv bilan ta'minlanishiga bog'liq. Kechki payt yopiladi. Transpiratsiya jadalligi sekinlashganda, hujayra oralig'idagi to'plangan namlik kutikular transpiratsiya orqali chiqariladi. Bu kutikulaning qalin-yupqaligiga bog'liq. Kutikula yupqa bo'lsa, kuchliroq o'tadi, qalin bo'lsa sekin kuzatiladi.

Transpiratsiya boshqariluvi. Barg og'izchalari odatda barg umumiy yuzasining 0,5–2%ini tashkil qiladi. Ammo ushbu barg og'izchalari orqali bug'langan suvning miqdori, ochiq suv yuzasidan bug'langan suv miqdoriga tengdir. Bu holat Stefan qonuni bilan ifodalanishi mumkin, ya'ni gazlarning kichik teshikchalardan diffuziyasi tezligi shu teshikchalar diametri va aylanasiga to'g'ri proporsional bo'lib, ularning umumiy maydoniga bog'liq emas.

Barg og'izchalari o'lchamiga uni hosil qilgan tutashtiruvchi hujayralar va unga yaqin bo'lgan hujayralar holatlarining ta'siri kattadir. Masalan, ushbu hujayralarning turgor holatiga o'tishi barg og'izchalarining ochilishiga olib keladi.

Barglar og'izchalarining harakatiga ko'proq havoning namligi, yorug'lik, harorat, hujayra oraliqlaridagi CO_2 bosimi, ionlar nisbati, fitogormonlar va nihoyat o'simlikning suv bilan ta'minlanishi katta ta'sir qiladi. Barg og'izchalari o'lchamlari va holatlarini boshqariluvida asosan ikkita, ya'ni gidropassiv va gidrofaol holatlarni ko'rish mumkin.

Barg og'izchalarining gidropassiv ochilishi kuchsiz suv etishmaganda ro'y beradi. Bunda barg og'izchalari atrofidagi tutashtiruvchi hujayralarga ular atrofida joylashgan hujayralarning turgor bosimining pasayishi natijasida ularning siquvshi kuchining barg og'izchalarga nisbatan kamayishi natijasida ular ochiladi.

Barg og'izchalarining gidropassiv yopilishi esa uni o'rab turgan hujayralarning to'la turgorga o'tishi sababli ro'y beradi, ya'ni ularning qattiq siqishi natijasida barg og'izchalari yopilishi mumkin.

Barg og'izchalari holatining boshqariluvida xloroplastlar ham qatnashadi. Chunki barg og'izchalari atrofidagi hujayralar o'zlarida ko'p xloroplastlar tutganligi sababli va ushbu xloroplastlarda uglevodlar biosintezining jadalligi tufayli bu hujayralarning so'rish kuchi ortib ularga suv yutilishiga olib keladi. Bu esa o'z navbatida barg og'izchalarining ochilishiga olib keladi.

Barg og'izchalarining ochilishi va yopilishiga hujayra oraliqlaridagi CO_2 miqdori ham katta ta'sir ko'rsatadi. Masalan, agarda barg og'izchalari ostida CO_2 miqdori 0,03% dan kamayib ketsa, tutashtiruvchi hujayralarning turgori oshib ketadi va ular ochiladi. Agar atmosfera havosida CO_2 miqdori ko'payib ketsa ham barg og'izchalari yopiladi. Masalan, tungi vaqtlarda fotosintez jarayonining bormasligi va nafas olish natijasida barg to'qimalari oraliqlarida CO_2 miqdori ko'payib ketadi va barg og'izchalari yopiladi.

Binobarin, barg og'izchalari holatining boshqariluvida bir biriga bog'liq ikkita fiziologik jarayon, ya'ni fotosintez va suv almashinuvi jarayonlari qatnashadi.

Barg og'izchalarining gidrofaol yopilishi esa o'simliklardagi transpiratsiya jadalligi, ildizlarga yutilayotgan suv miqdoridan oshib ketganda, ya'ni suv muvozanati (Suv muvozanati =Yutilgan suv – transpiratsiyalangan suv) buzilganda ro'y beradi.

IV.10. O'SIMLIKLARDA SUVNING MUVOZANATI

Suvning o'tkazuvchi tomirlardagi harakati. O'simlik tanasi bo'ylab ko'tariluvchi suv asosan ksilema to'qimalari bo'ylab harakat qiladi. Ksilema elementlari esa ildiz va poyadagi kambiyga xos hujayralardan hosil bo'ladi. Yetuk o'tkazuvchi tomirlar va traxeidlardagi hujayra devorlari yog'ochlangan bo'lib, asosan, suv o'tkazish vazifasini bajaradi. Lekin yuqoriga ko'tariluvchi suvning 1–10% tirik hujayra devorlari bo'ylab ham ko'tariladi.

Yuqoriga ko'tariluvchi suv oqimining ahamiyati. O'simlik tanasi bo'ylab ko'tariluvchi suv asosan uchta vazifani bajaradi.

Birinchidan, suv ildiz orqali o'simlikga kirgan moddalar va kimyoviy birikmalarni yuqoriga ko'tarilishiga va ularning yer ustki qismlarida to'planishiga olib keladi.

Ikkinchidan, yuqoriga ko'tariluvchi suv barcha hujayralarni suv bilan ta'minlaydi va ularning turgor holatini saqlaydi. Suv yetishmaganda o'simlik hujayralarida bo'linish jarayonlari to'xtaydi. Shuningdek, sintezlovshi fermentlarning faolligi pasayib, gidrolitik(parchalovchi) fermentlarning faolligi ortadi. Bu esa o'z navbatida hujayrada kichik molekulali qandlar va oqsillarningg miqdorining ko'payishiga va ularga ma'lum miqdorda suv bog'lanishiga olib keladi. Ushbu suv avval aytib o'tganimizdek, hujayralarning o'zlarining avvalgi holatlarini tiklashi va fiziologik-biokimyoviy jarayonlarning muqobil borishiga xizmat qiladi.

Uchinchidan, yuqoriga ko'tariluvchi suv oqimi natijasida ro'y beradigan transpiratsiya o'simlikni isib ketishdan saqlaydi. Ammo bu holat hozircha to'la aniqlanmagan. Chunki issiqxonalarda havo namligi juda yuqori bo'lganligi tufayli transpiratsiya jadalligi unchalik kuchli emas, shunga qaramasdan o'simliklar isib ketmaydi.

Ilashish nazariyasi. Bu nazariya XIX asrning oxirlarida taklif etilgandir. Bu nazariyaga asosan ksilema kapillar tomirlaridan suvning transpiratsiyaning so'rish kuchiga javoban ko'tarilishi, suv molekulalarining bir biri bilan ilashish kuchlari natijasida, ya'ni kogeziya hamda suvning o'tkazuvchi tomirlar gidrofil devorlariga yopishqoqlik kuchi ta'sirida, ya'ni adgeziya natijasida bo'ladi. Ammo ksilema bo'ylab suvning ko'tarilishi tezligi juda kichik. Masalan, o'rmon daraxtlarida suvning o'simlik bo'ylab ko'tarilish tezligi 20 $sm^3 \cdot s^{-1}/sm^2$ bo'lsa nina bargli daraxtlarda bu ko'rsatkich 5 $sm^3 \cdot soat^{-1}/sm^2$ atrofida. (solishtirish uchun aytish mumkinki, qonning arteriyalar buylab harakatlanishi tezligi 40-50 $sm^3 \cdot soniya^{-1}/sm^2$).

Ksilema tomirlaridagi suvning bunday kam tezligi ushbu tomirlar devorlarining unga bo'lgan qarshiligining ham kam bo'lishiga olib keladi. Suvning o'simlik tanasi bo'ylab ko'tarilishiga uning molekulalarining bir biriga tortishish potensiallari kuchi ham katta ta'sir qiladi. Masalan, 20°C haroratda suv molekulalarining bir biridan ajralishga nisbatan qarshilik potensial bosimi 30 MPa. Mana shu bosim potensialining o'zi ham ishqalanishga ketgan kuchni hisobga olgan holda ham suvni daraxt tanasi bo'ylab 120–130 metr balandlikka ko'tarishga yetadi.

Suvning o'simlik tanasiga kirishi va sarflanishi suv muvozanati deyiladi. Ularning miqdori bir-biriga mos keladi. Ammo yozning issiq jazirama kunlarida transpiratsiyaning miqdori ortadi va qabul qilinayotgan suv bug'lanayotgan suvning o'rnini bosa olmaydi va nisbiy tengsizlik paydo bo'ladi. Buni suv *taqchilligi* deyiladi. Yuqoridan suvni harakatga keltiruvchi kuch transpiratsiya natijasida hosil bo'ladi. Transpiratsiya haroratga, o'simlik turiga va yashash sharoitlariga bog'liqdir. Avval aytib o'tganimizdek, transpiratsiya ikkita jarayondan, ya'ni suvning barg tomirchalari orqali mezofil yuqori qatlami hujayralarga harakati va suvning hujayra devorlaridan hujayra orqliqlariga, so'ngra esa barg og'izchalari orqali atmosferaga diffuziyalanishidan iboratdir. Bu holat *labchali transpiratsiya* deyiladi. Agar suv epidermis hujayralari devorlari orqali atmosferaga bug'lansa *kutikular transpiratsiya* deyiladi. Bundan tashqari ko'proq qish faslida

bo'ladigan va daraxtlar tanasidagi yasmiqchalar orqali bo'ladigan transpiratsiya ham mavjud. Bu transpiratsiya *peridermal transpiratsiya* deyiladi.

Labchali transpiratsiya. Barg og'izchalari (labchalari) suv bug'i, CO_2 va O_2 uchun asosiy o'tkazuvchi yo'l hisoblanadi. Barg og'izchalari uning ikki tomonida yoki faqat bir tomonida bo'lishi mumkin. Masalan, karam barglarining ustki epidermisida barg og'izchalarining soni 14100 dona/sm^2 bo'lsa, pastki tomonida 22600 dona/sm^2 atrofida bo'ladi. Boshqa o'simliklar uchun ushbu ko'rsatkichlar qo'yidagicha bo'lishi mumkin:

O'simliklar bargi	Ustki epidermisda	Pastki epidermisda
Kartoshka bargida	5100/sm^2	16100/sm^2
Beda bargida	12700/sm^2	24900/sm^2
Makkajo'xori bargida	5200/sm^2	6800/sm^2
Suli bargida	2500/sm^2	6800/sm^2
Bug'doy bargida	3300/sm^2	4100/sm^2

Ammo shuning bilan birgalikda labchalar faqat bargning bir tomonida joylashgan o'simliklar ham mavjud. Masalan, barbaris (2200 dona/sm^2), olcha (24000 dona/sm^2), dub (14000 dona/sm^2), qora yong'oq (46000 dona/sm^2), siren (33000 dona/sm^2), tut (48000 dona/sm^2), olma (40800 dona/sm^2) kabi o'simliklarda barg og'izchalari faqat bargning pastki qisimida joylashgan.

Umuman labchalarning barg yuzasidagi ulushi 0,52–5,28% atrofidadir. Masalan, bug'doy bargida labchalar uning umumiy maydonidan 0,52% ni tashkil qilsa, loviyada ushbu ko'rsatkich 3,13%, kungaboqar va olma barglarida 5,28% atrofidadir.

Agar labchalar bargning ikki tomonida ham joylashgan bo'lsa, bunday barglar *amfistomatik* barglar deyiladi. Pastki epidermisda joylashgan bo'lsa *gipostomatik* va ustki tomonda joylashgan bo'lsa *epistomatik* barglar deyiladi.

Barglardagi transpiratsiya jarayonining jadalligi har xil, ammo labchali transpiratsiyaning eng ko'p miqdori suvda suzuvchi va botqoqlik o'simliklarida kuzatiladi. Yer o'simliklari orasida eng ko'p miqdordagi labchali transpiratsiya quyoshli joylarda o'suvchi o't o'simliklarda kuzatiladi. Soyaparvar o'simliklar ularga nisbatan ikki baravar kam suv bug'lantiradi. Butalar va daraxtlar esa bulardan ham kam suv yo'qotadi.

O'simlik gullarida labchalar juda kam bo'lganligi tufayli nisbatan oz miqdorda suv bug'lantiradi, ular uzib olingan holda ham suvli muhitda uzoq vaqt o'z holatini saqlab qolishi mumkin.

Kutikular transpiratsiya. Barg og'izchalari ochiq holatdaligida kutikular transpiratsiyaning miqdori juda kam bo'ladi. Ammo qurg'oqchilik sharoitda bo'lgani kabi labchalar yopiq bo'lganda kutikulyarranspiratsiyaning miqdori katta bo'lib 50% gacha yetishi mumkin. Ammo kutikulyar transpiratsiyaning miqdori barglarning yoshiga ham bog'liq. Masalan, yosh barglarda kutikular transpiratsiyaning darajasi umumiy miqdordan ~50% bo'lsa, yetuk barglarda ushbu ko'rsatkich ~10%. Barglar qarib borishi bilan kutikulalar darz ketib yemirila boshlaydi va kutikular transpiratsiyaning miqdori ham birmuncha ortishi mumkin.

Kutikulyar transpiratsiyaning eng yuqori miqdori labchalar doimo ochiq holatda bo'lgan, suvda suzib yuruvchi o'simliklarda kuzatiladi. Ulardagi umumiy transpiratsiyaning miqdori 180-400 mg/sm^2 soat bo'lsa, kutikulyar tranpirasiyaning miqdori ~50%.

Biz quyida ayrim guruh o'simliklar uchun umumiy va kutikular transpiratsiya'ning miqdorlarini keltiramiz.

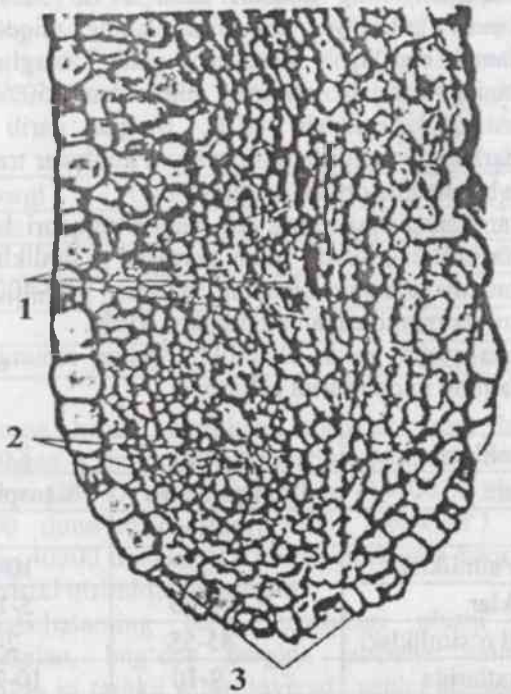
O'simliklar guruhi	Umumiy transpiratsiya (mg/sm^2)	Kutikulyar transpiratsiya (%)
Ikki pallali o'simliklar	170-25	10-20%
Buta o'simliklar	60-70	5-10%
Doimo yashil o'simliklar	45-55	2-3%
O'rmon daraxtlarida	9-10	10-20%
Mevali daraxtlarda	8-9	17-24%

Shuni aytib o'tish lozimki, tropik o'rmon daraxtlarida kutikular transpiratsiya bo'lmaydi.

O'simliklarda suvning bug'lanishi qisman darajada kurtaklar va meva organlaridan ham bug'lanishi mumkin. Masalan, kungaboqar savatchasidan, ko'knori ko'sagidan va qalampir mevasidan shu o'simliklarning barglarining bir birlik yuzasiga nisbatan ancha ko'p miqdorda suv bug'lanishi kuzatiladi.

Guttatsiya. Bu hol namlik darajasi o'ta yuqori joyda o'suvchi o'simliklarga, xususan, tropik sharoitga xos xususiyatdir. Bunda

barglardagi maxsus gidatodlar (barg tishchalari) orqali suv aralash shira ajraladi. Guttatsiya holati transpiratsiya jarayoniga yordam berib o'simliklarda suvning harakatlanishiga va ildizlarga mineral tuzlarning yutilishiga yordam beradi (IV.12-rasm). Bizning sharoitimizda, boshoqdoshlar oilasi vakillarida bahor va kuz oylarida yaqqol kuzatilishi mumkin.



IV.12-rasm. Karam (*Brassisa*) barglari gidatodlari: x 200 (K.Ezay,1980) *1–traxeidlar, 2–epitema, 3–og'izchalar*

Peridermal transpiratsiya. Daraxtlarning po'kaklangan qobig'idan ham oz miqdorda bo'lsada suv bug'lanib turadi. Bu suvning miqdori daraxtlarning turiga xos bo'lgan peridermalarning tuzilishiga, qobiqdagi yoriqlar va yasmiqchalarning o'tkazuvchanligiga bog'liq. Masalan, buk, yel, qarag'ay daraxtlarining po'stlog'i silliq va pishiq bo'lganligi tufayli, terak, dub, chinor va qarag'ay daraxtlari po'stloqlariga nisbatan kam suv yo'qotadi. Ayrim hollarda, ayniqsa qish faslida poya va novdalardan ko'p suv yo'qotganligi sababli daraxtlar suvsizlanadi va qurib qoladi.

Transpiratsiya jadalligi. Bu 1 m^2 barg sathidan 1 soat davomida bug'latilgan suv grammlar hisobidagi miqdoridir. Transpiratsiya jadalligiga yorug'likning ta'siri anchagina kattadir. Masalan, ko'pchilik hollarda yorug'likda, ya'ni kunduzi bu kursatkich 15–250 g/m2 bo'lsa, kechasi 1–20 g/m^2 ga tengdir. G'o'zada jazirama issiq kunlari transpiratsiya jadalligi 45–120 g/m^2 soatni tashkil qiladi. Shuningdek, barglardagi tranpirasiya jarayonining jadalligiga shamolning ta'siri ham katta. Masalan, shamolning tezligi 6–8 m/soniya darajasigacha transpiratsiya jadalligi ortib boradi, lekin shamol tezligining bundan ortishi uning borishiga ta'sir qilmaydi.

Transpiratsiya jadalligiga tuproq qurg'oqchiligi ayniqsa katta ta'sir qiladi. Masalan, tuproq namligi 79,1% bo'lganda g'o'za barglarning suvlilik darajasi 74,9%, so'rish kuchi S=0,96 MPa bo'lganda transpiratsiya jadalligi 113,4 g/m^2 soat bo'lsa, tuproq namligi 49,7% bo'lgan tuproqlarda o'sgan g'o'za barglarida ushbu ko'rsatkichlar mos ravishda 70,5;%, S=2,36 MPa, va 53,9 g/m^2.

Transpiratsiya koeffisiyenti. Bu o'simlik tomonidan 1g quruq organik modda hosil qilish uchun sarflangan suvning miqdoridir. Transpiratsiya koeffisienti ko'rsatkichi o'simliklarning turiga, ayrim hollarda ularning naviga ham bog'liqdir. Shuningdek, transpiratsiya koeffitsiyenti fotosintezning xiliga ham bog'liqdir. Masalan, S_3 o'simliklari bo'lgan g'o'zada transpiratsiya koeffitsiyenti ko'rsatkichi 570 g bo'lsa, sholida–680, bug'doyda-540, arpada–520, bedada–840, loviyada 700, qarag'ay va yel daraxtlarida 230–300 g.ga bo'lsa, S_4 o'simliklarida transpiratsiya koeffisiyenti birmuncha kam bo'ladi. Masalan, ushbu ko'rsatkich makkajo'xorida 370 g bo'lsa, portulakda yanada kam 280 g atrofida bo'ladi.

Transpiratsiya unumdorligi. Bu 1000 gr suv sarflaganda hosil bo'ladigan organik moddaning miqdoridir. Ko'pchilik o'simliklarda ushbu ko'rsatkich 2–3 g, ya'ni o'simlik tanasi orqali oqqan suvning 99,8% transpiratsiyaga, qolgan 0,2% esa organik moddalarnig sinteziga sarf bo'ladi.

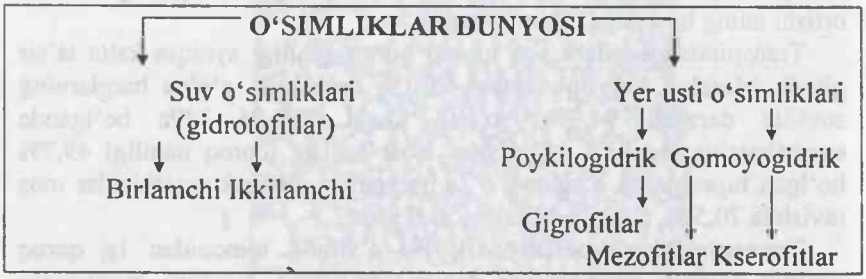
Transpiratsiya natijasida yuzaga kelgan so'rish kuchining kattaligi o'simlik turiga va xiliga bog'liq. Daraxtlarda bu kuch ildiz bosimidan bir necha marta yuqori bo'lsa o't o'simliklarida aksincha, ildiz bosimi yuqori bo'ladi.

Transpiratsiya jarayoni tufayli, o'simlik tanasining harorati atmosfera haroratidan pastroq bo'ladi. Cho'l, sahro va dasht o'simliklarining tanasi harorati soyadagi o'simlikga nisbatan 5-6°C

yuqori bo'ladi va fotosintez uchun qulay sharoit tug'diradi. Barg og'izchalari ochiq bo'ladi.

IV.11. TURLI EKOLOGIK GURUH O'SIMLIKLARIDA SUV ALMASHINUVI XUSUSIYATLARI

O'simliklar dunyosi o'zlaridagi suv almashinuvi xususiyatlariga qarab quyidagicha bo'linishi mumkin.



Gidrotofitlar o'zlari hujayralaridagi ortiqcha suvdan maxsus suvni yo'qotish mexanizmlari tufayli ozod bo'ladilar.

Birlamchi gidrotofitlarga suv o'tlari kirsa, ikkilamchi gidrotafatlarga o'zlarida suv o'tlari va yer o'sti o'simliklari xususiyatlarini to'plagan gulli suv o'simliklari kiradi.

Poykilogidrik o'simliklarga bakteriyalar, ko'k yashil suv o'tlari, tuban yashil suv o'tlarining *Protosossales* guruhi, zamburug'lar, lishayniklar kiradi. Ular suv tanqisligini hayotchanligini yo'qotmasdan o'tkazishlari mumkin. Ular o'zlaridagi transpiratsiya jarayoni, hujayralarining osmotik bosimi, suvning miqdori jihatidan gidrolabil o'simliklarga kiradi.

Gomoyogidrik o'simliklarga yer osti paporotniksimonlari, ochiq urug'lilar va gulli o'simliklar kiradi.

Yer usti o'simliklari suvni to'xtovsiz ravishda bug'lantirib turganligi tufayli ularda suvni ortiqcha yo'qotishga qarshi qaratilgan maxsus mexanizmlar rivojlangandir. Ushbu o'simliklarning vakuolalar sistemasi yaxshi rivojlangan bo'lib, ular hujayralari qaytar suvsizlanish xususiyati xos emas.

Bu o'simliklarda suvning so'rilishi va uni sarflash aniq boshqarilib turadi. Buning natijasida hujayradagi suvning miqdori, osmotik bosim

va transpiratsiya jarayonlarida keskin o'zgarishlar bo'lmaydi, ya'ni bu o'simliklar gidrostabil o'simliklardir.

Bu o'simliklarda suv rejimining turg'un (stabil) bo'lishiga ularning ildizlarida, poyasida va boshqa qismlarida ma'lum miqdorda suv to'planishidir.

Gomoyogidrik o'simliklar uchta guruhga, ya'ni gigrofitlar, mezofitlar va kserofitlarga bo'linadi.

Gigrofitlarga paporotniklar, gunafshadoshlar oilasining ayrim vakillari va boshqa yuqori namlikda hamda kam yorug'likda o'sadigan o'simlik turlari kiradi. Yorug'lik kam joyda o'suvchi o'simliklarning ustitsalari deyarli doimo ochiq bo'lib, ortiqcha suvni ajratishga moslashgan gidatodlar (bargning maxsus tishchalari) bor.

Mezofit o'simliklarga ko'pgina qishloq xo'jaligi o'simliklari, o'tloq va o'rmon o'tlari, daraxtlar kirib ular o'zlaridagi suv rejimini idora qilish qobiliyatiga ega.

Kserofitlar o'zlarining evolutsion rivojlanishi davrida tuproqda nam va yog'ingarchilik yetarli bo'lmagan sharoitda o'sish va rivojlanishga moslashgan, nisbatan quruq iqlim o'simliklaridir.

Kserofitlar asosan, dasht, cho'l va chala cho'llarda o'suvchi o'simliklardir. Ular uch guruhga ya'ni sukkulentlar, sukkulent bo'lmaganlar va efimerlarga bo'linadi.

Sukkulentlar semiz o'tlar deb ham ataladi. Ular ikki xil bo'ladi ya'ni poyador va bargdor sukkulentlar. Poyador sukkulentlarga kaktus, Afrika sutlamasi o'simliklarini misol qilish mumkin. Bargdor sukkulentlarga agava, aloe, semizak va boshqalar misol bo'la oladi. Ularning yer ustki organlari seret va semiz bo'lib o'zlarida ko'p miqdorda suv saqlaydigan o'simliklardir. Ildiz tizimi ko'pchilik hollarda tuproqning yuzasida joylashgan. Sersuvligi hamda suv bug'latuvchi sirtining kamligi tufayli bunday o'simliklar quruq, qumloq tuproqlarda, cho'llarda va qoyalarda o'sa oladi.

Sukkulent bo'lmagan kserofitlar o'zlarida boradigan transpiratsiya jarayoni tufayli 4 guruhga bo'linadi. Bular: haqiqiy kserofitlar, yarim kserofitlar, cho'l kserofitlari va poykilokserofitlardir.

Haqiqiy kserofitlarga shuvoq, itgunafsha kabi o'simliklar kiradi. Bu o'simliklar hujayralarida osmotik bosim yuqori bo'lib, transpiratsiya miqdori kam bo'ladi.

Yarim kserofitlarga g'ozoyoq, marmarak kabi o'simliklar kiradi. Ular hujayralarining sitoplazmasi yopishqoqligi kam, ildizlari juda ham

chuqur ketib sizot suvlarigacha yetib boradi. Barglarida boradigan transpiratsiya jarayoni kuchli bo'ladi.

Cho'l kserofitlariga chalov kabi boshoqdoshlar oilasining cho'lda o'sadigan ayrim turlari kiradi. Ular yoz yomg'iri suvlaridan yaxshi foydalanishadi, ammo faqatgina qisqa suv etishmasligiga chidashi mumkin.

Poykilokserofit o'simliklarga lishayniklar kabi suv etishmagan sharoitda anabioz holatiga o'tuvchi o'simliklar kiradi.

Efimerlar. Bular bir yillik cho'l, chala cho'l va qisman dasht o'simliklaridir. Ularning o'sish, rivojlanish va urug' tugish davri juda qisqa, asosan bahor va kuz paytlarida o'sadi. Qurg'oqchilik boshlanishi bilan ular o'sishdan to'xtaydi. Efimer o'simliklarga lolaqizg'aldoq, taroqbosh, chitir, qarg'atirnoq kabi o'simliklar kiradi.

IV.12. O'SIMLIKLARNI SUG'ORISHNING FIZIOLOGIK ACOSLARI

Sun'iy sug'orish yuqori hosil olish garovidir. Suv taqchilligi qanday bo'lishdan qa'tiy nazar u o'simliklardagi fiziologik jarayonlarga ta'sir etadi. Sun'iy sug'orishni to'g'ri tashkil qilishda barcha ichki va tashqi omillar inobatga olinishi lozim hamda sug'orish soni, muddatlari va me'yorini aniq belgilash kerak.

O'simliklar vegetatsiyasi davomida lozim bo'lgan suv miqdori-sug'orish normasini quyidagi formula yordamida aniqlanadi:

$$E=aP+\Delta W+M$$

E–umumiy suv miqdori, m^3/ga;

aP–o'simliklarning yog'ingarchilik hisobidan foydalanishi mumkin bo'lgan suv miqdori, m^3/ga;

M–bir marta sug'orish normasi, m^3/ga.

G'o'za uchun bu ko'rsatkich 3500–10000 m^3/ga atrofida bo'lishi mumkin.

Bir marta sug'orish normasini quyidagi formuladan aniqlaymiz:

$$M=AN(V_p-V_o)\cdot 100$$

M–bir marta sug'orish normasi, m^3/ga;

A–tuproqning hajmiy massasi, t/m^3;

N–tuproqning namlanuvchi qatlami;

V_p– tuproqning namlanuvchi qatlamidagi dala namlik sig'imi;

V_o–sug'oriladigan dala tuprog'ining namligi, %.

Bir marta sug'orish normasi o'simliklarning o'sish fazasi va bu fazada suvni o'zlashtirish xususiyatlaridan kelib chiqadi. Masalan, g'o'zaning sug'orish normasi umumiy miqdorining 20–25% gullagungacha, 50–55% gullash fazasida va 15–20% ko'saklash va pishish fazasida beriladi.

Sug'orish muddatlarini belgilashda eng to'g'ri tavsiya o'simlikni fiziologik holatini aniqlash bo'yicha olingan ma'lumotlardir, ya'ni barg hujayralarining so'rish kuchini aniqlash va unga qarab sug'orish muddatlarini belgilash lozimdir. G'o'za barglarining so'rish kuchi gullaguncha–12 atm. gullash fazasida–14 atm, ko'saklash va pishish fazasida 14–16 atm atrofida bo'ldi.

Suv tanqisligining fiziologik jarayonlarga ta'siri. O'simliklarga suv yetishmasligi, ularda boradigan barcha fiziologik jarayonlarga, xususan, suvning surilishiga, ildiz bosimiga, urug'larning o'sishiga, ustitsalar harakatiga, transpiratsiyaga, fotosintezga, nafas olishga, fermentlarning faolligiga mineral moddalarning nisbatiga va boshqalarga salbiy ta'sir qiladi.

O'simliklarga suv etishmasligiga xarakterli hol bu uning to'qimalarida ertalab suvning nisbatan ko'proq bo'lishi va kesilgan poyalardan hujayra va to'qimalari shirasining ajralmasligidir.

Suv yetishmagan sharoitda o'sgan o'simliklar hosildorligida, mevalarining ta'mida, yog'ochligining qattiqligida, tolalarining mustahkamligida salbiy o'zgarishlar kuzatiladi. Shuningdek, urug'larning unishi va o'sish energiyasi hamda uning suv bilan ta'minlanganligi o'rtasida ham ma'lum bir bog'lanish mavjud. Ammo har xil o'simliklar urug'ining unishi uchun uning turiga qarab har xil miqdorda suv kerak bo'ladi.

Suv yetishmasligining o'simliklarga birlamchi ta'siri, bu uning hujayralaridagi erkin suv miqdorining kamayib ketishidir. Ushbu hol o'z navbatida sitoplazmadagi oqsillar qobig'iga ta'sir qiladi va oqsil fermentlar funksiyasining o'zgarishiga olib keladi. Xususan, sintezlovchi fermentlarning faolligi kamayib, gidrolizlovchi fermentlarning faolligi ortadi. Masalan, proteoliz fermentlarining ta'siri natijasida hujayradagi kichik molekular moddalarning miqdori oshib ketadi. Shuningdek, polisaxaridlarning parchalanishidan eruvchan qandlarning miqdori ortadi. Lekin suv yetishmasligida barglardagi oqsillar miqdori kamaysada, uning urug'dagi miqdori ortadi.

Suv yetishmasligi barg hujayralaridagi ribonukleaza fermentining faolligining pasayishiga va RNK miqdorining kamayishiga olib keladi.

Shuningdek, suv yetishmasligida sitoplazmada poliribosomalar kompleksining yemirilishi ro'y beradi. Bu esa o'z navbatida hujayralarda boradigan oqsillar sintezining buzilishiga olib keladi.

Erkin suv miqdorining kamayishi natijasida esa vakuolalar shirasining konsentratsiyasi ortadi va u quyuq gelni eslatadi. Shuningdek, ionlarning hujayradan ko'plab chiqishi natijasida ularning hujayradagi tarkibi va nisbati o'zgaradi.

Suv yetishmasligining boshlang'ish davrida fotosintez jarayonining qisman kuchayishi kuzatiladi, lekin fotosintezning umumiy jarayoni pasayadi. Bunga quyidagi hollar sababchi bo'lishi mumkin.

1. Barg og'izchalarining yopilishi tufayli CO_2 ning yetishmasligi.
2. Xlorofillar biosintezining buzilishi.
3. Fotofosforirlanish va elektronlar tashiluvining buzilishi.
4. CO_2 ning qaytarilish va fotokimyoviy jarayonlardagi o'zgarishi.
5. Xloroplastlar tuzilishidagi o'zgarish.
6. Barglarda sintez bo'lgan assimilatlarning ulardan chiqishini to'xtashi.

Fotosintez jarayoni jadalligining pasayishi natijasida fotosintetik fosforirlanishda hosil bo'ladigan ATF miqdori kamayadi.

Suv yetishmasligi barglarning nafas olish jarayoni jadalligiga ularning yoshiga qarab har xil ta'sir qilishi mumkin. Masalan, yosh barglarda xuddi fotofosforlanish mahsulotlari kabi nafas olish jadalligi ham kamayadi. Yetuk barglarda esa bunday o'zgarish kam kuzatiladi, lekin nafas olish koeffisienti 1< bo'ladi. Suv tanqisligida transpiratsiya miqdori kamaysa, o'simlik qizib ketadi. Buning natijasida fiziologik jarayonlar salbiy tomonga o'zgarib o'simlik nobud bo'lishi mumkin. Ko'pincha bu taqchillik 5–10% atrofida kuzatiladi va o'simliklarga chuqur zarar keltirmaydi. Tuproqda suv miqdori kamayganda ham o'simlikda suv muvozanati kuchliroq buziladi. Barglar so'lishi ham mumkin.

O'simliklardagi suv taqchilligi quyidagi formula bilan aniqlanishi mumkin:

$$D = \left(1 - \frac{M}{M_1}\right) \cdot 100$$

D–suv taqchilligi;

M–barg kesmalarining suvga solinganigacha og'irligi (g);

M_1–barg kesmalarining bir soat davomida suvda saqlanganidan keyingi og'irligi.

O'simliklarning so'lishi vaqtinchalik yoki uzoq vaqtgacha bo'lishi mumkin. Vaqtinchalik so'lish kun juda issiq va quruq bo'lganda kuzatiladi. Bunda suv muvozanati buziladi, ammo kechqurun transpiratsiya pasayib suv muvozanatlashadi. Vaqtincha so'lish hosildorlikni pasaytiradi, chunki fotosintez eng kichik qiymatga ega bo'ladi. Agar tuproqda suv miqdori kamaysa, so'lish uzoq vaqt davom etadi. Bunda suv etishmasligi kechasi ham tiklanmaydi, o'simlik ko'proq zararlanadi. Kechasi tiklanmagan suv miqdori qoldiq defisit deyiladi. Ayrim hollarda bunday o'simliklar qurib qolib, nobud bo'lishi ham mumkin.

O'simliklarning so'lishi generativ organlarga ayniqsa kuchli salbiy ta'sir etadi va buning natijasida gullar, mevalar to'kilib hosildorlik pasayadi. Suv taqchilligi turli xil o'simliklarga har xil ta'sir etadi. Masalan, kartoshka o'z tanasidagi suvni 1/3 qismini yo'qotsa ham, so'lish kuzatilmaydi. Soyaparvar o'simliklarning 13–15% suv yo'qotishi ularning darhol so'lishiga olib keladi.

IV.13. ANTITRANSPIRANTLAR

Ayrim kimyoviy moddalar o'simliklarga purkalganda transpiratsiya jadalligining pasayishi kuzatilgan. Bunday moddalarni *antitranspirantlar* deyiladi.

Antitranspirantlar ikki xil bo'ladi, ya'ni barg og'izchalarning yopilishini keltirib chiqaruvchilar va barg yuzasida yupqa parda hosil qiluvchilar.

Birinchi guruhga merkuratsetat ($C_8H_8O_2$), abssizat kislotasini ($C_{15}H_{20}O_4$) misol qilib ko'rsatish mumkin. Ularning barg hujayralariga ta'siri natijasida og'izchalarning turgori pasayadi. Buning natijasida esa og'izchalar yopiladi. Ushbu holat 10–15 kun davom etishi va transpiratsiya jadalligi ~50% kamayishi mumkin.

Ikkinchi guruhga–poliztilen, polipropilen, polivinil-xlorid kabi polimerlar kiradi. Ularning ta'sirida barg sathida parda hosil bo'ladi hamda suvning bug'lanishi 50% va undan ko'proq kamayadi. Bunday hollarda ayrim tajribalarda o'simliklar hosildorligining oshishi kuzatilgan.

Agar biz suv yetishmasligining fiziologik jarayonlarga ta'sirini butun bir o'simlik misolida qaraydigan bo'lsak unda o'simlik poyasining pastki tomonidan boshlab uning barglarini quriy boshlaganini ko'rish mumkin. Chunki suv tanqisligida o'simlikning yuqori barglaridagi

gidrolitik jarayonlarning dastlab kuchayishi natijasida ular hujayralaridagi osmotik faol moddalar miqdori ham ortadi. Buning natijasida esa yuqorigi barglar pastki barglardan suvni tortib ola boshlaydilar va o'zlaridagi biosintetik qobiliyatni uzoqroq saqlab qoladilar.

IV.14. SUG'ORILADIGAN DEHQONCHILIKNING FIZIOLOGIK ASOSLARI

Sug'oriladigan dehqonchilik yoki «orosheniye» bu yerlarning meliorativ holatini yaxshilashdan iborat bo'lib, botqoq joylarni suvsizlantirishdan, sho'rlangan tuproqlarni gipslashdan va sho'rini yuvishdan iboratdir. Yer yuzi quruqlik qismi suv bilan ta'minlanganligiga qarab ikki qismga, ya'ni gumid va arid zonalarga bo'linadi.

1. Gumid yerlar. Bu yerlarda suvning yillik bug'lanish miqdori yog'ingarchilik miqdoridan kam bo'ladi.

2. Arid yerlar. Bu joylarda suvning yillik bug'lanish miqdori yillik yog'ingarchilik miqdoridan ko'p bo'ladi.

Yer yuzi quruqlik qismining 1/3 qismi arid zonalarga to'g'ri keladi, ya'ni bu joylarda yillik yog'ingarchilik miqdori 250-500 mm ni tashkil qiladi.

Arid zonaning yarmidan ko'prog'i qattiq qurg'oqchilik rayonlarini tashkil qiladi. Bu joylarda yillik suv bug'lanishi miqdori 1000 mm bo'lgani holda yog'ingarchilik miqdori 250 mm dan ham past bo'ladi.

O'simliklarning muqobil rivojlanishi uchun uning suv bilan ta'minlanganligi butun o'sishi davomida talab darajasida bo'lishi lozim. Ammo ko'pgina qishloq xo'jalik rayonlari arid zonalarda joylashganligi tufayli bu yerlarda faqat sug'orib dehqonchilik qilish mumkin.

O'simliklar rivojlanishi davrida ro'y bergan bir martagina kuchsiz suv tanqisligi ham ular hujayralaridagi moddalar almashinuviga kuchli salbiy ta'sir qiladi. Agar o'simlik bir marta qisqagina vaqtda suvga muhtoj bo'lsa ham, biz keyin qanchalik urinmaylik undagi normal moddalar almashinuvi hech qachon tiklanmaydi.

O'simlikning ichki suv balansi bir qancha omillarga bog'liq. Bulardan biz quyidagilarni ko'rsatib o'tishimiz lozim.

1. O'simliklarning turiga, ildizlarining chuqur ketishi, shoxlanishi va rivojlanishi bosqichlariga.

2. Berilgan maydonda o'sayotgan o'simliklarning soniga.

3. Ob-havo omillariga, ya'ni harorat, havoning namligi, tuman, shamol, yorug'lik, yog'ingarchilik miqdorlari va boshqalar.

4. Tuproq omillariga, ya'ni tuproq eritmasining osmotik bosimiga, tuproqning tuzilishiga va uning nam sig'imiga.

Sug'oriladigan dehqonchilik sharoitida, tuproqqa ekilishi mumkin bo'lgan o'simliklarda normal fiziologik jarayonlarning ketishi va ekinlardan yuqori va sifatli hosil olish uchun avvalo tuproqning namlik ko'rsatkichlarini bilish muhimdir. Bu shunaqa namlik ko'rsatkichiki, undan pastda o'simlikning organik massasi kamayib, u o'z navbatida hosilning kamayishiga olib keladi. Bu tuproq namligi ko'rsatkichi optimal namlik chegarasi deyiladi.

Tuproqning optimal namlik chegarasi o'z navbatida o'simlikning o'sishi fazasiga, tuproqning unumdorligiga, sho'rlanishga, sizot suvlarning minerallashishiga, ob-havo sharoitlariga, agrotexnikaga hamda kuchli suv yetishmasligini keltirib chiqaradigan xavfli davrlarning bo'lishi yoki bo'lmasligi bilan bog'liq. Shuning uchun ham arid zonalari uchun qishloq xo'jalik ekinlarini suv bilan aniq va tejab sug'orishning fiziologik ko'rsatkichlarini ishlab chiqish alohida ahamiyatga ega bo'lib, yuqori hosil olishning asosiy omilidir.

Hozirgi vaqtda o'simliklarni sug'orish muddatlarini aniqlashda bir qancha usullar qo'llanilmoqda. Bularga biz barglarning suvlilik darajasi va ularning osmotik bosimi, barg og'izchalarining ochiqlik holatining o'lchami va shira ajratish qobiliyatini ko'rsatib o'tishimiz mumkin.

Ushbu usullardan keng tarqalgani bu barglarning so'rish kuchini aniqlashdir. Buning uchun avvalo ma'lum bir o'simlik bilan bir xil ozuqa muhitida bir qancha sug'orish variantlarida tajribalar qo'yilib ma'lum bir rivojlanish fazalarida yoki ma'lum bir muddatlarda ular barglarining so'rish kuchlari aniqlab boriladi. Tajriba oxirida yuqori va sifatli hosil olingan hamda nisbatan kam suv sarflangan variant aniqlanadi va ushbu o'simliklar barglarining so'rish kuchlari keyingi yillar uchun na'muna (etalon) sifatida xizmat qiladi. Chunki ushbu variantda tuproq namligi o'simliklarda boradigan fiziologik jarayonlar uchun eng muqobil bo'lib, iqtisodiy jihatdan samarali bo'ladi.

Hozirgi vaqtda ekinlarni vaqtida sug'orish uchun ayrim o'simliklar barglarning so'rish kuchlari aniqlangan. Masalan, bug'doyda, uning barglarining normal so'rish kuchi gullashi oldidan 0,81–0,91 MPa bo'lsa, yoppasiga gullash va don tugish fazasida mos ravishda 1,0–1,1 va 1,11–1,21 MPa ga teng bo'ladi.

Go'zaning suv rejimi. Ma'lumki, paxta mamlakatimiz iqtisodiyotining asosini tashkil qiladi. Shuning uchun ham g'o'zaning suv rejimini o'rganishga anchagina ilmiy izlanishlar bag'ishlangan. Masalan, X.S. Samevning (1979) ma'lumotlariga qaraganda g'o'zaning suv rejimida unga berilayotgan o'g'itlarning ahamiyati juda kattadir. Xususan, azotli-fosforli o'g'itlar g'o'za barglari suvlilik darajasiga ta'sir qilib, hujayralarda bog'langan suv miqdorini, jumladan osmotik va kalloid bog'langan suv miqdorini oshiradi. Buning natijasida barglarning transpiratsiyaga qarshi suvni ushlab qolish xususiyati kuchayadi.

Go'zaga fosforli o'g'itlarni ko'p miqdorda berish uning suv rejimiga muqobil ta'sir ko'rsatadi, ayniqsa suv yetishmagan sharoitda o'simliklarning o'sishi va rivojlanishiga oxir oqibatda ularning hosildorligiga yaxshi ta'sir ko'rsatadi.

Azotli o'g'itlarni g'o'zani oziqlantirish uchun besh muddatda, ya'ni ekish bilan birga, o'sish va rivojlanishning 4–5 haqiqiy barglar, shonalash, gullashdan oldin va yoppasiga gullash fazalarida berib, oxirgi oziqlantirishni birmuncha ilgari surib gullashdan oldin tugallash uning barglarida erkin suv miqdorining kamayib, bog'langan suv miqdorining esa oshishiga olib keladi. Bu holat tuproqning past namligida ham g'o'za so'ligunicha davom etadi. Shuning uchun ham yuqoridagi sharoitlarda o'stirilgan g'o'za o'simligi qurg'oqchilikni nisbatan kamroq zararlanib o'tkazadi.

Go'zani azotli o'g'itlar bilan gullash fazasidan so'ngi davrda oziqlantirish esa erkin suvning bog'langan suvga nisbatining oshishiga olib keladi.

Umuman bir dona g'o'za o'simligining normal o'sib-rivojlanib mo'ljaldagi hosilni berishi uchun 232 kg suv talab qilinadi.

Go'za ildizlari orqali, suvning eng ko'p so'rilishi, tuproq namligi uning to'la namligidan 70% bo'lganda kuzatiladi. Buning natijasida erkin suv miqdori oshib bog'langan suv miqdori kamayadi. Shuningdek, ushbu holda barglarning suv so'rishi va ushlab turishi qobiliyati pasayadi hamda hujayralarning so'rish kuchi, shirasining konsentratsiyasi va osmotik bosimi pasayadi. Transpiratsiyaning miqdori esa ortadi.

Go'zaning suv bilan ta'minlanish darajasi birinchi navbatda eng muhim fiziologik jarayonlarga, ya'ni fotosintez va nafas olish jarayonlariga ta'sir qiladi. Masalan, muqobil darajada o'z vaqtida suv bilan ta'minlangan g'o'za o'simliklarida fotosintez jadalligi oshadi, nafas olish intensivligi esa pasayadi.

Go'zaga suv yetishmagan sharoitda nafas olish jadalligi ortadi, chunki bunda hujayralardagi gidrolitik jarayonlar kuchayib bog'langan suv miqdori ortadi va bu o'z navbatida o'simlikning suv taqchilligiga nisbatan chidamliligini birmuncha oshiradi.

Go'zaning yoppasiga gullash va ko'sak tugish fazasida, tuproq namligi 70% atrofida bo'lganda uning barglariga 0,02% li xlorxolin-xlorid eritmasini sepish transpiratsiya jadalligini pasaytirib o'simliklar tomonidan suvning birmuncha muqobil sarflanishiga olib keladi.

NAZORAT SAVOLLARI

1. Suvning fizik- kimyoviy xususiyatlari.
2. Suvni hujayradagi formalari va vazifasi.
3. Suvning o'simlik xayotidagi roli.
4. Suvni o'simlik bo'ylab xarakatlanishi.
6. Ildiz bosimi.
7. Osmos, osmotik,turgor va bo'rtish bosimlari.
8. Hujayraning so'rish kuchi va suvni xarakatlanishi.
9. Turli ekologik guruh o'simliklarida suv almashinuvi.
10. Tranpiratsiya xillari va biologik roli.
11. Tashqi muhit omillarining suv almashinuviga ta'siri.
12. Fiziologik qurg'oqchilik nima?
13. O'simliklardagi qaysi jarayonlar suvning kirishiga ta'sir qiladi?
14. Ildizlarga suvning kirishi sutka davomida qanday o'zgaradi?
15. Labchalarning holati sutka davomida qanday o'zgaradi?
16. Barglarning qaysi tuzilishi ksemorf deyiladi?
17. Labchalarning harakatiga qaysi omillar ta'sir qiladi?
18. Transpiratsiya jadalligiga ta'sir qiluvchi tashqi omillarning qaysilari suv bug'lanishining fizik jarayoniga o'xshaydi?
19. Suv almashinuviga havo namligining va shamol tezligining ta'siri?
20. Ichki omillarning transpiratsiya jadalligi ko'rsatkichiga ta'siri?
21. So'lish nima?
22. Transpiratsiya koeffitsiyenti ko'rsatkichi qaysi omillarga bog'liq?
23. Transpiratsiya mahsuldorligiga qaysi omillar ta'sir qiladi?
24. Antitraspirantlar nima va ularning ta'sir mexanizmi? Transpiratsiya jadalligini qanday kamaytirish mumkin?

V. O'SIMLIKLARNING MINERAL OZIQLANISHI VA MINERAL ELEMENTLARNING FIZIOLOGIK AHAMIYATI

O'simliklar tuproqdan juda ko'p mineral moddalarni, ya'ni davriy sistemada uchraydigan deyarli barcha elementlarni u yoki bu ko'rinishda suv bilan birga qabul qilib, o'z tanasini qurishga va organik moddalar to'plashga sarf qiladi. Bundan kelib chiqadiki, tuproqning tarkibi va xususiyatlari o'simliklarning o'sishi va rivojlanishida alohida ahamiyatga ega.

Tuproq tarkibidagi kul va chirindi moddalarning o'simliklar hosildorligiga ijobiy ta'sir qilishi avvaldan ma'lum. Ammo bu fikrga birdaniga kelinmagan. Masalan, gollandiyalik olim Ya.B. Van-Gelmont (1629) 91 kg quruq tuproq sig'adigan chelakga massasi 2,25 kg bo'lgan tol qalamchalarini ekkan va uni doimiy ravishda yomg'ir suvi bilan sug'orib turgan. Besh yil o'tganidan so'ng tuproq va tolning og'irliklari alohida-alohida o'lchab ko'rilganida tolning og'irligi 77 kg.ni (75 kg qo'shilgan) tashkil qilgani holda tuproq og'irligi 0,56 kg.ga kamaygan xolos. Demak, har yili to'kiladigan barglarni hisobga olmagan holda ham o'simlik massasi 33 baravar ortgan. Shunga asoslanib Ya.B. Van Gelmont o'simliklar gavdasi suvdan tuziladi degan noto'g'ri xulosa qilgan va buning asosida o'simliklar oziqlanishining «Suv nazariyasi» paydo bo'ldi.

Shuni aytib o'tish lozimki, bizning eramizdan 384–322-yil avval Aristotel tomonidan o'simliklar tuproqdan oziqani murakkab moddalar holida oladi degan tushuncha ilgari surilgan. Bu tushuncha nemis agronomi A. Teeyar (XVIII asrning oxiri, XIX asrning boshi) tomonidan rivojlantirilgan va shu asosda u o'zining **«gumus nazariyasi»**ni yaratdi. Bunga asosan, o'simliklar tuproqdagi suv va gumus moddalari bilan oziqlanadi.

Shvetsariyalik tabiatshunos olim N.T. Sossyur o'simliklar tarkibini o'rganib, tuproq, o'simliklarni azot va boshqa mineral elementlar bilan ta'minlaydi degan xulosaga kelgan. Shuningdek, u o'zining «O'simliklarni kimyoviy o'rganish» (1804) asarida o'simlik ildizlari tomonidan suvli eritmalardan har xil tuzlarni o'zlashtirilishi miqdori va tezligi bir xil emasligi haqidagi fikrni aytgan. Keyinchalik fransuz agronomi J.B. Bussengo (1837) o'z ilmiy ishlarida, o'simliklar atmosfera azotini o'zlashtira olmasligi va faqatgina ildiz orqali tuzlarni o'zlashtirishi mumkinligini aytadi. Shuningdek, u o'simliklarni mineral

elementlar bilan (kul va selitra) ta'minlash tufayli ularni toza qumda ham o'stirish mumkin ekanligini ko'rsatgan.

Agrokimyoning asoschilaridan biri nemis kimyogar olimi Yu. Libix gumus nazariyasini inkor qildi va tuproq unumdorligi mineral elementga bog'liq deya tuproqqa o'g'it sifatida toza mineral tuz solishni taklif qilgan. Yu. Libix o'zining «Kimyo dehqonchilik va fiziologiya xizmatida» (1840) asarida *o'simliklarni mineral oziqlanish nazariyasini* yaratdi. Shuningdek, u o'simlik azotni havodan ammiak holida oladi degan xato fikrga kelgan, ammo keyinchalik (1856) o'z xatosini anglaydi va o'simliklar azotni ildiz orqali nitrat ko'rinishida qabul qiladi degan fikrga kelgan hamda o'zining *«minimum qonuni»* va *«qaytarilish qonuniyatini»* taklif etdi. Libixning «minimum qonuni» ning mohiyati shundaki, mineral o'g'itlarning har qanday miqdori ham o'simliklar hosilining oshishiga olib kelmaydi, chunki o'simliklarning mutlaq hosildorligi tuproqda yetishmayotgan moddaga bog'liqdir. Uning ikkinchi «qaytarilish qonuniyati» ning mohiyati shundaki, o'simlik tomonidan o'zlashtirilgan element tuproqga qaytarilishi lozim, aks holda tuproq kambag'allashib boradi. Keyinchalik Libixning ayrim izohlari bu qonuniyatni soddalashtirib o'zlarining tuproq unumdorligini kamayishi qonuniyatlarini ilgari surishdi. Ammo hozirgi zamon dehqonchiligi bu fikrni umuman noto'g'ri ekanligini tasdiqlamoqda, ya'ni qishloq xo'jaligi ekinlarining hosildorli mineral o'g'itlar berish va agrotexnikani oqilona qo'llash tufayli doimiy ravishda oshib bormoqda.

Boshqa bir olimlar, I. Knop va Yu. Saks (1859), o'z tajribalari orqali «gumus nazariyasi» ni to'la inkor qilishdi. Ular o'simliklarni o'simliklar tuproqsiz, sharoitda faqatgina suvli muhitda, N, P, K, Sa, Mg, Fe, S ishtirokida ular mevalarining pishish vaqtigacha o'stirish mumkinligini isbotlashgan. Ushbu olimlarning tajribalari tufayli mineral oziqlanish nazariyasi o'z tasdig'ini to'la topdi va o'simliklarni qumli va suvli sharoitda o'stirish uchun qo'llaniladigan *vegetatsion uslubga* asos solindi. Kanopning ozuqa eritmasi hozirda ham o'simliklarni suvli muhitlarda o'stirish uchun qo'llaniladi.

Bussengo o'z tajribalarida vegetatsion uslubni qo'llash orqali, yuksak o'simliklar atmosfera havosining molekular azotini o'zlashtira olmasligini ko'rsatdi. Shunday xususiyatga faqatgina dukkakdoshlar oilasi vakillarigina ega bo'lib, ular tuproqda azot to'planishiga olib keladi.

Birinchi bor dukkakdoshlar oilasi vakillarining tuganak bakteriyalar bilan simbiozi natijasida tuproqda azot yig'ilishini asoslab bergan olim

nemis botanigi va mikrobiologi G. Gelrigeldir (1880). Dukkakdoshlarning tuganak bakteriyalari esa birinchi bor rus botanigi M.S. Voronin (1866) tomonidan isbotlangan.

Hozirgi vaqtda tuproqda azot yig'ilishiga olib keluvchi bir qancha mikroorganizmlar aniqlangan. Bulardan biz *ammoniflksatorlarni, azotofiksatorlarni, nitriflkatorlarni va denitrifikatorlarni* ko'rsatishimiz mumkin. Ularning vazifalari asosan quyidagilardan iborat:

– ammonifikatorlar azotli organik birikmalarni, masalan, oqsillar, nuklein kislotalar mochevina va boshqalarni parchalaydi;

– azotofiksatorlar molekular azotni bog'lash xususiyatiga ega;

– nitrifikatorlar O_2 yordamida ammiakni nitratlargacha oksidlaydi.

– denitrofikatorlar nitratlarni molekular azotga aylantiradi. Ammo O_2 yetishmagan sharoitda ular nitratlar kislorodidan foydalanishadi va azotni atmosferaga qaytaradi hamda tuproqni kambag'allashishiga olib keladi.

O'simliklarning mineral oziqlanishi bevosita tuproq bilan bog'liq bo'lgani tufayli biz tuproqshunoslikning ilmiy asoslarini yaratgan rus olimlari P.A. Kostichev va V.V.Dokuchaevlarning hamda tuproqning shimuvchi kompleksi asoslarini yaratgan K.K. Gedroyts ishlarini aytib o'tishimiz lozim. Bunga asosan moddalar shu jumladan minerallar tuproqda mexanik yo'l bilan fizik ta`sir natijasida, kimyoviy va biologik bog'lash tufayli ushlab turiladi.

Mineral elementlarning o'simliklardagi miqdori. O'simliklar atrof muhitdan u yoki bu miqdorda deyarli barcha davriy sistemada uchraydigan elementlarni o'zlashtiradi. Ammo boshqa kimyoviy elementlar bilan almashtirib bo'lmaydigan, o'simliklarning o'sishi va rivojlanishi uchun o'ta zarur bo'lgan 19 ta element alohida ahamiyatga ega. Ular C, H, O, N, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B, CI, Na, Si, Co kabi elementlardir. Bulardan faqatgina 16 tasi mineral elementlardir. Chunki C, H va O o'simliklarga asosan CO_2, O_2 va H_2O holida o'zlashtiriladi. Ushbu elementlarning keyingi uchtasining Na, Si Co o'simliklar rivojlanishi uchun zarurligi hozircha o'z tasdig'ini to'la topgani yo'q. Masalan, natriy elementining ayrim o'simliklar Masalan, lavlagi va sho'rlanishga moslashgan o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi kuzatilgan xolos. Kremniy esa sholi uchun o'ta zarur bo'lib boshoqdoshlar somoni tarkibida ham ko'p uchraydi.

Birinchi to'rtta (C, H, O, N) element organogenlar deyiladi. Chunki ular o'simlik quruq og'irligining asosiy–95% qismini tashkil qiladi. Bunda uglerodning ulushi 45%, kislorodniki 42%, vodorodniki 6,5%,

azotniki 1,5% miqdorni tashkil qiladi. O'simlik quruq og'irligining qolgan 5% qismi kul elementlariga, xususan, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Na, Si va boshqalarga to'g'ri keladi. O'simliklarning mineral tarkibi to'g'risida ularning kulida uchraydigan elementlarning miqdoriga qarab xulosa qilinadi va yuqorida keltirilgan elementlar birgalikda **makroelementlar** deyiladi.

O'simlik to'qimalarida juda kam miqdorni (0,001%) tashkil qiluvchi ammo o'simliklarning muqobil o'sishi va rivojlanishi uchun zarur – Mn, Cu, Zn, Mo, B, Co kabi elementlar **mikroelementlar** deyiladi.

Mineral elementlar ko'proq o'simliklarning urug'larida to'planadi (V.1-jadval) barglarida (2–15%) kamroq esa ularning poyalarida (0,4–1%) to'planadi.

V.1-jadval

Ayrim qishloq xo'jalik o'simliklari kulining tarkibidagi elementlarning miqdori, % (Maksimov, 1958, V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva bo'yicha, 2005).

O'simliklar namunalari	Kulning tarkibi, %								
	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	CO_2	SiO_2	Cl
Urug'larda									
Bug'doy	30.2	0.6	3.5	13.2	0.6	47.9	-	0.7	-
Makkajo'xori	29.8	1.1	2.2	15.5	0.8	45.6	0.8	2.1	0.9
Beda	35.3	0.9	6.4	12.9	1.7	37.9	2.4	1.3	1.2
Zig'ir	26.7	2.2	9.6	15.8	1.1	42.5	-	0.9	-
Fasol	41.5	1.1	5.0	7.1	0.5	38.9	3.4	0.6	1.8
Poya va barglarda									
Bug'doy	13.6	1.4	5.8	2.5	0.6	4.8	-	67.4	-
Makkajo'xo-ri	27.2	0.8	5.7	11.4	0.8	9.1	-	40.2	-
Beda	27.2	0.8	29.3	8.3	0.6	10.7	-	6.2	-
Zig'ir	34.1	4.4	24.8	15.0	3.7	6.2	-	6.7	-
Grechixa	46.6	2.2	18.4	3.6	-	11.2	-	5.5	-
Shakarqamish	24.0	2.0	4.0	2.0	-	14.0	2.0	50.0	-
Tugunak va ildizlarda									
Kartoshka	60.0	3.0	2.6	4.9	1.1	16.9	6.5	2.1	3.4
Qand lavlagi	53.1	8.9	6.1	7.9	11.1	12.2	4.2	2.3	4.8

V.V. Polevoy (1989) ma'lumotlari bo'yicha makkajo'xori donlari va poyasida mineral elementlarning miqdori quruq og'irlikga nisbatan foiz hisobida mos ravishda qo'yidagichadir: K_2O – 29,8 va 27,2; Na_2O – 1,1 va 0,8; CaO – 2,2 va 5,7; MgO – 15,5 va 11,4; Fe_2O_3 – 0,8 va 0,8; P_2O_5 – 45,6 va 9,1; SiO_2 – 2,1 va 40,2; CO_2 ва Cl elementlari faqatgina o'simlikni urug'larida mavjud bo'lib miqdorlari mos ravishda 0,8 va 0,9% atrofida.

V.1. MINERAL ELEMENTLARNING FIZIOLOGIK AHAMIYATI

Azot. Ushbu element 1732-yilda shotlandiyalik kimyogar, botanik va vrach D. Rezerford tomonidan gaz sifatida ochilgan. U yonmaganligi va nafas olishda qatnashmaganligi tufayli azot ya`ni «hayotchanmas» deb atalgan. Ammo azot oqsillar, nuklein kislotalar va boshqa bir qancha organik birikmalar tarkibiga kiradi. Tirik organizmlar azotni o'zlashtirishi bo'yicha keskin farqlanadi. Masalan, ayrim mikroorganizmlar molekular azotni o'zlashtirsa, o'simliklar faqatgina mineral azotni, hayvonlar esa uning organik formalarini o'zlashtiradi xolos.

Azot o'simliklar hayotida alohida o'rin tutadi. Masalan, u o'simliklar tarkibidagi asosiy biopolimerlar–oqsil, nuklein kislotalar, vitaminlar, fitogormonlar tarkibiga kiradi. Azotning o'simliklar quruq og'irligidagi miqdori 1–3%.

Azot Yer sharida eng ko'p tarqalgan elementlarga kiradi. Uning atmosfera havosida ulushi 78% va 1 m^2 er yuzasida ~8 tonna azot moddasi mavjud. Hisob kitoblarga qaraganda azotning atmosfera havosidagi umumiy miqdori $4 \cdot 10^{15}$ tonna. Litosferadagi bog'langan azotning miqdori bundan ham ko'p-$18 \cdot 10^{15}$ tonna. Ammo litosferaning tuproq qismida azotning juda kam miqdori ya`ni umumiy miqdordan 0,5–2% qismigina o'simliklar tomonidan o'zlashtiriladi xolos.

Yer shari tuproqlarida azotning miqdori, bir xilda emas. Masalan, qora tuproqlarning 1 ga maydonining haydaladigan qismida 200 kg azot mavjud bo'lsa, bizning aynan bo'z, och tusli va taqirsimon tuproqlarimizda bu ko'rsatkich 3-4 baravar kam.

Azotning tuproqdagi formasi NH_4^+. va NO_3^- ko'rinishidadir. Ammo ushbu ionlarning harakatchanligi bir xil. Masalan, NO_3^- ionlari harakatchan bo'lib, tuproqga kuchsiz bog'langan va yengil yuvilib ketishi mumkin. Ammoniy kationlari esa kam harakatchan bo'lib,

tuproqning manfiy zarrachalariga oson adsorbsiya qilinadi va yog'ingarchilik tufayli kam yuviladi. Shuning uchun ham uning tuproqdagi miqdori NO_3^- ionlariga nisbatan ko'p. Ammo uning faqatgina 5–6% tuproqning ustki qatlamidadir xolos.

O'simliklar o'zlarining o'sishi va rivojlanishi uchun azotga nisbatan juda talabchan. Masalan, 1 ga ekin maydonidan makkajo'xoridan 5 tonna ko'k massa, 3,5 t don hosili olinganda ular bilan birgalikda tuproqdan 85 kg azot olib chiqib ketiladi. Shuni aytib o'tish lozimki, atmosfera havosidagi molekular azot juda inert va yuksak o'simliklar tomonidan o'zlashtirilmaydi. Shuning uchun ham uni faol holga o'tkazishda bir necha uslublardan foydalaniladi.

Tabiatda molekular azotni bog'lanib, o'simliklar o'zlashtira oladigan formaga o'tishining ikkita yo'li mavjud. Bular *kimyoviy va biologik azotfiksatsiya yo`llaridir.*

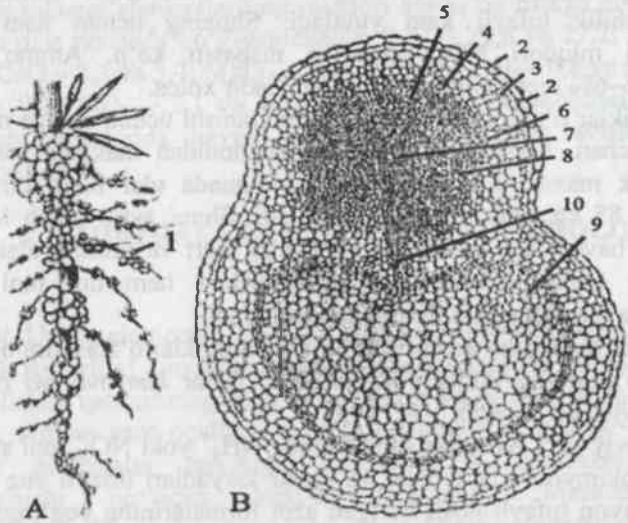
Kimyoviy yo'l Azotning atmosferada NH_4^+ yoki NO_3^- ioni shakliga o'tishi fotokimyoviy jarayonlar va elektr zaryadlari tufayli yuz beradi. Ushbu jarayon tufayli hosil bo'lgan azot formalarining yog'ingarchilik bilan tuproqqa tushish miqdori juda kam, bir gektar maydon hisobiga Yer sharining har xil qismlarida 1–30 kg.gacha.

Hozirgi vaqtda bir qancha mamlakatlarda atmosfera azotini bog'lab NH_3 va HNO_3 olish yaxshi yo'lga qo'yilgan. Azotni kimyoviy bog'lab ammiak ($N_2 + 3H_2^+ \rightarrow 2NH_3$) holiga o'tkazish katalizator ishtirokida, 500°C harorat va 35 MPa bosim ostida olib boriladi. Ushbu olingan NH_3 barcha azotli mineral o'g'itlarning asosi hisoblanadi.

Biologik yo'l. Qishloq xo'jaligida qo'llaniladigan barcha mineral o'g'itlar, o'simliklar hosili bilan olib chiqib ketilgan azotning bir qismini gina to'lg'azadi xolos. O'simliklarning o'sishi va rivojlanishi uchun zarur bo'lgan azotning asosiy qismi mikroorganizmlarning atmosferaning molekular azotini bog'lashi va NH_3 holiga o'simliklar o'zlashtirishi mumkin bo'lgan formaga o'tkazishi tufayli hosil bo'ladi.

Bu tuproqdagi mikroorganizmlar–azotofiksatorlar yordamida azotning amiakkacha qaytaralish jarayoni bo'lib unda asosan, erkin azotfiksatorlar va o'simlik bilan simbioz yashovshi azotfiksatorlar qatnashadi (V.1-rasm).

Mikroorganizmlarning biokimyoviy yo'l bilan azotni fiksatsiyalashining mexanizmlari ularning barcha shtammlari uchun asosan bir xil bo'lib *nitrogenaza* fermenti ishtirokida boradi Ammo bu jarayon ham energiya talab qiladi, ya`ni azotobakter organik modda-glukoza sarflab molekular azotni o'zlashtiradi.



V.1-rasm. Lyupin *(Lupinus polyphylis)* ildizidagi tuganaklar (V.G.Xrjanovskiy, S.F.Ponomarenko, 1979). *A–ildiz tizimining umumiy ko'rinishi, B–tugunakli ildizning ko'ndalang kesimi. 1–tuganaklar, 2–qoplovchi to`qima, 3–parenxima, 4–floema, 5–kambiy, 6-radial nurlar, 1–birlamchi ksilema, S–ikkilamchi ksilema, 9–bakteriyali to`qima, 10–o'tqazuvchi to'qima.*

Masalan, 15 mg azot to'plash uchun bir gramm molekula $C_6H_{12}O_6$ sarf bo'lishi talab etiladi.

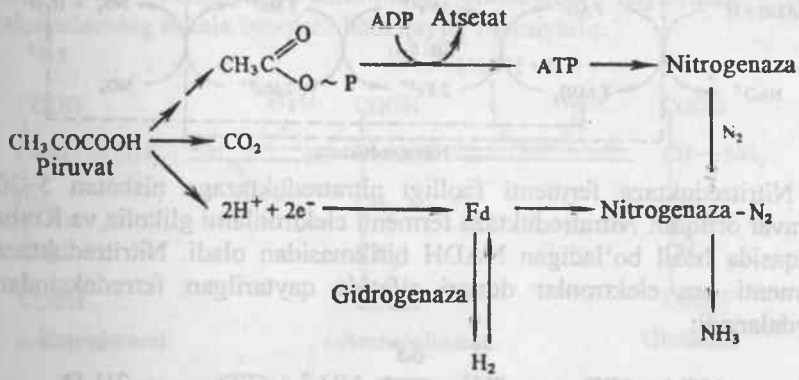
Tuproqda, dukkakli o'simliklar–beda, no'xot, loviya va boshqa shu kabi o'simliklar ildizlarida simbioz yashovchi azotobakterlar hisobiga bir yilda gektariga 300 kg va undan ortiq azot to'planishi mumkin.

Tuproqdagi azot ikki xil, ya'ni organik va mineral holatda bo'ladi:

Organik azot. Bu tuproqdagi organik moddalar tarkibidagi azot bo'lib, u keyinchalik parchalanib mineral formaga o'tadi. Bunda ammonifikatsiya va nitrifikatsiya jarayonlari muhim o'rin tutadi.

Shuni aytib o'tish lozimki, o'simliklarning organik moddalari tarkibiga azot faqatgina ammoniy azoti, nitrat ionlari holida kirishi tufayli o'simliklar tomonidan yutilgan moddalar ammiakkacha qaytarilishi lozim. Bu jarayon ikki bosqichdan iborat:

Azotflksatsiyalash kimyosi sxemasi (V.V.Polevoy, 1989 bo'yicha)

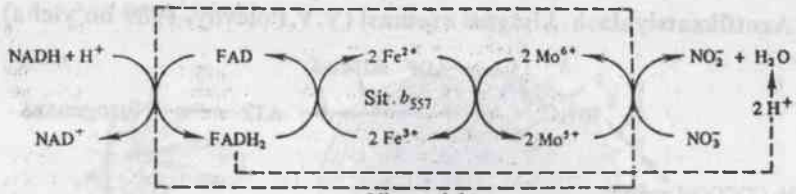


1.Nitratning nitritgacha ($NO_3^- \rightarrow NO_2^{-2}$) qaytarilishi. Bu jarayon nitratreduktaza fermenti ishtirokida ikkita elektronning ko'chirilishi bilan boradi NO_3Nitratreduktaza indutsirlanuvshi ferment bo'lib, hujayraga NO_3^- ionlarining kirishiga javoban sintezlanadi. Shuningdek, ushbu ferment organik birikmalar va sitokininga nisbatan ham sintezlanishi mumkin. U elektronlarni NADH moddasidan NO_3^- birikmasiga ko'chiruvchi ikkita subbirlikdan iborat. Bu subbirliklar tarkibida gem – va molibden tutuvchi flavoproteindan iborat bo'lib mol. massasi 200 – 300 kDa. Nitratning nitratreduktaza fermenti ta'sirida o'zgarishi quyidagicha boradi:

$$NO_3^- + NAD(P)H + H^+ \xrightarrow{2e^-} NO_2^- + NAD(P)^+ + H_2O$$

2. Nitritning ammiakgacha qaytarilishi ($NO_2^{-2} \longrightarrow NH_4^+$). Ushbu jarayon nitritreduktaza fermenti ishtirokida borib, oltita elektronning ko'chirilishi bilan ro'y beradi. Nitritreduktaza nisbatan kichik molekulali oqsil bo'lib, o'zida 600 dona atrofida aminokislotalar tutadi va uning mol.massasi 60–70 kDa. Nitritning ammiakgacha qaytarilishi esa avvalo nitratning nitritga aylanishi bilan boradi.

$$NO_3^- \xrightarrow{2e^-} NO_2^- \xrightarrow{6e^-} NH_4^+$$



Nitratreduktaza

Nitritreduktaza fermenti faolligi nitratreduktazaga nisbatan 5–20 baravar ortiqdir. Nitratreduktaza fermenti elektronlarni glikoliz va Krebs halqasida hosil bo'ladigan NADH birikmasidan oladi. Nitritreduktaza fermenti esa elektronlar donori sifatida qaytarilgan ferredoksindan foydalanadi:

$$NO_2^- + 6FD_{qavt.} + 8H^+ \xrightarrow{6e^-} NH_4^+ + 6FD_{oksidl.} + 2H_2O$$

O'simliklarda nitritreduktaza fermenti ishtiroki bilan boradigan nitritning o'zgarishi barglarda va ildizlarda ketadi. Barglarda nitritreduktaza fermenti xloroplastlarda joylashgan. Shuning uchun ham ferridoksin elektronlarni to'g'ridan-to'g'ri fotosintetik elektron tashuvchi zanjirdan oladi.

Nitritning ildizlarda qaytarilishi proplastidlarda ketadi. Ildizlarda ferridoksin yo'q. Shu tufayli ildizlardagi nitritreduktaza fermenti uchun elektronlar manbai bo'lib, nafas olishning pentozofosfat yo'li hamda dekarboksillanish jarayonlarida hosil bo'ladigan NADPH moddasi xizmat qilishi mumkin.

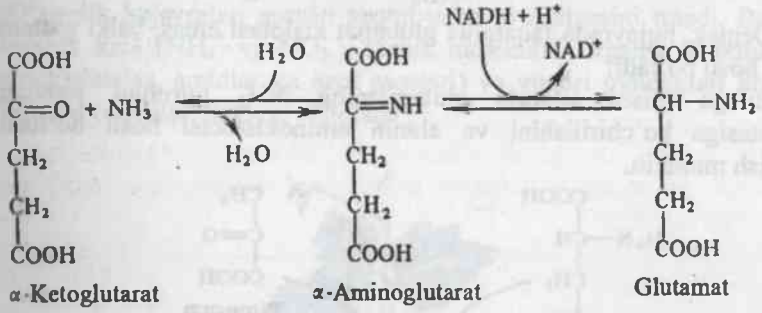
O'simlik hujayralarida ammoniy ionlari miqdorining ortishi NO_3^- birikmasini assimilatsiyasini ingibirlaydi, ya'ni to'xtatadi.

Ammiakning o'zlashtirilishi yo'llari. O'simliklarga nitratlarning qaytarilishi yoki molekular azotning o'simliklarga yutilishi tufayli hosil bo'lgan ammiak keyinchalik o'simliklar tomonidan turli aminokislotalar holida o'zlashtiriladi. Yuksak o'simliklarda ammiakning birlamchi bog'lanishi glutamin kislotasi va uning amidlari hosil bo'lishi reaksiyalari bilan boradi.

O'simliklar tomonidan ammoniyni o'zlashtirilishi α-ketoglutarat kislotasining aminlanishi bilan boradi. Ushbu reaksiyalar glutamate-degidrogenaza fermenti orqali borib, glutamin kislotasini hosil bo'lishiga olib keladi.

α-ketoglutarat + NH_3 + NAD(P)H + H^+ ⟷ L-glutamat + $NAD(P)^+$ + H_2O

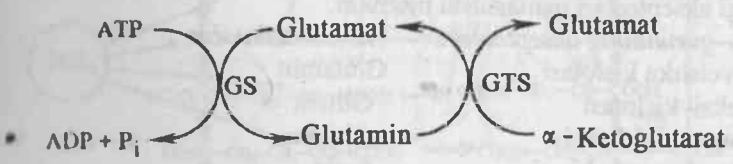
Ushbu reaksiya 1-bosqichda ammiak iminokislotalarni hosil qiladi, so'ngra esa NAD(P)H ishtirokida glutamatga qaytariladi. Bu reaksiyalarning ikkala bosqichi ham qaytar reaksiyadir.



Mineral azot. Azotning bu ko'rinishi nitrat va ammoniy holatida bo'ladi. Nitratlar o'simliklar to'qimalarida qaytarilib, ammiakka aylanadi va u fermentlar tomonidan katalizlanadi.

O'simlik hujayralarida ammoniy ionlarining birlamchi assimilatsiyasi P. Li va B Miflin (1974) tomonidan ochilgandir. Bu jarayon ikki qismdan iborat bo'lib, glutaminsintetaza (GS) va glutamatsintetaza (GTS) ishtirokida boradi.

Ushbu reaksiyani glutaminsintetaza (GS) fermenti katalizlaydi. Bu jarayonda glutamin hosil bo'lishi uchun glutamat ammiakning akseptori sifatida xizmat qiladi. GS fermentining faolligida Mg^{2+}, Mn^{2+}, Co^{2+}, Ca^{2+} ionlarining ahamiyati katta.

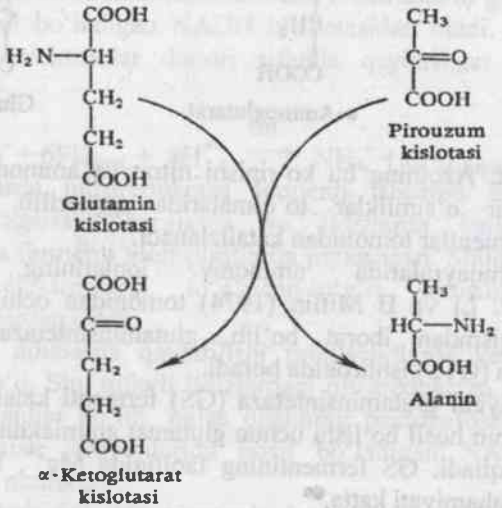


Hujayrada boradigan transaminlanish reaksiyalari natijasida glutamat tarkibidagi amin guruhi boshqa ketokislotalarga ko'chirilishi mumkin. Bu jarayon rossiyalik biokimyogarlar A.E. Braunshteyn va M.G.Kritsman (1937) tomonidan ochilgandir. Ushbu jarayon *aminotransferaza* fermenti ishtirokida boradi.

$$HOOC - \underset{\underset{NH_2}{|}}{CH} - CH_2 - CH_2 - \underset{\underset{O}{||}}{C} - NH_2$$

Demak, hujayrada faqatgina glutamat kislotasi emas, balki glutamin ham hosil bo'ladi:

Bunga misol sifatida glutamatning NH_2 guruhini pirouzum kislotasiga ko'chirilishini va alanin aminokislotasi hosil bo'lishini ko'rish mumkin.



Ayrim aminokislotalar hosil bo'lishida NH_2 guruhining quyidagi akseptorlari qatnashishi mumkin.

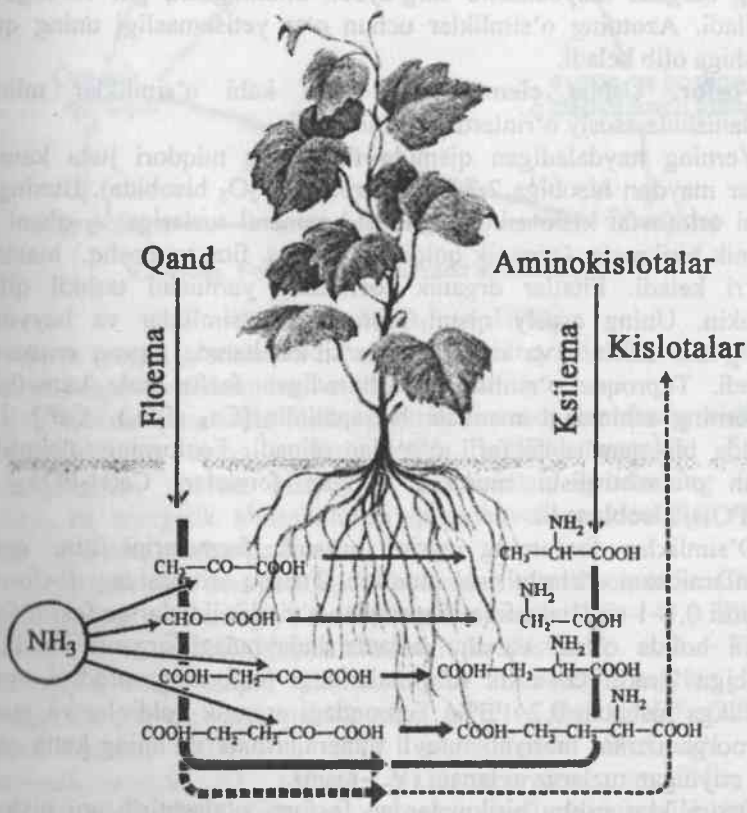
NH_2–guruhining akseptorlari	*Aminokislotalar*
Shavelsirka kislotasi	Glutamin
Glioksil kislotasi	Glitsin
Pirouzum kislotasi	Alanin
Gidropirouzum kis-si	Serin
Fenilpirouzum k-si	Fenilalanin
a-Ketoglutarat	*Glutamin*

O'simliklarda glutamin sintezi ikkita yo'l bilan borishi mumkin: l.Asparagin kislotasi(L-aspartat)+NH_3+ATP^{Mg2+} —>L-Asparagin + ADP + Pi 2. L-Aspartat + L-glutamin + ATP → L-Asparagin + Glutamat + AMP + PPi

Bu ikkala reaksiya ham asparaginsintetaza fermenti tomonidan katalizlanadi.

Ildizda aminlanish va qayta aminlanishi hisobiga 25 xildan ortiq azotli birikmalar hosil bo'ladi. Nitratlar asosan ildiz va barglarda o'zlashtiriladi (V.2-rasm).

O'simlik hujayralari asosan azotni uchta fraktsiyasini tutadi. Bular anorganik azot (NH_4^+ va NO_3^-), kichik molekulali organik birikmalar (aminokislatalar, amidlar va azot asoslari) va yuqori molekulali azotli birikmalar (oqsillar, nuklein kislotalar).



V.2-rasm. O'simliklarda moddalarning aylanishi (A.L. Kursanov, 1976).

O'simliklardagi mavjud azotning 80–95% oqsillarga, –10% nuklein kislotalarga va 5% aminokislotalar va amidlar hissasiga to'g'ri keladi. O'simlikning vegetativ qismlaridagi azotning ko'p qismi fermentlar tarkibida bo'lsa, urug'larda zaxira oqsillar tarkibida bo'ladi. Azot shuningdek, fosfolipidlar, koenzimlar, xlorofillar, fitogormonlar (auksin, sitokinin) va boshqa birikmalar tarkibiga kiradi.

Tuproqda azot yetishmasa o'simliklarning o'sishi sekinlashadi va uning barglari maydalashib sarg'ayadi. Shuningdek, gul va tugunlar to'kiladi. Azotning o'simliklar uchun o'ta yetishmasligi uning qurib qolishiga olib keladi.

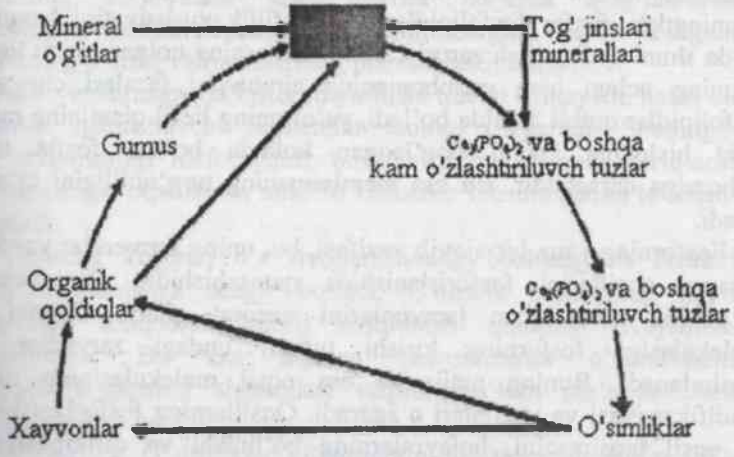
Fosfor. Ushbu element ham azot kabi o'simliklar mineral oziqlanishida asosiy o'rinlardan birini tutadi.

Yerning haydaladigan qismida fosforning miqdori juda kam-bir gektar maydon hisobiga 2,3–4,4 t atrofida (P_2O_5 hisobida). Buning $^2/_3$ qismi ortofosfat kislotasining (H_3PO_4) mineral tuzlariga $^1/_3$ qismi esa organik birikmalar (organik qoldiqlar, gumus, fitat va boshq.) hissasiga to'g'ri keladi. Fitatlar organik fosforning yarmisini tashkil qilishi mumkin. Uning asosiy qismi tuproqdagi o'simliklar va hayvonlar qoldig'ida, chirindi va minerallar tarkibida hamda tuproq eritmasida bo'ladi. Tuproqda o'simlik o'zlashtiradigan fosfor juda kam–0,3%. Fosforning tabiatdagi manbasi bu apatitdir [Ca_5 $(PO_4)_3$ CaF]. Ular asosida bir qancha fosforli o'g'itlar olinadi. Fosforning o'simliklar uchun o'zlashtirilishi mumkin bo'lgan formalari $Ca(H_2PO4)_2$ va $Ca_3(PO_4)_2$ hisoblanadi.

O'simliklar fosforning ayrim organik formalarini–fitin, qandli fosfatlarni kam o'zlashtirishi mumkin. Tuproq eritmasidagi fosforning miqdori 0,1–1 mg/1 atrofida. Tuproqdan o'simlik ildizlariga fosfor PO_4^{3-} anioni holida o'tadi va shu holatda hujayradagi organik moddalar tarkibiga kiradi. O'simlik to'qimalaridagi fosforning miqdori, quruq og'irlikga nisbatan 0,2–1,3%. Tuproqdagi organik qoldiqlar va gumus mikroorganizmlar faoliyati tufayli minerallashadi va uning katta qismi kam eriydigan tuzlarga aylanadi (V.3-rasm).

O'simliklar ushbu birikmalardan fosforni o'zlashtirib uni nisbatan harakatchan formaga o'tkazadi.

Bu ildizlarning organik kislotalar ajratishi tufayli amalga oshadi. Bu organik kislotalar tufayli ikki valentli kationlar xelatlanadi va rizosfera muhiti nordonlashadi. Bu esa fosfat ionlarining o'zgarishiga olib keladi.



V.3-rasm. Fosforning biosferada aylanishi.

$$HPO_4^{3-} \rightarrow HPO_4^{2-} \rightarrow HPO_4^{-}$$

Ayrim lyupin, grechka va no'xat kabi qishloq xo'jalik o'simliklar qiyin eriydigan fosfatlarni ham o'zlashtira oladilar.

O'simlik to'qimalarida fosfor organik formada, ortofosfat kislotasi ko'rinishida va uning tuzlari holida bo'lishi mumkin. Fosfor fosfoproteinlar, nuklein kislotalar, fosfolipidlar, qandlarning fosfat efirlari, va energetik almashinuvda qatnashuvchi nukleotidlar (ATP, NAD^+ va boshq.) tarkibiga kiradi.

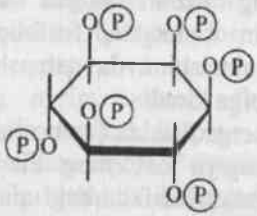
Ayniqsa hujayra energetikasida fosforning o'rni beqiyosdir. Chunki hujayradagi barcha energiya fosforning efir bog'lari (C – O ~ P) yoki nukleoziddi va nuklnozidtrifosfatlardagi pirofosfat (P ~ O ~ P) va polifosfatlar holida zaxira qilinadi. Ushbu makroergik bog'lar yuqori standart erkin energiyaga ega. Masalan, AMP va glukoza-6-fosfatda 14 kJ/mol bo'lsa, ADP va ATP molekulasida 30,5 k/J mol, fosfoenolpiruvatda 62 kJ/mol erkin energiya mavjuddir. Bu energiyaning zaxira qilishning va uning sarflanishining shunchalik universal uslubidirki, deyarli barcha metabolik yo'llarda u yoki bu fosfor efirlarini ushratish mumkin.

Fosfor dioefirning turg'un formasi sifatida nuklein kislotalar va fosfolipidlarning tarkibiy qismiga kiradi.

U nuklein kislotalar molekulasida nukleotidlar o'rtasida ko'prik hosil qilganligi tufayli nuklein kislotalarning yirik zanjirlari hosil bo'ladi. Shuningdek, fosfor fosfolipidlarga gidrofillik xususiyatini beradi. Bu yerda shuni aytib o'tish zarurki, fosfolipidlarning qolgan qismi liofildir. Shuning uchun ham membrananing ajratuvchi fazalari chegarasida fosfolipidlar qutbli holatda bo'ladi, ya'ni uning liofil qismining markazi lipid bisloyiga kuchli bog'langan holatda bo'lsa, fosfat tomoni tashqariga qaragandir. Bu esa membrananing turg'unliligini ta'minlab turadi.

Fosforning yana bir ajoyib vazifasi, bu, uning fermentlar yordamida hujayra oqsillarini fosforirlanishida qatnashishidir. Bu mexanizm ko'pchilik metabolizm jarayonlarini nazorat qiladi. Chunki oqsil molekulasiga fosforning kirishi tufayli undagi zaryadlar qayta taqsimlanadi. Buning natijasida esa oqsil molekulasining tuzilishi modifikatsiyasi va vazifalari o'zgaradi. Oqsillarning fosforlanishi RNK va oqsil biosintezini, hujayralarning bo'linishi va differensiyasi va boshqa jarayonlarga faol ijobiy ta'sir qiladi.

O'simliklarda fosforning asosiy zaxira formasi bu fitin-mioinozitgeksafosfat kislotasining kalsiyli, magniyli, kaliyli tuzi hisoblanadi (inozitolgeksafosfat). Fitinning ko'p qismi (quruq og'irlikga nisbatan 0,5–2%) o'simlik urug'larida to'planadi. Ayrim hollarda o'simlik urug'laridagi fosforning 50% fitin holida bo'ladi.



O'simlik ildizlarida fosforning miqdori tuproq eritmasidagiga nisbatan o'n yuz baravar ko'p bo'lsada uning ildizning shimuvchi qismidagi radial tashiluvi simlast orqali bo'ladi. Fosfor ksilema buylab asosan, anorganik fosfat holida tashiladi va shu holda barglar va o'suvchi qismlarga yetkazilib beriladi. Fosfor xuddi azot kabi o'simlik organlari o'rtasida yengil taqsimlanadi. Masalan, u barglardan to'rsimon naychalarga o'tib, floema orqali o'simlikning boshqa organlariga, ayniqsa o'sish konuslariga va yetilayotgan mevalarga jadal tashiladi. Shuningdek, o'simlikning qariyotgan barglaridan ham fosforning organlarga tashiluvi kuzatiladi.

O'simliklarga fosfor yetishmasligining tashqi belgilari, bu uning barglarining ko'k-yashil tusga, ayrim hollarda qizg'ish-bronza ko'rinishiga o'tishidir. Shuningdek, o'simlik barglari mayda va ingichka o'simlikning o'sishi va mevalarning pishishi sekinlashadi.

Fosfor yetishmaganda kislorod yutilishi tezligi kamayadi, nafas olish jarayonida qatnashuvchi fermentlar faolligi o'zgaradi. Shuningdek, fosfor etishmasligi fosfoorganik birikmalarning va polisaxaridlarning parchalanishiga, oqsillar va nuklein kislotalar biosintezining to'xtashiga olib keladi.

O'simliklar ko'proq o'z rivojlanishining boshlang'ich fazalarida fosforli oziqlanishga sezgir bo'ladi. O'simlik o'sishining keyingi davrlaridagi muqobil fosforli oziqlanish ularning rivojlanishini jadallashtiradi. Bu esa bizning sharoitimizda o'simliklarning qurg'oqchilik–garmsel shamollari vaqtini ma'lum ma'noda chetlab o'tishiga yordam beradi.

Oltingugurt. O'simliklar oltingugurtni ildizi orqali sulfat (SO_4^{2-}) anioni holida qabul qiladi. Oltingugurtning SO_2 va N_2S birikmalari zaharli bo'lib O'simliklar tomonidan o'zlashtirilmaydi.

O'simliklarda oltingugurtning miqdori juda kam, quruq og'irlikga nisbatan 0,2–1,0% atrofida. Yuksak o'simliklardan ko'proq dukkakdoshlar oilasi vakillari oltingugurtga nisbatan talabchan bo'ladi, chunki ularda ko'p miqdorda oqsil sintezlanadi. Bizga ma`lumki, oltingugurt oqsillar tuzilishida disulfid bog'lar hosil qiladi. Shuningdek, oltingugurt butguldoshlar oilasi vakillari tarkibida ham nisbatan ko'proq uchraydi.

Oltingugurt hujayralarda SN-sulfgidril va disulfid holida uchraydi (-S-S-). U sistein, sistin va metionin kabi aminokislotalari tarkibiga kiradi. Shuningdek, fermentlar faolligini oshirishda ham oltingugurtning ahamiyati katta. U atsetil–CoA, biotin va tiamin kabi vitaminlar tarkibiga kiradi. Ayniqsa oltingugurtning atsetil-CoA tarkibiga kirib makroergik bog' hosil qilishi katta ahamiyatga egadir.

O'simlik hujayrasidagi oltingugurtning 60–84% oqsil tarkibida, qolgani anorganik holdadir.

Oltingugurt tuproqda anorganik va organik holda bo'ladi. Ko'pchilik tuproqlarda o'simlik va hayvon qoldiqlari tufayli organik oltingugurt ko'p bo'ladi.

Torfli tuproqlarda oltingugurtning ushbu formasi umumiy oltingugurt miqdorida ham bo'lishi mumkin. Tuproqda oltingugurtning asosiy anorganik formasi bu sulfatlar bo'lib, asosan $CaSO_4$, $MgSO_4$,

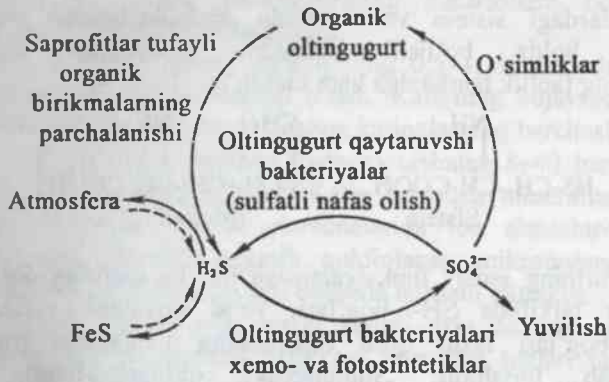
Na_2SO_4 bo'lib tuproq eritmasida ion holatida yoki tuproq kalloidlariga adsorbsiyalangan holatda bo'ladi. Botqoq tuproqlarda oltingugurt FeS, FeS_2 yoki H_2S holida bo'ladi. Mo'tadil iqlim sharoiti tuproqlari tarkibidagi oltingugurt miqdori 0,005–0,040% atrofida bo'ladi. Avval aytib o'tganimizdek o'simliklar oltingugurtni asosan sulfat ionlari shaklida o'zlashtiradi. Oltingugurtning membranalar orqali tashiluvi H^+–ionlari tashiluvi bilan birgalikda yoki HSO_3^- ionlariga almashinish asosida yuz beradi.

Keyingi vaqtlarda V.V. Polevoy (1989) ma'lumotlariga asosan o'simliklar mineral oziq sifatida atmosfera havosidan oltingugurt oksidini (SO_2) ham o'zlashtirishi mumkin ekan. Ushbu hol ozuqa muhitiga oltingugurt qo'shilmasdan atmosfera havosida uning kam konsentratsiyasida o'simliklarning muqobil o'sishi bilan isbotlangan. Ammo bu hol faqatgina atmosfera havosida oltingugurtning juda kam miqdori, ya`ni SO_2 0,1–0,2 mg/m^3 bo'lgandagina ro'y beradi. Agarda atmosfera havosida oltingugurt oksidining miqdori SO_2 0,5–0,7 mg/m^3 yoki undan ko'p bo'lsa unda o'simlik barglarida nekroz (barglarda sariq-qizg'ish dog'larning paydo bo'lishi) kuzatiladi. Bu o'z navbatida o'simlik to'qimalarida SO_2 va HSO_3^- hamda SO_3^{2-} to'planganligidan dalolat beradi. Bu birikmalar zaharli ta`sir etib, fotoforirlanish hodisasini va xloroplastlar membranasi tuzilishini buzadi. Oltingugurt yetishmasa oqsil sintezi kamayadi. Bu esa xloroplastlar shakllanishining to'xtashiga va fotosintez jarayonini susayishiga olib keladi.

O'simlik ildizlariga shimilgan oltingugurt ksilema orqali yosh o'suvchi organlarga yetib borib u yerda modda almashinuviga qo'shiladi va o'z harakatchanligini yo'qotadi. Oltingugurtning qaytarilgan formasi barglardan floemaga o'tib o'simlikning o'suvchi va zaxiralovchi organlariga o'tadi. Urug'larda oltingugurt organik holda bo'ladi, ularning o'sishida esa qisman oksidlangan holatga o'tishi mumkin. Urug'larning pishishida, oltingugurt sistin, metionin kabi aminokislotalarning sintezlanishida qatnashadi.

O'simlik to'qimalarida sulfatning miqdori oltingugurtning umumiy miqdoridan 10–50% va undan ko'proq bo'lishi mumkin.

O'simlik organlaridagi uning eng kam miqdori yosh barglarda bo'lib eng ko'p miqdori esa oqsillarning degradatsiyasi tufayli qariyotgan barglardadir.



Ko'pchilik oltingugurt saqlovchi organik birikmalarda u qaytarilgan holda bo'ladi. Bundan kelib chiqadiki o'simlik tomonidan o'zlashtirilgan sulfat qaytariladi. Sulfatning qaytarilish jarayoni asosan barglarda-xloroplastlarda ro'y berib aminokislotalar sintezi bilan bog'liqdir. Sulfatning faollanishi ATF tufayli ro'y beradi.

$$SO_4^{2-} + ATP \longrightarrow \text{Adenozin-O-}\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{\underset{\underset{\displaystyle OH}{|}}{P}}\text{-O-}\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{\underset{\underset{\displaystyle O}{|}}{S}}\text{-OH} + PP_n$$

Adenozin-5-fosfosulfat
(AFS)

Faollashgan AFS 8 ta elektron ishtirokida qaytariladi. Bu jarayonga 1496 kJ energiya sarflanadi. Ushbu ko'rsatkich NO_3^- ionlarining NH_4^+ ionlarigacha qaytarilichida sarflangan energiyaga nisbatan anchagina kam.

Oltingugurtning to'la qaytarilish siklini quyidagicha ko'rsatish mumkin.

SO_4^{2-}+ ATP+8H+O-atsetilserin → Sistein + Atsetat +$3H_2O$+AMP + PPi

Oltingugurtning organik birikmalar tarkibidagi birinchi turg'un birikmasi bu sisteindir ($SH_2SHSHNH_2COOH$). Sistein o'simlikdagi deyarli barcha oltingugurt metabolizmining boshlovchisi bo'lgan metionin aminokislotasining hosilasi hisoblanadi.

Sistein → Gomotsistein → Metionin

Metionin o'simliklardagi sulfat o'zlashtirilishining oxirgi mahsulotidir.

O'simliklardagi sistein va metionin aminokislotalari erkin va bog'langan holda bo'lishi mumkin. Metionin birqancha fermentlarning faollik markaziga ham kiradi.

$$\underset{\text{Sistein}}{HS\text{-}CH_2\text{-}\overset{\overset{NH_2}{|}}{CH}\text{-}COOH} \qquad \underset{\text{Metionin}}{S\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}\overset{\overset{NH_2}{|}}{CH}\text{-}COOH}$$

Oltingugurtning asosiy funksiyalaridan biri bu ularning oqsillar va polipeptidlar tarkibida SH- bog'lari, ya'ni kovalent, vodorod va merkaptid bog'lari hosil qilib oqsillarning uchlamchi tuzilishini mustahkamlab turishidir. Shuningdek, oltingugurtning asosiy vazifalaridan biri bu hujayraning oksidlanish-qaytarilish potensiallarini ushlab turishidir. Bu jarayon *sistien ↔ sistin va SH-glutation ↔ S-S - glutation* kabi qaytar reaksiyalar tufayli ro'y beradi.

Oltingugurt, shuningdek, biologik muhim birikmalar, masalan, koenzim A va vita'minlar (lipoevaya kislota, biotin, tiamin) tarkibiga kirib shu holda hujayraning fermentativ jarayonlarida qatnashadi.

Oltingugurtning koenzim A (Co-A) birikmasining komponenti sifatidagi ahamiyati ayniqsa kattadir. Bunda SH-guruhi kislotalarning atsil guruhi bilan yuqori energiyali tioefir bog'larini hosil qilishda qatnashadi.

$$CH_3COOH + \text{atsetil-CoA} \rightarrow CH_3\text{-}\overset{\overset{O}{//}}{C} \sim \text{Co-A}$$

Shuni aytib o'tish lozimki, lipoy kislotasi tarkibidagi SH-guruhi ko'pchilik fermentlarning faolligida, oksidlanish qaytarilish jarayonlarida ayniqsa oqsillarning kofermentlar o'zaro ta`sirida alohida o'rin tutadi.

Tabiatdagi ko'pchilik o'simliklar oltingugurtning uchuvchan formalarini ham saqlaydi. Masalan, sulfoksid (R-CO-R) piyoz tarkibidagi fitontsidlar tarkibiga kiradi. Mana shu tufayli piyoz artilganda ko'zga yoshlantiruvchi-achishtiruvchi ta`sir ko'rsatadi.

O'simliklarning oltingugurt bilan yetarli darajada ta'minlanmaganligi tarkibida oltingugurt saqlovchi aminokislotalar va oqsiliar sintezini to'xtatadi. O'simlikdagi fotosintez jarayonini va uning o'sishini ayniqsa yer ustki qismlarining o'sishini sekinlashtiradi. Ayrim hollarda esa xloroplastlar sintezi buzilib ular yemirilishi ham mumkin.

O'simliklarga oltingugurt yetishmasligining belgilari azot yetishmasligiga o'xshab ketadi, ya`ni barglar avval oqaradi so'ngra esa sarg'ayadi. Ammo bu hol avvalo yosh barglarda boshlanadi. Bu o'z navbatida qari

barglardan kelayotgan oltingugurtning metabolizm uchun yetarli miqdorda emasligidan dalolat beradi.

Kaliy. O'simlik quruq og'irligining 0,5–1,2% kaliydan iboratdir. O'simlikka u K^+ ionlari holida o'tadi. Kaliyning hujayradagi miqdori 100–1000 baravar ko'pdir. U boshqa kationlarning barchasidan ko'pdir. Tuproqdagi kaliyning miqdori fosforga nisbatan 8–40 baravar, azotga nisbatan 5–50 baravar ko'pdir. Kaliy tuproqda minerallarning kristal panjarasi holatida, kolloid zarrachalarida ion almashuvchi va ion almashmovchi holatida organik qoldiqlarda, mikroorganizmlarda va tuproq eritmasining mineral tuzi holatida bo'lishi mumkin.

O'simliklar uchun eng yaxshi kaliyli oziq bu umumiy kaliyning 0,5–2% ni tashkil qiluvchi kaliyning eruvchan tuzlari tashkil qiladi. Uzoq vaqtlar o'simlik kuli kaliyli oziq sifatida qo'llanilgan. Kaliy ayniqsa yosh to'qimalarda o'zining yuqori faolligiga ega bo'lib, deyarli organik birikmalar tarkibiga kirmaydi. U erkin yoki adsorbsiyalangan holatda bo'ladi. Kaliy o'simlikning qari organlaridan yosh organlarga ko'chish qobiliyatiga, ya'ni *reutilizatsiyalanish* xususiyatiga ega. Kaliyning ko'p qismi (~80%) vakuolada, qolgan qismi esa sitoplazmada kolloid moddalar bilan bog'langan (20%) holatda bo'lib va ularga bevosita ta'sir etadi. Kaliy yomg'ir suvlari bilan qisman yuvilishi mumkin.

O'simlik hujayralarining turgor holati ham ulardagi K^+ ionlarining miqdoriga bevosita bog'liqdir. Kaliy xloroplast va mitoxondriyalarning oqsillari bilan bog'lanadi. Shu tufayli uning taqchilligida bu organoidlarning tuzilishi buziladi. Barg og'izchalarining dinamik ochilib yopilishi K^+ ionlariga bog'liq. Yorug'likda K^+ ionlarining miqdori 4–5 barobar ko'payadi. Bu esa o'z navbatida tutashtiruvchi hujayralarga suvning kirishiga sabab bo'ladi hamda hujayraning turgor holatini ta'minlaydi va og'izchalar ochiladi. Kechqurun turgor bosim kamayib og'izcha yopiladi.

Kaliy elementi o'simliklarga suvning yutilishi va uning tashiluvi uchun xizmat qiladi. Adabiyotlar ma'lumotlariga qaraganda o'simlik tanasidagi suvning pastki harakatlantiruvchi ildiz bosimining 3/4 qismi shirada kaliy ionlarining mavjudligiga bog'liq.

Kaliy ko'pgina fermentlar faolligini oshirishi tufayli fermentativ jarayonlarni faollashtirishi isbotlangan. Hozirgi vaqtda 60 dan ortiq fermentning kaliy ionlari tufayli faollanishi aniqlangan. Kaliy organik moddalarni to'qimalarda to'planishiga ijobiy ta`sir etadi. Kaliy ayniqsa sabzavot ekinlari–bodring, pomidori va karam o'simliklari uchun o'ta

zarurdir. Masalan, 1 gektar maydondan o'simlik hosili bilan birga K_2O hisoblaganda kartoshka bilan 180 kg, karam bilan 280 kg, kungaboqar urug'lari bilan 990 kg kaliy olib chiqib ketiladi. Kaliy yetishmaganda to'qimalarda natriy, kalsiy, magniy, ammiak va anorganik fosfat to'planishi ortadi. So'ngra o'simlik barglari sarg'ayadi va quriydi. Kurtaklar nobud bo'ladi. Barg tomirlari xlorozga uchrab, rangi qizil binafsha ya`ni kuydirilganga o'xshagan tusga kiradi.

Kalsiy. O'simliklarning turiga qarab ulardagi kalsiy miqdori quruq og'irlikga nisbatan 5–30 mg/g bo'lishi mumkin. O'simliklar o'zlari hujayralaridagi kalsiyning miqdori bo'yicha uch guruhga bo'linadi:

Katsiofillar – «ohaksevarlar», ya`ni ohakli tuproqlarda yaxshi o'suvchi o'simliklar.

Kalsiofoblar – ohakdan qochuvchi o'simliklar (sfagnum moxi).

Befarq turlar – kalsiyga befarq o'simliklar.

Kalsiyning miqdori dukkakli o'simliklarda va karam, kartoshka kabi o'simliklarda nisbatan ko'p bo'lib, g'allasimonlarda esa kamroq. Umuman ikki urug'pallali o'simliklar tarkibidagi kalsiyning miqdori bir urug'pallalilarnikiga nisbatan ko'proq bo'ladi.

Kalsiy ko'proq qari to'qima va organlarda to'planadi. Bu hol uning ksilema to'qimalarida tashiluvi hamda reutilizatsiyalanish jarayonining qiyinligi bilan izohlanadi. Qarish yoki fiziologik faoliyatining pasayishi jarayonida kalsiy sitoplazmadan vakuolaga o'tadi va shavel, limon va boshqa kislotalar bilan birikib billursimon suvda erimaydigan tuzlar hosil qiladi. Kalsiy bu holatda deyarli harakatlana olmaydi va shuning uchun uning ikkilamchi foydalanilishi qiyin.

Kalsiy o'simlikning yer ustki, vegetativ organlarida ko'p bo'ladi, Ildizlarda uning miqdori kamroq. Urug'larda kalsiy fitinning kalsiyli tuzi holatida uchraydi.

Kalsiy o'simlik hujayralari devori, pektin moddalari tarkibida, xususan, uning o'rta qatlamida ko'p bo'ladi va hujayraning asosiy kalsiy manbasini tashkil qiladi hamda uning mustahkamligida qatnashadi. Shuningdek, u avtonom organoidlarda-xloroplastlar va mitoxondriyalarda hamda hujayra yadrosida biopolimerlar bilan kompleks holida, neorganik fosfat va ion holatida ko'plab uchraydi. Uning sitozoldagi miqdori juda kam 10–10 mol/l atrofida. U sitoplazmani kolloid xususiyatiga ta`sir qiladi va suv bilan kam ta'minlanishiga olib keladi. Shuningdek, kalsiy bir qator fermentlarning (GDG, MDG, GFDG, lipaza va boshq.) faolligini oshiradi. Masalan, kalsiy tutuvchi *kalmodulin* oqsil reseptori aniqlangan.

Kalmodulin (M_r = 16,7 kDa) 148 aminokislota qoldig'idan iborat bo'lib har bir molekulasiga to'rtta kalsiy ioni bog'langan. U ko'pchilik fermentlarning masalan, fosfodiesteraza, proteinkinaza va tashuvchi Ca-ATFaza fermentlari faollashtiruvchisi hisoblanadi. Ushbu reseptorning hujayralarda yetishmasligi, membrana barqarorligini buzilishiga, uning o'tkazuvchanligining oshishiga, membrana orqali boradigan tashiluv jarayonlarining buzilishiga olib keladi.

Kalsiyning eng muhim xossalaridan biri, bu uning hujayra tuzilichida, xususan, mikronaychalar hosil bo'lichida qatnashishidir. Shuningdek, u hujayra membranasi turg'unligida ham qatnashadi. Shuni alohida takidlab o'tish kerakki, ildiz yuza qismini to'lg'azib turuvchi kation asosan Ca^{2+} ionlari qisman esa H+ ionlaridir. Bu hol o'z navbatida Ca^{2+} kationlarining ildizga birlamchi ionlar yutilichida faol qatnashichidan dalolat beradi. U o'simliklarning sho'rga bo'lgan chidamliligini oshiradi.

Kalsiyning yetishmasligi birinchi navbatda yosh meristema to'qimalarining shakllanishiga va ildiz faoliyatiga ta`sir qiladi. Ildizlar va yon ildizlarning hosil bo'lishi to'xtaydi. Shuningdek, u mitoz sistemasida ishtirok etishi tufayli vereten ipchalarining hosil bo'lishi ham buziladi.

Kalsiyning yetishmasligi hujayra devorining pektin moddalarining shishishiga olib keladi. Bu esa o'z navbatida hujayra devorining shilimshiqlanishiga va hujayraning buzilishiga olib keladi. Buning natijasida ildiz va barglarning ayrim qismlari chiriydi va o'ladi. Bunda barglarning uchi qirralari avval oqaradi, keyin qorayadi va barg plastinkasi buralib qiyshayib qoladi. O'simlik mevalarida qizg'ish dog'lar paydo bo'ladi.

Ko'pchilik tip tuproqlar shu jumladan Markaziy Osiyo tuproqlarida kalsiyning miqdori yetarli bo'lib, o'simliklarga Ca^{2+} ionlarining yetishmasligi kam kuzatiladi. Ammo bizning sharoitimizda sho'rlangan tuproqlarda kalsiyning yetishmasligi kuzatiladi. U Ca^{2+} holida hujayraga o'tadi. Shuning uchun sho'rlangan tuproqlarga kalsiy berish tavsiya qilinadi.

Magniy. O'simlik to'qimalarida magniy kaliy, azot va kalsiydan so'ng to'rtinchi o'rinni egallaydi. Uning o'simliklar hujayralaridagi miqdori 0,02–3,1% atrofida. Ayniqsa uning miqdori qisqa kun o'simliklarida–makkajo'xorida, javdarda, kartoshkada, lavlagida, tamaki va dukkakdoshlar oilasi vakillari hamda g'o'zada boshqa o'simliklarga nisbatan yuqoridir.

O'simlik organlaridagi magniyning asosiy miqdori barglarda jamlangandir. Masalan, o'sib rivojlanayotgan o'simlikning 1 kg ho'l bargida 0,3–0,8 gr magniy mavjud bo'lib shuning 1/10 qismi xlorofill tarkibidadir. O'simliklarda ayniqsa yosh va o'suvchi to'qimalarda magniy ko'p bo'ladi. Donli o'simliklar urug'lari murtagida ham anchagina magniy bor va bu magniyning ko'p qismi fosforning asosiy zaxirasi fitin bilan bog'lanib fitinning kalsiyli-magniyli tuzlarini hosil qiladi.

Magniy elementi kalsiy elementidan farqli o'laroq reutilizatsiyalanish xususiyatiga ega. Ammo uning bu ko'rsatkichi azot, fosfor va kaliyga nisbatan pastroq. Magniy elementining yuqori harakatchanligi uning 70% ga yaqin miqdorining hujayradagi organik va anorganik kislotalar bilan bog'langanligidir.

Magniyning o'simlik to'qimalaridagi harakati ksilema va floema orqali bo'ladi. Magniy xlorofill tarkibiga kiruvchi asosiy elementdir. Boshqa hech qanaqa element magniyning o'rnini bosa olmaydi. Shuningdek, u xlorofillning hosiladori bo'lgan protoporfirinning sintezi uchun zarurdir. U hujayrada metallorganik birikma holida uchraydi. Bir qator fermentlarning (RDF-karboksilaza, ATFaza, PPaza va boshq.) faolligini oshiradi. Bu hol uning komplekslar hosil qilishi bilan bog'liqdir. Masalan, substrat sifatida PP_i ishlatilganda magniy u bilan $Mg–PP_i$ kompleksini hosil qiladi. So'ngra bu birikma pirofosfataza fermentining katalitik markazi bilan bog'lanadi.

Buni biz quyidagicha ifoda qilishimiz mumkin.

Xuddi shunga o'xshash komplekslar boshqa bir qancha fermentlar bilan ham hosil bo'lishi mumkin, Shuningdek, magniy bir qancha glikoliz fermentlari va Krebs sikli uchun zarurdir. Masalan, glikoliz jarayonining 12 tasining 9 tasi faollashtiruvshi metall ionlari ishtirokida borsa, shulardan 6 tasida Mg^{2+} ionlari qatnashadi.

Magniy asosan fosforni bir birikmadan boshqasiga ko'chirishda qatnashadi. Ammo bir molekulaning ichida ham fosfor tashiluvida qatnashishi mumkin. Muhitdagi magniyning yuqori miqdorlarida o'simliklar tarkibidagi organik va anorganik fosfor birikmalarining miqdori ortadi.

Magniy fotosintetik fosforirlanishda elektronlar harakatini kuchaytiradi. Masalan, $NADP^+$ birikmasining qaytarilishi, elektronlarning II–yorug'lik sistemasidan (FS II) I–yorug'lik sistemasiga (FS I) uzatilishi va xil reaksiyasining tezligi bevosita magniy ionlari bilan bog'liqdir. U mitoxondriyalar va ribosomalarning tuzilma tarkibini

belgilaydi. Bir qancha fiziologik faol moddalarning (efir yog'lari, vita'min A, C va kauchuk) hosil bo'lishida ishtirok etadi.

Magniy shuningdek, ribosomalar va polisomalarning shakllanishida, aminokislotalarning faollanishida va DNK hamda RNK–polimeraza fermentlarining faollanishida asosiy o'rinni tutadi. Barcha jarayonlardagi uning eng kichik miqdori 0,05 mmol/1.

Magniy ionlari uning raqobatchilaridan bo'lgan Ca va Mn ionlaridan, marganetsning o'simliklarga zaharli ta`siridan saqlaydi. Umuman o'simlik hujayralaridagi $Ca^{2+}/Mg^{2+}$ ionlarining nisbati o'simliklarning hayot faoliyatini asosini belgilab, ko'pchilik modda almashinuvi jarayonlarining samaradorligiga ta`sir qiladi.

O'simliklar Mg^{2+} ionlari yetishmasligiga ko'proq qumli tuproqlarda duchor bo'lishadi. Bizning sharoitimizdagi bo'z tuproqlar Mg^{2+} ionlariga boy hisoblanadi, Tuproqlar tarkibidagi suvda eruvchan va almashinuvchi magniyning miqdori 3–10% atrofida. Tuproqning shimuvchi qismida Mg^{2+} ionlari Ca^{+} kationlaridan so'ng ikkinchi o'rinni egallaydi. O'simliklarda Mg^{+} ionlarining yetishmasligi uning miqdori 100 gr tuproqqa nisbatan 2 mg dan kam bo'lgan hollardagina kuzatiladi. Shuningdek, Mg^{2+} ionlarining o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishiga tuproq muhiti pH ham katta ta`sir qiladi. Masalan, tuproq muhit pH ko'rsatkichining nordon tomonga so'rilishi o'simliklarga Mg^{+} ionlarining kam yutilishiga olib keladi.

O'simliklarga Mg^{2+} ionlarining yetishmasligi muhitda, yetarli darajada fosfor bo'lishi va uning o'simlikda organik formada tashiluviga qaramasdan ularga fosfor yutilishiga salbiy ta`sir qiladi. Magniy yetishmaganda, hujayralarda ko'p miqdorda monosaxaridlar to'planib qoladi. Chunki monosaxaridlarning polisaxaridlarga (kraxmalga) aylanishi tuxtaydi. Shuningdek, oqsil sintezining apparati kuchsizlnadi, ribosomalar dissotsiyalanadi, ya`ni subbirliklari bir-biridan ajraladi. Bu esa o'z navbatida erkin aminokislotalar miqdorining 1,5–4 baravar ortib ketishiga olib keladi. Ayniqsa magniyning yetishmasligi plastidlarning shakllanishiga salbiy ta`sir qiladi, ya`ni xloroplastlarning matriksi rangsizlanadi, granlar bir biriga yopishadi va stroma lamellalari buziladi hamda ularning o'rniga bir qancha vezikulalar hosil bo'ladi.

O'simliklarga Mg^{2+} ionlari yetishmaganda barglar tomirlari o'rtasida och-yashil tusdagi dog' paydo bo'lib keyinchalik u sariq ranga o'tadi. Barg plastinkasining qirralari sariq, qizg'ish, qizil yoki qo'ng'ir qizil tus oladi. Barglardagi xloroz holati Mg^{2+} ionlari yetishmasligining asosiy belgisidir. O'simliklarga magniy yetishmasligi avvalo, qari

barglarda, so'ngra esa yosh barglarda kuzatiladi. Shuningdek, uzoq davom etgan kuchli yorug'lik miqdori ham Mg^{2+} ionlari yetishmasligi salbiy holatini kuchaytirishi mumkin.

O'simliklarga Mg^{2+} yetishmaganda ularning barglariga kuchsiz $MgCl_2$ eritmasini sepish orqali uning oldini olish mumkin, chunki Mg^{2+} ionlarining to'qimalardagi harakati juda yuqori.

Natriy. Ushbu element o'simlik tanasida, ayniqsa sho'rlangan tuproqlarda o'suvchi, galofitlarda ko'p uchraydi. Natriy elementining o'simliklardagi o'rni hozircha mavhumroq. Ammo madaniy o'simliklardan qand lavlagini o'sishi, rivojlanishi va hosildorligi tuproqdagi natriy miqdoriga qatiyan bog'liqdir. Natriy dengiz suvlarida juda ko'p. Ammo dengiz suv o'tlari hujayralarida kaliy elementining miqdori yuqori. Chunki o'simliklar o'zlari uchun zarur elementlarni to'plash xususiyatiga ega.

Temir. O'simliklar to'qimalarida temir elementining miqdori 0,02–0,08% (1 kg quruq og'irlikga nisbatan 20–80 mg) atrofida uchrashi aniqlangan. O'simliklar uni Fe^{+2} va Fe^{+3} ioni holida o'zlashtiradi. Barglarda oqsillar bilan birikkan holda to'planishi mumkin. Barglarning to'kishi natijasida tuproqga temir qaytariladi. O'simliklarga temir unsuri yetishmasa, barglar o'zlarining yashil rangini yo'qotadi. Bu holni birinchi bor Knop kuzatgan va temir ionlarining xlorofill sintezida ishtirok etishini aniqlagan. U bir qator oksidoreduktazalar tarkibiga kiradi hamda nafas olish va fotosintez jarayonlarida katta ahamiyatga ega. Shuningdek, u ferritin moddasi tarkibiga ham kiradi. Temir elementi ion holatida eng kuchli biologik qaytaruvchidir. Ferritin tarkibidagi temir elementining miqdori uning quruq og'irligidan 23% atrofida bo'lishi mumkin.

Tuproqlarda, o'simliklar uchun zarur bo'lgan temir elementining miqdori yetarli bo'lgani uchun u o'g'it sifatida ishlatilmaydi. Shuni aytib o'tish lozimki, ohakli tuproqlarda temir ionlarining o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi birmuncha qiyin va shu sababli ularda xloroz kasalligi paydo bo'lishi mumkin. Bu hol ayniqsa tok va sitrus o'simliklarida ko'proq uchraydi.

Kremniy. Ushbu element barcha o'simliklarda topilgan. Ayniqsa uning miqdori hujayra devorida ko'pdir. Kremniy o'simliklar poyasining mustahkamligini ta'minlaydi. O'simliklar oziqlanishi muhitida Si^{2+} ionlarining yetishmasligi makkajo'xori, suli, arpa, bodring, pomidori, tamaki kabi o'simliklarning o'sishining sekinlashishiga olib

keladi. Shuningdek, ushbu elementning yetishmasligi hujayra devorining ultratuzilishining buzilishiga olib keladi.

Alyuminiy. Bu element ham makroelementlarga taalluqli, ammo Al^{3+} ionlarining zarurligi faqatgina ayrim o'simliklar uchun isbotlangan xolos. Xususan, paparotniklar va choy o'simligi Al^{3+} ionlarini ko'plab to'plashi ma'lum. Masalan, choy o'simligiga Al^{3+} ionlari yetishmasa uning barglarida xloroz hodisasi kuzatiladi, ammo alyuminning yuqori miqdorlari o'simlikga zaharli ta`sir qiladi. Chunki uning yuqori miqdorlarida Al^{3+} fosfor bilan bog'lanadi bu o'z navbatida o'simliklarda fosfor oshligiga olib keladi.

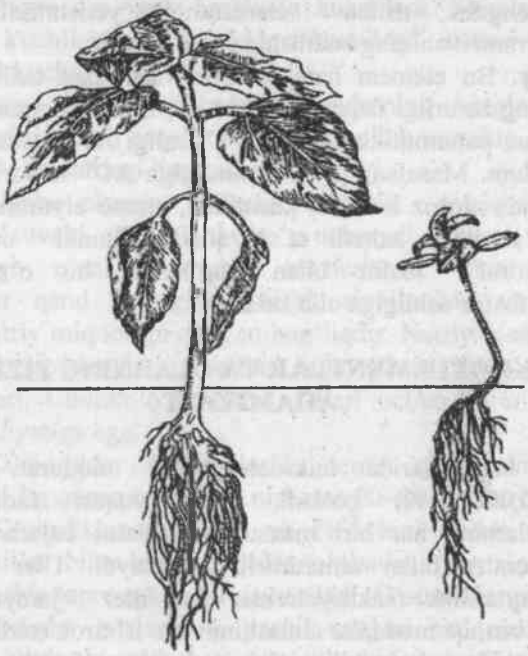
V.2. MIKROELEMENTLAR VA ULARNING FIZIOLOGIK AHAMIYATI

O'simlik hujayralarida mikroelementlar miqdoran juda kam (0,001%dan–0,000001%) bo'ladi, lekin yuqori faollikka ega. Mikroelementlarning har biri maxsus vazifalarni bajaradi va ularni boshqa elementlar bilan almashtirib bo'lmaydi. Ular hujayradagi oksidlanish-qaytarilish reakisiyalarida, fotosintez jarayonida, azot, uglevodlar va boshqa moddalar almashinuvida ishtirok etadi.

Mikroelementlar ko'pchilik fermentlarning faollik markaziga, vitaminlar tarkibiga kirib o'simliklarni turli kasalliklarga va muhitning noqulay omillariga chidamliligini oshiradi. Mikroelementlarning tanqisligi o'sish va rivojlanishga salbiy ta`sir etib, hosildorlikni keskin pasaytirishi mumkin.

Marganes. Marganes barcha o'simliklar uchun zarur elementdir. Uning o'simlik to'qimalaridagi miqdori o'rtacha 0,001% yoki 1 kg quruq massaga nisbatan 1 gr atrofida. Birinchi bor ushbu unsurning o'simliklar uchun alohida ahamiyatga ega ekanligi Bertran tomonidan ko'rsatilgan. Ushbu element o'simlikga $Mn+^{2}$ kationlari holida o'tadi. Ko'pincha yashil barglarda ko'proq to'planadi. Masalan, g'o'za uchun 100 gr quruq massaga nisbatan poyasida 2 mg, chanoqda 4 mg, chigitda 2 mg, tolasida 1 mg bo'lsa, barglarida esa ushbu ko'rsatkich 24 mg bo'lishi aniqlangan (V.4-rasm).

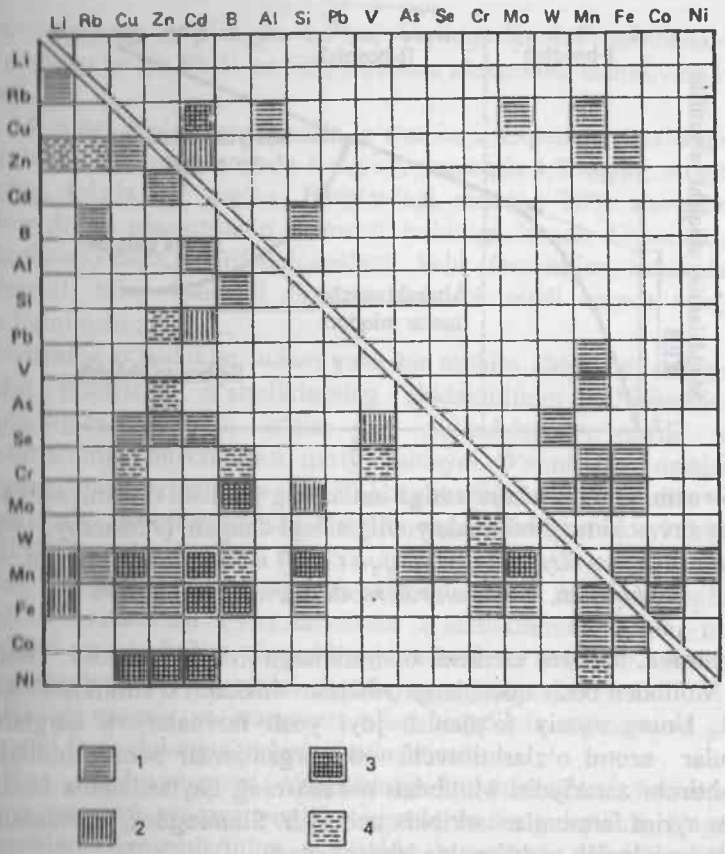
Marganes bir qancha biokimyoviy jarayonlarda, masalan, suvning fotolizida, CO_2 qaytarilishida, Krebs siklida bir qator fermentlarning faollligini oshirishda, azot almashinuvida bevosita qatnashadi. U nitratni qaytarishda ham ishtirok etadi.



b a

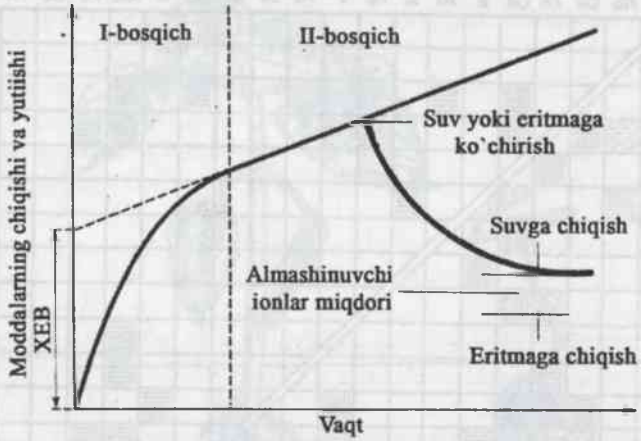
V.4-rasm. Suvli oziq muhitida kungaboqar maysalarining o'sishiga marganesning ta`siri (S.I.Lebedev, 1988). *a–nazorat (Mn^{2+} ionlari yo'q), b–tajriba (Mn^{2+} ionlari mavjud).*

Marganes hujayralarning o'sishi uchun zarur bo'lib, bir tomondan yadrodagi mRNK sintezi uchun javobgar RNK-polimeraza-II fermentining kofaktori sifatida qatnashsa ikkinchi tomondan IUK gormonini parchalovchi auksinoksidaza ferment kompleksining kofaktori sifatida zarurdir. Tuproq tarkibida marganes ko'p bo'lsada, uning ko'p qismi o'simliklar uchun o'zlashtirib bo'lmaydigan holdadir. Ayniqsa muhit pH 7 bo'lgan tuproqlarda marganesning o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi juda qiyin. Yuksak ildizmevali o'simliklar, kartoshka va boshoqdoshlar oilasi vakillari marganesga nisbatan sezgir o'simliklardir.



V.5-rasm. O'simlik ildizlari atrofi va o'simlikdagi mikroelementlarnig o'zaro ta'sirlari 1–antogonizm, 2–sinergizm, 3–antogonizm yoki sinergizm, 4–antogonizm bo'lishi mumkin.

Marganes taqchil bo'lganda, barg tomirlari o'rtasida sarg'ish dog'lar paydo bo'ladi, so'ngra xloroz hosil bo'lib, bargning o'sha joylari o'ladi. O'simliklarning marganesga nisbatan talabini qondirish uchun uning $MnSO_4$ ko'rinishdagi tuzi qishloq xo'jalik o'simliklari uchun o'g'it sifatida beriladi.



V.6-rasm. O'simlik hujayrasiga ionlarning yutilishi dinamikasi va ularning suv yoki tuzli eritmada yuvilgandagi chiqishi (J.Moorby, 1981). *I–bosqich, xayoliy erkin boshliqqa (XEB) moddalarning kirishi, II–bosqich, hujayralarda moddalarning to`planishi*

Molibden. Ushbu element o'simliklarga MoO_4^{-2} anioni holida o'tadi. Molibden boshoqdoshlarga nisbatan dukkakli o'simliklarda ko'p bo'ladi. Uning asosiy to'planish joyi yosh novdalar va barglardir. Molekular azotni o'zlashtiruvchi mikroorganizmlar uchun molibdenning ishtiroki zaruriydir. Molibden nitratlarning qaytarilichida ishtirok etadi va ayrim fermentlar tarkibida uchraydi. Shuningdek, u aminlanish va qayta aminlanish reaksiyasida ishtirok etadi.

Molibden askorbat kislotasining biosintezi uchun ham zurur. Molibdenga nisbatan sabzavot va dukkakli o'simliklar ayniqsa talabchandir. Molibden taqchilligida o'simliklarning o'sishi to'xtaydi, xlorofill sintezi buziladi va barglar och-yashil tusga kiradi. Ammo shuni ham aytib o'tish lozimki, o'simlik organlarida molibden elementining ortiqcha miqdorda yig'ilishi nafaqat ular uchun zaharli ta`sir ko'rsatadi, balki ushbu o'simliklar bilan oziqlanadigan hayvonlar ayrim hollarda insonlar sog'ligiga ham salbiy ta`sir etishi mumkin.

Mis. O'simliklarda ushbu element 0,0002% yoki 0,2 mg/kg atrofida uchraydi. Mis Su^{+} kationlari holida o'simliklar tomonidan qabul qilinadi. O'simiik to'qimalaridagi misning 2/3 qismi erimaydigan-bog'langan holatda bo'ladi. Ushbu element o'simliklarning o'sish konusi va urug'larida ko'p uchraydi. Barglardagi barcha misning 70%

xloroplastlarda to'plangan bo'lsa, yarmiga yaqini plastotsianinlarda to'plangan bo'lib FS II va FS I o'rtasida elektronlar tashiluvida ishtirok etadi.

Misning g'o'za organlarida o'rtasidagi taqsimoti quyidagichadir: barglarda 25 mg/kg, poyada 1 mg/kg, shanoqda 4,8 mg/kg, shigitda 4,2 mg/kg, tolada 0,2 mg/kg. Barglardagi misning 70% xloroplastlarda uchraydi va plastotsianin fermenti tarkibiga kiradi. Shuningdek, u askorbatoksidaza, polifenoloksidaza kabi fermentlar tarkibida ham uchraydi. Mis xlorofill sintezida ishtirok etadi hamda vita'minlar faolligini oshiradi.

Misning o'simliklar uchun yana bir muhim ahamiyati uning tashqi muhit omillariga o'simliklarning chidamliligini oshirishidir. Mis taqchilligida o'simlik o'sish va gullashdan to'xtaydi, mevali daraxtlarning o'suvchi qismi quriy boshlaydi. O'simliklarni oziqlantirish uchun misning sulfatli tuzi ($CuCO_3$) o'g'it sifatida qo'llaniladi.

Kobalt. Bu elementning o'simlik organlaridagi miqdori 0,00002% yoki 0,02 mg/kg atrofida. Kobalt ko'proq dukkakli o'simliklar uchun zarur, chunki ildizlardagi tuganak bakteriyalarning ko'payichida ishtirok etadi. U vitaminlar (Vn) tarkibida, o'simliklarning azotni o'zlashtirichida va xlorofillar sintezida qatnashadi. O'simliklar ham xuddi hayvonlar kabi B_{12} vitaminini sintezlay olmaydi.

Kobalt magniy va marganets bilan birgalikda arginaza va glikoliz fermenti fosfoglukomutazalarni faollashtiradi.

Rux. Ushbu element o'simliklarga kationlar ($Zn+^2$) holida o'tadi. Uning miqdori ayniqsa yog'li organlarda ko'p bo'ladi. U glikoliz jarayonlari fermentlarining faolligida qatnashadi. Shuningdek, rux karboangidraza fermentini faollashtiradi ($H_2CO_3=CO_2+H_2O$). Rux fotosintez uchun zarur, chunki u CO_2 miqdorini oshiradi. U triptofan aminokislotasining sintezida, undan fitogormon-indolilatsetatni hosil bo'lichida ishtirok etadi. Rux birqancha oksidlanish reaksiyalarida qatnashadi.

Rux taqchilligida fosfor almashinuvi buziladi, o'simlik o'sishdan to'xtaydi, hosil tugish sekinlashadi. Ruxning yetishmasligi sitrus o'simliklarida ko'plab kasalliklarni yuzaga chiqaradi. Ruxning yetishmasligi fosfor almashinuvini buzadi, ya`ni fosforning o'simlik yer ustki qismlariga tashiluvi qiyinlashib uning asosiy qismi ildizlarda yig'ila boshlaydi. To'qimalarda organik fosfor formalarining miqdori kamayib anorganik formasiniki ortadi. Shuningdek, saxaroza va

kraxmalning miqdori kamayib organik kislotalarning ulushi ortadi Bundan tashqari hujayralarning bo'linishi 2–3 marotaba sekinlashadi.

O'simliklarga rux yetishmaganda bo'g'im oraliqlari qisqaradi va barglarda xloroz belgilari paydo bo'ladi. O'simliklarni oziqlantirish uchun ruxning sulfatli (6–10 kg/ga) tuzi ($ZnCO_3$) eritmasini uning barglariga purkash tavsiya qilinadi.

Bor. O'simliklarning muqobil o'sishi va rivojlanishi uchun bor elementi o'ta zarurdir. Uning o'simlik to'qimalaridagi miqdori 0,0001% atrofida. Bor elementiga ko'proq ikki urug'pallali o'simliklar muhtoj bo'ladi. Ayniqsa qand lavlagi, gulkaram kabi qishloq xo'jalik o'simliklari, bor yetishmaydigan tuproqlarda o'stirilganda tezda kasallanib qurib qoladi.

O'simliklar organlarida uning miqdori quruq massaga nisbatan 0,1 mg/kg atrofida bo'ladi. Borning miqdori gul va hujayra po'stida nisbatan ko'p bo'ladi. Gul changining unishi va naychalarning o'sishi bor elementi mavjudligi bilan bog'liq jarayonlardir. Bor moddalar almashinuviga ta`sir qiladi. Uning yetishmasligi o'sish konusining nobud bo'lishiga olib keladi.

Bor boshqa mikroelementlardan farqli o'laroq fermentlar tarkibiga kirmaydi. Ammo o'simliklarga bor yetishmasa, uning hujayralarida fenol birikmalari ko'payadi. Bu o'z navbatida oqsil, nuklein kislotalar almashinuvini buzadi. Shuningdek, fenollar tonoplastlar o'tkazuvchanligini kuchaytirib sitoplazmada fenollar to'planishiga olib keladi. Ushbu birikmalar polifenoloksidaza ta`sirida xinonlarga oksidlanadi. Xinonlar esa o'z navbatida o'simlikni zaharlaydi va o'sish konusi o'ladi. O'simliklarga bor yetishmasligini oldini olish uchun H_3BO_3 birikmasi o'g'it sifatida ishlatiladi.

V.3. MINERAL ELEMENTLARNING YUTILISH MEXANIZMI

Ildiz sistemasining asosiy vazifasi tuproqdan suv va unda erigan moddalarni yutishdir. Ushbu jarayonlar bir biriga bog'liq, ammo turli mexanizmlar asosida ro'yobga chiqadi. Ildiz mineral moddalarni tuproq eritmasidan va ildiz tukchalari bevosita tegib turgan tuproqning yutuvchi qismi zarrachalaridan ajratib oladi.

Hujayra devorlari moddalarni tuproqdan yutish va mineral elementlarni to'qimalar bo'ylab tashiluvida bevosita qatnashadi.

Ildizning mineral moddalarni yutish faolligi uning hujayralari membranalarining ion nasoslarining ishi bilan bog'liqdir.

Moddalarning membranalar orqali tashiluvi muammosi o'z ichiga ikkita savolni oladi:

1.Moddalar qanday qilib gidrofob komponentlardan tuzilgan hujayra membranalaridan o'tadi?

2.Moddalarning hujayra membranasi orqali kirishi yoki chiqishini qanday kuchlar amalga oshiradi?

Umuman o'simliklarning mineral oziqlanishi murakab xarakterga ega bo'lib, biokimyoviy, biofizik hamda fiziologik jarayonlarni o'z ichiga oladi va hozirgi vaqtga qadar ham to'laligicha o'rganilmagan.

Birinchi savol XIX asrning o'rtalaridan boshlab o'rganila boshlangan. Xususan, J. Traube (1867) tirik hujayralarga turli moddalarni kirishini o'rganib va moddalarning membranadan o'tishiga ikkita sabab, ya'ni ular yo membrana tarkibidagi lipidlarda erishi, yoki membrana teshikchalaridan o'tishi mumkin degan xulosaga kelgan. Keyinchalik E.Overton (1895) o'tkazuvchanlikning lipoid nazariyasini yaratdi. Bunga asosan moddalar qanchalik lipidlarda yaxshi erisa u shunchalik membranadan tez o'tadi.

Ammo bu nazariya bilan hujayraga suvning va elektrolitlarning kirishini izohlab berib bo'lmaydi. Shuni aytib o'tish lozimki, kichik molekulali moddalarning membranadan o'tishida ularning zaryadi alohida o'rin tutadi. Masalan, bir valentli ionlar ikki va uch valentli ionlarga nisbatan yengil harakatlanadi. Ayniqsa bu hol anionlar uchun xarakterlidir, ya'ni anionning zaryadi qancha katta bo'lsa, membranadan shunchalik qiyin o'tadi.

Hozirgi vaqtda turli birikmalarning ionlari biologik membranalarning lipid fazasidan turlicha yo'l bilan o'tishi mumkin. Bundan asosiylari quyidagilardir:

1. Agar modda lipidlarda erisa oddiy diffuziya asosida.

2. Lipofil tashuvchilar yordamida gidrofil moddalarni yengil diffuziyasi.

3. Gidrofil g'ovaklar (ion kanallari) orqali moddalarning yengillashgan diffuziyasi.

4. Moddalarni faol tashuvchilar orqali ko'chirilishi.

5. Ekzotsitoza (vezikular sekretsiya) va endotsitoza (membranalarning invaginatsiyasi) yo'li bilan tashiluv.

Moddalarning membranalar orqali tashiluvi passiv yoki faol bo'lishi mumkin.

Passiv tashiluv deb moddalarning elektrokimyoviy ya`ni elektrik va konsentratsion gradiyent bo'yicha diffuziya asosida tashiluviga aytiladi.

Faol tashiluv moddalarning elektrokimyoviy gradiyentga qarama-qarshi ravishda membranalar orqali ko'chirilishidir. Faol tashiluv energiya sarflanishi bilan odatda ATF hisobiga boradi. Bu jarayon ion nasoslari, ya`ni H^+–ATF aza, Na^+–ATF aza, K^+–ATF aza, Ca^{2+} –ATF aza va ayrim hollarda H^+–PP azalar hisobiga boradi.

Hujayra plazmolemmasi va tonoplastda asosiy vazifani H+–nasoslari bajaradi. Shu tufayli membranalarda H+–ionlarining elektrik ($\Delta\psi$) va kimyoviy (ΔpH) gradiyent! sodir bo'ladi. Shuningdek, H+ ionlarining elektrik potensiali elektrik gradiyent bo'yicha ammo konsentratsiya gradiyentiga qarama qarshi tashiluvga ham sarflanishi mumkin. O'z navbatida ΔpH membrana orqali Cl^-, CO_3^{2-} va boshqa ionlarning Na^+–ionlari bilan *simportda* (shu tomonga qarab) yoki ortiqcha Na^+ ionlarini H^+–ionlari bilan *antiportda* (qarama-qarshi tarafga) tortib chiqarilishidir. Bunda ayrim ionlar: (HCO_3^-, OH^-) ham xuddi H^+ nasosi kabi faoliyat ko'rsatishi mumkin. Ushbu ionlarning tashqariga elektrokimyoviy gradiyent bo'yicha ko'chirilishi antiporti hujayraga mineral moddalar anionlarining kirishi tufayli ham bo'lishi mumkin. Shuni aytib o'tish lozimki, hayvon hujayralarida H^+ ionlarining vazifasini Na^+ va K^+ ionlari bajaradi. Ammo sho'rlangan tuproqlarda moddalarning tashiluvida Na^+ va K^+ ionlari ham qatnashishi mumkin.

Radial tashiluv. Bu tashiluv mineral elementlarni tukchalar, sathidan yutilishi bilan boshlanib hujayra qismi va to'qimalar bilan ma'lum munosabatlar natijasida traxeid va ksilema naychalarining mineral moddalarga to'lishi bilan yakunlanadi. Bu tashiluv hujayra devorlari orqali (apoplast) yoki simplast (sitoplazma orqali)orqali bo'lishi mumkin.

Apoplast bo'yicha ionlarning tashiluvi konsentratsiya gradiyenti bo'yicha diffuziya va adsorbsion almashinuv hisobiga bo'ladi va suv oqimi orqali jadallashtiriladi.

Mineral moddalarning simplast bo'yicha tashiluvi esa sitoplazmaning harakati, ehtimol endoplazmatik to'r kanallari va plazmodesmalar orqali bo'lishi mumkin.

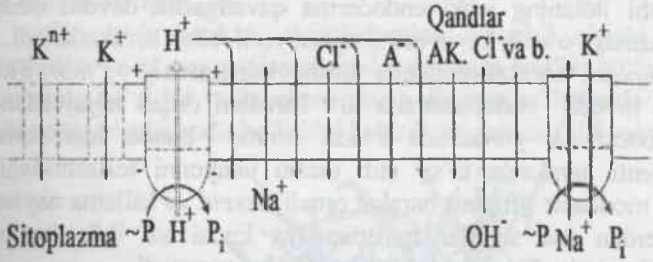
Ksilema shirasining tashiluvi. Ksilema naylaridagi shira endi o'simlikni boshqa qismlariga transpiratsiya kuchi va ildiz bosimi hisobiga ko'tariladi va taqsimlanadi. Ma`lumki, to'qimalardagi moddalarning miqdori tuproqdagiga nisbatan bir necha marotaba ko'p bo'ladi. Bu hujayralarda moddani tanlab yutish va to'plashning maxsus

mexanizmlari borligidan dalolat beradi. Mineral elementlar avvalo hujayra po'stidan yutiladi. Po'st tarkibida selluloza, gemitselluloza va pektin bor.

Pektin, COOH-karboksil guruhi ega, va shu sababli u kation almashinuv xususiyatini beradi, natijada musbat zaryadlangan moddalarni to'playdi. Ionlar tuproq eritmasidan hujayra po'stiga diffuziyalanadi. Diffuziyalanish, po'stdagi erkin bo'shliq to'lib, ionlarning konsentratsiyasi tashqi eritmaning konsentratsiyasiga tenglashguncha davom etadi.

Erkin bo'shliqni mineral ionlar bilan to'lishi oddiy diffuziyaga asoslangandir. Endi ionlar erkin bo'shliqdan sitoplazmaga o'tadi, bu jarayon almashinuv adsorbsiyasiga asoslangandir.

Sitoplazmadagi moddalar almashinuvi natijasida organik kislotalar anionlari mineral moddalar anionlariga almashadi. Masalan, nafas olish jarayonida hosil bo'lgan proton (H^+) kationlarga va organik kislotani anionlari (HCO_3^-, (OH^-) mineral moddalarni anionlariga almashadi. Ildiz to'qimasida almashinuvni yengil o'tishi tukchalarning tuproq zarrachasi bilan mahkam yopishishiga bog'liqdir. Sitoplazmaga kirgan ionlar moddalar almashinuvida ishtirok etadi (V.7-rasm).



V.7-rasm. O'simlik hujayralari plazmolemmasida membrana tashiluvining mexanizmi: (V.V. Polevoy, 1989)
K^{n+} – kationlar, A–anionlar, AK–aminokislotalar

Membranalarda moddalarni tashilishi mexanizmlari turlicha bo'lishi mumkin:

1. Modda lipidlarda eruvchi bo'lsa, u membrananing lipid fazasida oddiy diffuziyalanadi.
2. Lipofil tashuvchi bilan gidrofil moddaning diffuziyasi.
3. Ion kanallari orqali, oddiy diffuziya.
4. Moddadarni faol tashuvchilar (nasoslar) yordamida o'tkazish.

5. Moddalarni ekzotsitoz va endotsitoz yo'llari bilan o'tkazish.

Moddalar yoki ionlarning konsentratsiyalar gradiyenti bo'yicha diffuziyalanishi yoki tashuvchi-oqsillar yordamida o'tishiga *sust tashiluv* deyiladi va bu jarayon tashqi muhitda ionlarning konsentratsiyasi hujayra ichidagidan ko'p bo'lganda kuzatiladi.

Faol tashiluvda moddalarning tashiluvi ionlar konsentratsiyalar gradiyentiga qarama-qarshi ravishda sodir bo'ladi. Ushbu tashiluv jarayoni energiya sarf bo'lishi bilan borib, unda ATF energiyasi ishlatiladi. Ushbu jarayonda H^+–ATFaza, Na^+, K^+–ATFaza, Ca^{+2}–ATFaza va H^+–PPazalar qatnashadi va ion nasoslari ishtirokida boradi. Agarda, tashuvchi oqsillar membranadan bitta erigan moddani o'tkazsa, unga *uniport* deyiladi. Tashuvchi oqsil ikkita moddani bir tomonga o'tkazsa, *simport* deyiladi, yoki qarama-qarshi tomonga o'tkazsa, *antiport* deyiladi. Mineral elementlarning radial transporti apoplast va simplast yo'llari bilan amalga oshadi.

Apoplast harakatda modda yoki ion hujayra po'stiga diffuziya va almashinuv adsorbsiyasi hodisasi asosida to'planadi va konsentratsiyalar gradiyenti bo'yicha ionlarning po'stdan-po'stga adsorbsiyalanish yo'li bilan so'rilishi ildizning ichki endoderma qavatigacha davom etadi. So'ngra sitoplazmaga o'tadi, keyin esa simplast yo'li bilan harakatlanadi.

Simplast harakat moddalar tashiluvining asosiy yo'lidir. Sitoplazmaga kirgan modda endoplazmatik to'r kanallari orqali hujayradan-hujayraga plazmodesmalar yordamida o'tadi. Ammo bunda, ham konsentratsiya gradiyenti harakatga ta`sir etib ushbu jarayonni tezlashtirishi mumkin. Oziqa moddalar simplast harakat orqali traxeid va ksilema naylariga o'tadi. Bu yerdan esa shiralar transpiratsiya kuchi va ildiz bosimi asosida o'simlikning boshqa qismlariga-organlariga tarqaladi.

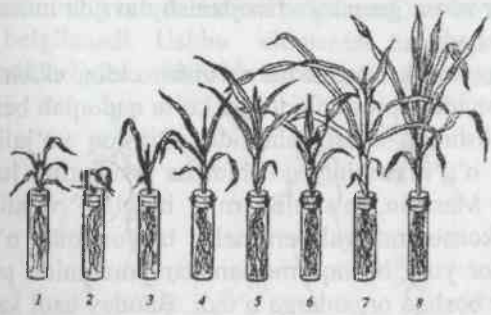
V.4. IONLAR ONTOGONIZMI VA MUVOZANATLASHTIRILGAN ERITMALAR

Hujayrada ko'pgina ionlar bir-biriga nisbatan qarama-qarshi fiziologik ta`sirlarni ko'rsatishi mumkin. Masalan, K^+ ioni sitoplazmaning qovushqoqligini kamaytiradi, uni kuchli gidratlaydi va suv bilan ta'minlanishini kuchaytiradi. Shuningdek, kaliy ionlari, sitoplazmaning qavariq plazmoliziga sababchi bo'ladi. Kalsiy esa aksincha qovushqoqlikni oshiradi va qalpoqchali plazmolizga olib keladi. Demak, bir va ikki valentli kationlarning har xil va qarama-qarshi ta`siri *ionlar ontogonizm* deyiladi. Shuni alohida ta'kidlab o'tish

lozimki, kimyoviy toza tuzlarning o'zi ham o'simliklarga zaharli ta`sir etadi. Agar kimyoviy toza tuzlar eritmasiga boshqa bir tuzlar qo'shilsa, oldingisining zaharli ta`siri yo'qolishi bilan birga ozuqa aralashmasiga ham aylanadi. Masalan, osh tuzining zaharli ta`siri aniq ammo shu eritmaga kalsiy va magniy tuzlari aralashtirilganda osh tuzining zaharli ta'siri yo'qoladi.

Ionlar ontogonizmi elementlarning valentligiga ham bog'liq. Valentligi har xil bo'lgan ionlar o'rtasida ontogonizm kuchliroq bo'ladi. Ko'pgina ionlarning turli xil konsentratsiyalarini tanlash usuli bilan o'simliklar yaxshi o'sa oladigan eritmalar kombinatsiyalarini topish mumkin. Shunday optimal kombinatsiyali tuzli eritmalar tenglashtirilgan eritma deyiladi. Shunday eritmalar o'simliklar uchun optimal muhit bo'lib, ularni normal o'sishi va rivojlanishini bemalol ta'minlaydi. Masalan, dengiz suvlari u yerdagi suv o'tlari uchun aynan tenglashtirilgan muhitdir. Ayrim elementlar boshqa elementlarni fiziologik ta`sirini kuchaytirishi mumkin. Ionlarning bunday holatini sinergizm deyiladi. Masalan, o'simliklarga azot, fosfor va kaliyli o'g'itlarni birga bergandagi hosil miqdori elementlarni alohida-alohida berilgandagiga qaraganda yuqori bo'lgan.

Shuni aytib o'tish kerakki, o'simliklarning muqobil o'sishi uning yashash muhitiga, ya`ni ozuqa bilan ta`minlanganligiga bog'liq bo'ladi. Biz quyidagi rasmda ba`zi-bir makroelementlar yetishmagan hollarda o'simlikda qanday o'zgarishlar sodir bo'lishini keltirib o'tganmiz (V.8-rasm).



V.8-rasm. O'simliklarni to'liq ya`ni o'zida barcha ozuqa elementlarini tutgan eritmalarda va ayrim elementlar yetishmagan sharoitda suvli muhitda o'stirish; *(V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva bo'yicha, 2005). 1–distillangan suv, 2–kaliydan tashqari barcha tuzlar, 3–kalsiysiz, 4–azotsiz, 5–fosforsiz, 6-magniysiz, 7–temirsiz, 8–to'liq I–Knop ozuqa eritmasi.*

V.5. O'G'ITLASH EKOLOGIYASI

Mineral o'g'itlar o'simliklarning elementlarga bo'lgan talabini qondirib, hosildorlikni oshirishdagi asosiy omillardan biri hisoblanadi. O'simlik to'qimalaridagi mineral elementlarning miqdori bir qancha hollarga, masalan, tuproq eritmasidagi moddaning miqdori va uning ildizlarga shimiluvchanligi, muhit kislotalik darajasi, namlik, harorat va ildiz atrofming aeratsiyasi, o'simlikning va o'rganilayotgan organning yoshi.

Har yili ekin maydonlaridan, hosil bilan birga ko'pgina mineral elementlar tuproqdan olib chiqib ketiladi. Ammo tuproqdan mineral elementlarning olib chiqib ketilishi miqdori turli o'simliklar uchun bir xil bo'lib, ularning hosildorligiga ham qisman bo'lsada bog'liqdir. Masalan, kartoshka va sabzavot o'simliklari boshoqdosh ekinlarga nisbatan tuproqdan ozuqa elementlarini ko'proq olib chiqadi. Masalan, bir tonna bug'doy bilan 10 kg kalsiy olib chiqib ketilsa, shu miqdordagi kartoshka bilan 40 kg, karam bilan esa 60 kg kalsiy tuproqdan olib chiqib ketiladi. Demak, ma'lum bir maydonga har yili surunkali ravishda ekinlar ekilishi tuproq tarkibidagi mineral elementlar miqdorini minimal darajaga olib kelishi mumkin.

Respublikamiz qishloq xo'jalik amaliyotida buni inobatga olgan holda har yili yerning talabiga ko'ra xilma-xil mineral o'g'itlar solinadi. O'simliklarda ayniqsa generativ rivojlanish davrida mineral o'g'itlarga bo'lgan talab oshadi.

O'g'itlarni o'simlik urug'larini ekishdan oldin, ekish bilan birga va ontogenez davomida tuproq miqdoriga ko'ra qadoqlab berish ekinlardan yuqori hosil olishning asosiy shartidir. Qishloq xo'jaligida ekinlarni oziqlantirishda o'g'itlashning qo'shimcha usullarini ham qo'llashga to'g'ri keladi. Masalan, o'simliklarni barglari orqali oziqlantirish. Bunda past konsentratsiyali eritmalar tayyorlanib, o'simlik ustiga, samolyot, traktor yoki boshqa moslamalar yordamida purkaladi. Barg orqali oziqalar boshqa organlarga o'tadi. Bunday usul kam qo'llanilsa ham, ayrim hollarda uni samaradorligini ko'rish mumkin. Masalan, tuproq harorati pasayganda, ildizlar kasallanganda, zararkunandalarga qarshi kurash olib borilganda va boshqa hollarda ushbu usulni qo'llash mumkin.

O'g'itlar asosan ikki xil bo'ladi: mineral va organik o'g'itlar. Mineral o'g'itlarga azotli, fosforli, kaliyli va mikroo'g'itlar kirsa, organik o'g'itlarga go'ng, torf, hayvon va o'simlik qoldiqlari kiradi.

O'g'itlar oddiy va murakkab bo'ladi. Oddiy o'g'it tarkibida bitta element bo'ladi. Murakkab o'g'itda ozuqa elementi ikki yoki undan ortiq bo'ladi. Masalan, KNO_3, ammofos–$NH_4H_2PO_4$ va boshqalar.

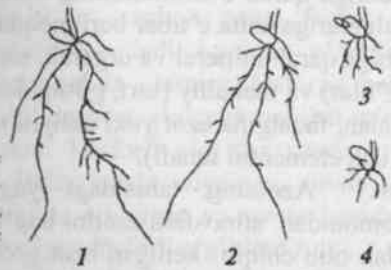
O'g'it sifatida qo'llaniladigan tuzlar tuproq eritmasi reaksiyasi xususiyatlarini o'zgartiradi.

1. Fiziologik nordon tuzlar – $(NH_4)_2CO_4 \rightarrow 2NH_4 + CO_3^{2-}$. Ushbu tuzlarning kationlari o'simlik tomonidan tez o'zlashtiriladi, anionlari (CO_3) esa tuproqda to'planib qolib, uning eritmasining pH ko'rsatkichini kislotalik tomonga o'zgartiradi.

2. Fiziologik ishqoriy tuzlar – $NaNO_3 \rightarrow Na^+ + NO_3^-$. O'simliklar bu tuzlardan hosil bo'lgan nitrat anionlarini tezda o'zlashtiradi. Ammo kationlar (Na^+), tuproqda ko'plab to'planib, uning eritmasi pH ko'rsatkichini ishqoriy tomonga surishi mumkin

3. Fiziologik neytral tuzlar – $NH_4NO_3 \rightarrow NH_4^+ + NO_3^-$. Ushbu tuzlar o'simliklar uchun nihoyatda qulay bo'lib, ularning kationi ham anioni ildizlar tomonidan deyarli bir xil o'zlashtiriladi.

Qishloq xo'jalik o'simliklaridan yuqori va sifatli hosil olish bilan birga tuproq kambag'allashishini bartaraf etish uchun ekin maydonlarini doimiy ravishda muqobil o'g'itlash talab qilinadi. Tuproqdagi elementlar bilan o'simlik tarkibidagi elementlar miqdorini o'simlik hosili bilan solishtirib Yu.Libix minimum qonunini yaratdi. Bunga asosan, o'simlikning hosildorligi birinchi navbatda tuproqdagi o'simlik uchun zarur elementning miqdori bilan belgilanadi, ya'ni uning eng kam miqdori bilan belgilanadi. Ushbu elementni tuproqga solish orqali o'simlikning hosildorligini oshirib borish mumkin (V.9-rasm).



V.9-rasm. Tarkibida bir yoki bir necha tuz bo'lgan eritmalarda bug'doy ildizlarining o'sishi (Ostergaut, 1938, V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva bo'yicha, 2005). *1– to'la tenglashtirilgan eritma (*$NaCl + KCl + CaCl_2$*); 2–to'la tenglashtirilmagan eritma (*$NaCl + CaCl_2$*); 3–sof* $CaCl_2$ *eritmasi; 4–sof NaCl eritmasi.*

Ammo bu hol boshqa bir elementning miqdori kam bo'lguncha davom etadi. Ushbu element berilsa, yana bir boshqa elementning miqdori kam bo'lib qoladi. Chunki ko'pchilik o'simliklar mineral elementlarni ma'lum bir nisbatda o'zlashtiradilar. Shuning uchun ham o'simliklarni ontogenez davomida ozuqaga bo'lgan talabi o'rganilib, shu asosda ekinlarga mineral o'g'itlar berib boriladi.

Hozirgi kunda shu narsa ma'lum bo'ldiki, tuproq unumdorligini pasaytirmasdan o'simliklardan yuqori va sifatli hosil olish faqatgina o'g'itlash sistemasini takomillashtirib qishloq xo'jaligini kimyolashtirishga kompleks yondoshishga bog'liq.

O'g'itlash sistemasi–bu o'simliklarni mutanosib ravishda almashlab ekishni hisobga olgan holda o'g'itlar qo'llashning dasturi bo'lib, o'z ichiga tuproq unumdorligini, ob-havo sharoitlarini, o'simliklar va ularning navining biologik xususiyatlarini, o'g'itlarni xossasini va tarkibini hisobga olishni oladi. O'g'itlash sistemasi moddalarning aylanishini hisobga olgan holda hamda dehqonchilikda uning nisbatini bilgan taqdirda yaxshi natijalar beradi.

O'simliklar va tuproq mineral tarkibini kimyoviy uslublarni qo'llash tufayli aniqlash mumkin. O'simlik uchun ayrim elementlarning o'zlashtirilishi haqida vegetatsion va dala tajribalari natijalariga qarab xulosa chiqarish mumkin.

O'simliklar bilan vegetatsion tajribalar suvli, qumli va tuproqli sharoitlarda olib borilishi mumkin. Bunda o'simlik uchun yaratilgan sharoit tabiatdagidek bo'lishi lozim.

Hozirgi vaqtda barglar tarkibidagi va tuproq tarkibidagi elementlarning miqdoriga qarab o'simliklarning mineral oziqqa bo'lgan talabini o'rganish uslublariga katta e'tibor berilmoqda.

O'g'itlarni tarkibiga qarab mineral va organik, sanoat (azotli, kaliyli, fosforli va mikroo'g'itlar) va mahalliy (torf, go'ng, kul), oddiy (tarkibida bitta elementni masalan, faqatgina azot yoki kaliyni tutadi) va kompleks (tarkibida ikki yoki uch elementni tutadi).

Azotli o'g'itlar. Azotning tabiatdagi yagona manbasi bu mikroorganizmlar tomonidan atmosfera azotini bog'lanishidir. O'simlik hosili bilan tuproqdan olib chiqib ketilgan azot go'ng bilan birgalikda qisman qaytadi. Yuqori hosil olishga imkon beradigan azotli o'g'itlar katta ahamiyatga ega.

Azotli o'g'itlar 4 guruhga bo'linadi: Bular, nitratli [($NaNO_3$, $Ca(NO_3)_2$], ammoniyli [$(NH_4)_2CO_3$, NH_4OH], ammoniyli-nitratli [NH_4NO_3] va Mochevina– [$CO(NH_2)_2$]o'g'itlaridir.

Nitratli o'g'itlar (selitra) azotni nitrat fonnasida saqlaydi. Fiziologik jihatidan ishqoriy xossaga ega bo'lganligi uchun nordon tuproqlarda uning samaradorligi yuqori.

Ammoniyli yoki ammiakli o'g'itlar. Ammoniy sulfat-$(NH_4)_2CO_3$, suyuq suvsiz ammiak bo'lib 82,2% azot tutadi $(NH_4)_2CO_3$ Ammiakli o'g'it NH_4OH esa tarkibida ammiakning 25% li suvli eritmasini tutadi. Ushbu o'g'itlar fiziologik jihatidan kislotalik xossasiga egaligi tufayli ularning samaradorligi kuchsiz ishqoriy va neytral muhitli tuproqlarda yuqoridir. Nordon muhitli tuproqlarda esa ushbu o'g'itlarni solish bilan birga tuproqni ohaklash tavsiya qilinadi.

Ammoniyli-nitrat o'g'itlar. Bu asosiy azotli o'g'it ammiakli selitra-NH_4NO_3 bo'lib, tarkibida 34% azot tutadi. Fiziologik jihatidan nordon, ammo $(NH_4)_2CO_3$ o'g'itiga nisbatan tuproqni kamroq nordonlashtiradi. Nordon muhitli tuproqlarga $(NH_4NO_3+CaCO_3)$ holida solish tavsiya qilinadi.

Mochevina [(karbamid) $CO(NH_2)2]$ tarkibida 46% azot saqlaydi va tuproqqa uning o'zi solinganda uni yengil ishqorlaydi.

O'simliklar moshevina va ammiakli o'g'itlar bilan oziqlantirilganda azotning yo'qolishini oldini olish uchun ozroq nitrifikatsiya ingibitorlaridan qo'shish tavsiya qilinadi. Azotli o'g'itlar o'z ta'sirini uzoq saqlamaydi va tuproqda ko'p to'planmaydi. Tez eruvchan bo'lib tuproqning chuqur qatlamiga tushib ketadi. Ularni ma'lum qismi mol azotga aylanib, ya'ni denitrifikatsiya natijasida havoga chiqib ketadi.

Fosforli o'g'itlar. O'simliklar o'z vegetatsiyasi davomida tuproqdan o'rtacha 60 kg/ga miqdorda fosforni olib chiqib ketadi va tuproqga qaytarmaydi. O'simliklar uchun zarur fosfor ekin maydonlarini fosforlash orqali to'ldirib turiladi. Ayniqsa o'simliklar azotli o'g'itlar bilan yaxshi ta'minlanganda ularning fosforga bo'lgan talabi ortadi. Masalan, fosforli o'g'itlarning g'o'zaga berilish miqdori 1:0,7 kutilgan hosilni olish mumkin. Fosforli o'g'itlar suvda erishiga qarab uch guruhga bo'linadi. Bular suvda eriydigan, suvda erimaydigan, ammo kuchsiz nordon muhitda eriydigan va suvda hamda kuchsiz kislotalik muhitda ham erimaydigan fosforli o'g'itlardir.

Biz suvda eruvchan fosforli o'g'itlarga misol sifatida oddiy superfosfat–$Ca(H_2PO_4)_2$ va qo'sh superfosfat–$Ca(H_2PO_4)_2$–$2H_2O$ birikmalarini ko'rsatishimiz mumkin. Oddiy superfosfatda o'zlashtiriladigan fosfor miqdori nisbatan kam 14% bo'lib, qo'sh superfosfatda ushbu ko'rsatgish 30% atrofida bo'ladi va tarkibida oz

miqdorda ortofosfat kislotasini tutadi. Superfosfatlar fosfori kam harakatchan bo'lganligi sababli solingan joyda to'planib qoladi va ularning samarasi 2–3 yildan so'ng bilinadi.

Hozirgi vaqtda superfosfatni donador va ammiaklashtirib, ammofos tayyorlanmoqda. Unda 48–60% P_2O_5, 11% azot bo'ladi. Fosforli o'g'itlarning fosfori suvda erimaydigan ammo kuchsiz kislotada eriydigan formasiga pretsipitat kiradi (H_3PO_4 + 2Sa). Uning tarkibida o'simlik o'zlashtiradigan 25–38% P_2O_5 bor. Fosfori suvda ham va kuchsiz kislotada ham erimaydigan o'g'itga fosforit uni va suyak uni kiradi.

Kaliyli o'g'itlar. O'simliklar kaliyni boshqa barcha kul elementlariga nisbatan ko'p o'zlashtiradi. Tuproqning kaliy bilan ta'minlanganligi ko'rsatkichi ulardagi harakatchan kaliyning miqdori bilan o'lchanadi. Asosiy kaliyli o'g'itlarga kaliy xlor kiradi (KCl). U barcha tuproqlarda va hamma o'simliklar uchun qo'llaniladi. Mahalliy go'ng tarkibida ham anchagina kaliy mavjud. Kaliy sulfat (K_2CO_3), xlorga nisbatan sezgir o'simliklar, masalan, kartoshka va sitrus uchun ko'p qo'llaniladi. Kaliyli o'g'itlarning boshqa bir turi *kalimagneziya* ($K_2CO_3 \cdot MgCO_3 \cdot 6H_2O$) kaliy va magniy kam bo'lgan qumli tuproqlarda qo'llaniladi.

Kaliyli o'g'itlarning barchasi fiziologik nordon tuzlar hisoblanadi, ammo ularning bu ta`siri faqat uzoq vaqt qo'shimcha ohaklashsiz qo'llanilganda bilinadi xolos. Bizning bo'z tuproqlarimiz sharoitida kaliyli o'g'itlar tuproq pH muhitiga ta`sir qilmaydi. Kaliyli o'g'itlar azot va fosforli o'g'itlar bilan birga qo'llanilgandagina yaxshi natijalar beradi. Masalan, g'o'za uchun bu ko'rsatkich 1:0,7:0,5 ga teng.

Hozirgi vaqtda qishloq xo'jaligi ishlab chiqarishida oddiy o'g'itlar bilan birgalikda murakkab va kombinatsiyalashgan o'g'itlar ham qo'llanilmoqda.

Murakkab o'g'itlarga ozroq $(NH_4)_3PO_4$ birikmasi qo'shilgan ammofos ($NH_4H_2PO_4$) o'g'iti misol bo'ladi. Bunda azot va fosforning nisbati 1:4. O'simliklarga sekin-asta ta`sir qiluvchi murakkab o'g'itlarga magniy-ammoniy fosfat ($MgNH_4PO_4\ H_2O$) misol bo'ladi.

Kombinatsiyalashgan mineral o'g'itlarga nitrofos va nitrofoskalar misol bo'ladi. Bular ikki va uch komponentli o'g'itlardir. Ular tarkibidagi barcha azot, kaliy va fosfor birikmalari(NH_4NO_3, NH_4SI, KNO_3, KSI) suvda eruvchan holda bo'ladi. Fosfor dikalsiyfosfat va ammoniy fosfat holida bo'ladi.

Mikroo'g'itlar. O'simliklar hosilining chegaralovchi omili mikroelementlar ham bo'lishi mumkin. Shu kunlarda o'simliklarni V, Mn, Mo, Cu, Zn kabi elementlariga talabi yaxshi o'rganilgan. Bu elementlarning u yoki bu formasi tuproqda yetishmaganda, o'simliklarga mikroo'g'it sifatida ularning suvda eruvchi tuzlaridan foydalaniladi. Ko'pincha, ayniqsa chet ellarda asosiy o'g'itga qo'shib beriladi. Mikroelementlardan foydalanishni 3 xil yo'li bor: *1.Tuproqqa solish. 2. O'simlikga purkash. 3. Urug'ni dastlab mikroo'g'it bilan ta'minlash.* Ko'pchilik hollarda mikroelementlarning kompleksidan foydalaniladi.

Mikroo'g'itlarning qo'llanilishi o'simlik tomonidan asosiy oziq elementlarini olishga ham yordam beradi. Masalan, marganes fosforning yuqori harakatchanligiga yordam bersa, kobalt tuproqdan azot o'zlashtirilishiga yordam beradi. Azot elementi o'zlashtirlishining yaxshilanishi faqatgina fosfor va kaliy elementlarini o'zlashtirilishini yaxshilab qolmasdan, balki, o'simliklar tomonidan temir, rux, mis va marganets kabi elementlarning ham o'zlashtirilishini ham yaxshilaydi.

Bakterial o'g'itlar. Ular tuproqning biologik faolligini oshirishga qaratilgan bo'lib quyidagi formalari mavjud.

1.Fosfobakterin–tuproqdagi organik fosfor birikmalarini parcha-lovchi bakteriyalar preparati. Ushbu preparatning 1 gr miqdorida 250 million bakteriya bo'ladi. Urug'larni ekishdan avval preparat bilan purkaladi.

2.Azotogen, yoki azotobakterin zavodlarda katta miqdorda tayyorlanadi va tuproqni erkin yashovchi azotfiksatsiyalovchi bakteriyalar bilan boyitadi. Qishloq xo'jaligida urug' preparat bilan namlanib, keyin ekiladi. Bu o'g'it qo'llanilganda tuproqda o'zlashtiriladigan azot miqdori ko'payadi ya`ni 1 ga yerda 50–60 kg azot to'planishiga olib keladi.

3.Nitragin-tuganak bakteriyalar preparatidir. Ular dukkakli o'simliklar ildizlarida tuganak bakteriyalar hosil bo'lishiga yordam beradi va havodagi molekular azotni o'zlashtirishda ishtirok etadi. Bu o'g'itning 1 gr preparatida 100 million bakteriya bo'ladi. O'simliklar urug'i ekishdan avval nitragin preparati bilan aralashtirib ekilsa tuganak bakteriyalar tomonidan bir yilda 1 ga yerda 300–350 kg azot to'plashiga olib kelishi mumkin.

4.Silikat bakteriyalar. Ular tuproqdagi kaliy selikatlarini parchalab o'simliklarni kaliyli oziqlanishini yaxshilaydi.

Maxalliy o'g'itlar. Bunga go'ng kiradi. Uning tarkibida azot, fosfor, kaliy, kalsiy, oltingugurt, magniy va boshqa elementlar bo'ladi. U tuproq g'ovakligini oshiradi, suv o'tkazuvchanligini yaxshilaydi va

namni uzoq saqlanishiga olib keladi. Shuning bilan birgalikda go'ng mineral o'g'itlarning samaradorligini oshiradi. U kuzgi shudgorlash oldidan 1 ga yerga o'rtacha 20–25 tonna miqdorida solinadi. Parranda axlati, ipak qurti chiqindisi va g'umbagi eng kuchli o'g'itdir. Mahalliy o'g'itlarni g'o'zaga mineral o'g'itlar bilan aralashtirib berish yoki suv bilan aralashtirilib «sharbat» qilib oqizish tavsiya qilinadi.

Ko'kat o'g'itlar. Ular ham yerning unumdorligini oshirishda muhim ahamiyatga ega. Ko'kat o'g'it sifatida ko'k no'xot, no'xot, qizil sebarga kabi dukkakli o'simliklar, kuzgi javdar, raps, gorchitsa, kabilar ekiladi va mart-aprel oylarida yerga qo'shib haydab tashlanib keyin chigit ekiladi. Ushbu usul g'o'zaning o'sishi va rivojlanishiga ijobiy ta`sir etadi.

O'simliklarning mineral oziqlantirish

O'simliklarning mineral oziqlanishida o'g'itlarni berish muddatlari alohida o'rin tutadi. Qishloq xo'jaligida o'g'itlarni ekishdan oldin, ekish bilan birga va ekishdan keyin berish usullari qo'llaniladi.

Odatda ekishgacha o'g'itlarning 2/3–3/4 qismi beriladi. Bu hol o'simlikni butun vegetasiyasi davomida oziq elementlari bilan tanlanishiga olib keladi. Chunki bu holda tuproq mahsuldorligi va biologik faolligi ortadi hamda fizik va fizik-kimyoviy xossalari yaxshilanadi.

Bizning respublikamizda o'g'itlarni ekishdan oldin, ya`ni kuzgi va bahorgi shudgorlashdan oldin beriladi. Shudgorlash bilan birgalikda ohak, azotli, fosforli va kalsiyli o'g'itlar beriladi. O'g'itlarni ekish bilan birga berilganda yosh o'simliklarning mineral oziqlanishi birmuncha yaxshilanadi. Bunday o'g'itlashda odatda yaxshi eriydigan va yengil o'zlashtiriladigan o'g'itlar qo'llaniladi. Masalan, urug' unganidan keyingi ikki hafta mobaynida maysalar fosforga nisbatan o'ta talabchan bo'ladi. Shuning uchun ekish bilan birga 5–20 kg/ga miqdorda superfosfat yoki ammofos solinadi.

O'g'itlarni ekishdan so'ng berish o'simliklar mineral oziqlanishini uning vegetatsiyasining nisbatan muhim fazalarida o'sish va rivojlanishini yaxshilash uchun qo'llaniladi. Masalan, g'o'za uchun azotli o'g'itlar besh xil muddatda beriladi, ya`ni ekishdan oldin, 3–4 haqiqiy barglar fazasida, shonalash, gullashdan oldin va ommaviy gullash fazasida. Azotli o'g'itlarni ommaviy gullashdan so'ng berish g'o'zani g'ovlab ketishiga va hosilning pishishini kechikishiga sabab bo'ladi.

Qishloq xo'jaligida o'simliklarni ildizdan tashqari-barglar orqali oziqlantirish ham keng qo'llaniladi. Masalan, kuzgi bug'doylar sutli

urug‘ fazasida azot (mochevina) bilan oziqlantirilsa donlar tarkibidagi oqsil miqdori 0,5–1,0% ortadi. Qand lavlagi barglariga fosforli-kaliyli o‘g‘itlarni sepish qandlarning barglardan ildizlarga harakatini jadallashtiradi va buning natijasida ildizmevadagi qand miqdori 1–2% va hosildorligi ortadi.

Qishloq xo‘jaligi o‘simliklarini doimiy ravishda mineral oziq bilan ta’minlash uchun fosforli va kaliyli o‘g‘itlarning 2–3 yillik miqdorini birdaniga shudgorlashdan oldin solish mumkin. Masalan, fosforit unini birdaniga 1,5–3 t/ga miqdorida berish tavsiya qilinadi.

Mineral o‘g‘itlarni berish usullari ob-havo va tuproq sharoitlari, tuproqning hosildorligi va ekinning agrotexnikasi bilan bog‘liq.

Shuni alohida ta’kidlab o‘tish lozimki, ekinlarni faqat ilmiy asoslangan holda o‘g‘itlashgina o‘simliklardan ularning biologik normasi darajasi miqdorida hosil olishga yordam beradi.

O‘simliklarni ularning talabidan ortiqcha miqdorda o‘g‘itlash nafaqat hosildorlikning oshmasligiga balkim hosilning sifatiga ham salbiy ta`sir qiladi. Masalan, o‘g‘itlarning yuqori miqdori urug‘larning boshlang‘ich o‘sish jarayonlarini sekinlashtiradi va ildizning hosil bo‘lishini kechiktiradi. Karam o‘simligini ortiqcha azot bilan oziqlantirish uning barglarida qand miqdorining pasayib ketishiga olib kelishiga hamda saqlanish muddatlari va sifatiga salbiy ta`sir qiladi.

Sabzavotlar tarkibida nitratlarning eng ko‘p miqdori suvli og‘irlikga nisbatan quyidagicha bo‘lishi mumkin: kartoshkada 86 mg/kg, karamda, bodring va pomidorda 150 mg/kg. Shuni aytib o‘tish zarurki insonlarning oziq-ovqat ratsionida nitratlarning bir kunlik miqdori 405 mg dan oshmasligi zarur. Ayrim hollarda qishloq xo‘jaligi sabzavot ekinlarini, xususan, tarvuz va qovunlarni azotli oziqlantirishda o‘simliklarga gullashdan so‘ng ham nitratlar beriladi. Bu esa ularning bevosita poliz ekinlari mevasida ko‘plab to‘planishiga olib keladi va insonlar salomatligiga salbiy ta`sir qiladi.

Ekinlarni oziqlantirish uchun zarur bo‘lgan mineral o‘g‘itlarning miqdori har yili ularni o‘simliklar bilan olib chiqib ketilganini va tuproqdagi miqdorini olgan holda matematik uslublar va EHM yordamida hisoblab boriladi.

NAZORAT SAVOLLARI

1. O‘simliklarda azot almashinuvi.
2. Nitratlarni qaytarilishi? Amidlarni hosil bo‘lishi.

3. O'simliklarda fosfor almashinuvi.
4. O'simliklarda kaliy almashinuvi.
5. O'simliklardagi oltingugurtni almashinuvi.
6. Mikroelementlar va ularning fiziologik o'rni.
7. Birlamchi aminokislotalarni hosil bo'lish yo'llari.
8. Suvni va oziqa moddalarni o'simliklarda passiv kirishi.
9. Vegetasion, suv kulturasi, aeroponika va steril kulturalar.
10. Izolirlangan to'qimalar va organlarga tarif bering.
11. O'simliklar hayotida fosfor etishmovshiligining oqibatlari.
12. Reutilizasiya nima?
13. O'simliklar hayotida mikroelementlarning o'rni.
14. Ildizlarga moddalar yutilishining asosiy qonuniyatlari.
15. Ildizlarning erkin bo'shligiga va protoplastlarga ionlarning kirish mehanizmlari.
16. Moddalarning yutilishida birlamchi pustloq, ildiz tukchalari va o'tkazuvchi to'qimalarning o'rni.
17. Nima uchun moddalarning ildiz tukchalari orqali yutilishi nisbatan tez boradi?
18. Nima uchun barglardan moddalarning chiqishi ildizlarning tuzlar yutuvchanligiga ta'sir qiladi?
19. Moddalarning yutilishiga tuproq hossalarining ta'siri.
20. Ionlarning o'zaro ta'siri va ionlar antogonizmi.
21. Ildizlarga moddalar yutilishiga yoruglik, harorat va tuproqdagi suv miqdorining ta'siri.
22. Birlamchi assimilyasiya qanday jarayon?
23. Ammoniy ionlarining assimilyasiyasi qanday sodir bo'ladi?
24. O'simliklar hujayralarida boshqa aminokislotalar qaysi jarayonlarda hosil bo'ladi?
25. Amidlanish jarayoni, uning fiziologik ahamiyati.
26. Oqsillar biosintezi o'simliklardagi qaysi jarayonlar bilan bog'liq?
27. Bosqichlari va oxirgi mahsulotlari hamda ushbu jarayonga ta'sir qiluvchi omillar.
28. O'simlik hujayralarida erkin ammiakni tuplanishini oldini oluvchi mexanizmlar.
29. Pryanishnikov sikli nima?
30. Mineral oziqlanish elementlarining aylanma harakatining ahamiyati.

VI. FOTOSINTEZ FIZIOLOGIYASI

Ma'lumki, tirik tabiatda uchraydigan biologik jarayonlar ichida fotosintez o'zining ko'lami va mohiyati bilan asosiy o'rinni egallaydi. Muhit moddalaridan biologik moddalarni hosil qilish jarayonlarini birgalikda assimilatsiya nomi bilan birlashtirish mumkin. Assimilatsion jarayonlar natijasida tirik materiyaning asosiy komponentlari tuziladi va ularning ko'pchiligi uglerodli birikmalardir. Organik moddalarning biologik sintezi assimilatsiyaning eng muhim jarayoni-uglerod assimilatsiyasi deb ataladi. Fotosintezda hosil bo'luvchi organik moddalar o'z ishiga quyosh energiyasi hisobiga o'simlik tomonidan yig'ilgan energiyani va o'zlashtirilgan moddalarni oladi. Fotosintez jarayonida hosil bo'lgan energiya biosferadagi tiriklik manbayining asosi hisoblanadi. Boshqacha qilib aytganda yashil o'simliklar yerdagi hayotning manbasi bo'lib xizmat qiladi.

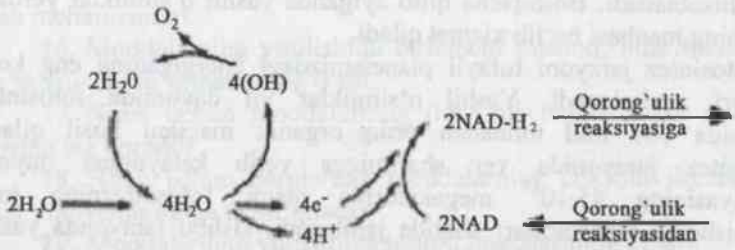
Fotosintez jarayoni tufayli planetamizdagi energiyaning eng ko'p miqdori zaxiralanadi. Yashil o'simliklar yil davomida fotosintez natijasida 100 mld tonnadan ortiq organik massani hosil qiladi. Fotosintez jarayonida yer sharimizga yetib kelayotgan quyosh energiyasining $45 \cdot 10^{13}$ megakaloriya qismi fotosintezning turli ko'rinishdagi mahsulotlari sifatida jamlanadi. Ushbu jarayonda yashil o'simliklar tomonidan 130 mld t. CO_2 va 130 mld t. suv qayta ishlanadi. Bundan tashqari fotosintezlovchi hujayralar ushbu jarayon tufayli o'zlarining har xil moddalarga bo'lgan talabini qondiradi. Dastlab, fotosintezlovchi hujayralarda uglevodlar sintezlanganligi tufayli ular o'zlarining shu moddaga bo'lgan ehtiyojini qondiradi. So'ngra ushbu birikmalardan boshqa organik moddalar, masalan, oqsillar va yog'lar sintezlanadi.

Fotosintez jarayonida hosil bo'luvchi birlamchi uglevod bu fruktozofosfatdir. Keyinchalik fruktozofosfatdan boshqa biopolimerlar va monomerlar, masalan, kraxmal, selluloza, kletchatka, oligosaxaridlar, disaxaridlar va monosaxaridalar hosil bo'ladi. Ammo uglevodlarning o'simlik to'qimalari bo'ylab asosiy tashiluvchi formasi saxarozadir. U plazmaning to'rsimon naychalari bo'ylab tashilib o'simlikning boshqa hujayralari tomonidan metabolik jarayonlarda ishlatilishi yoki zaxira holida to'planishi mumkin.

Uglevodlarning zaxira formalari faqatgina kraxmal holatidagina bo'lib qolmasdan, balki disaxarid-saxaroza (shakarqamish, qand lavlagi) yoki monosaxarid-glukoza (uzum) ko'rinishlarida ham bo'lishi mumkin.

Bizning planetamizda sodir bo'ladigan biologik jarayonlar ichida fotosintez asosiy o'rinni egallaydi. Yorug'lik energiyasi ishtirokida anorganik moddalardan, ya'ni suv va karbonat angidriddan organik modda hosil bo'lib, atmosferaga kislorod ajralib chiqadi.

Fotosintez jarayonida suvning fotolizi natijasida atmosfera havosiga ajralib chiqadigan O_2 tiriklik olamining nafas olishi uchun zarur bo'lgan yagona kislorod manbayidir. Hozirda atmosfera havosining 1/5 qismini tashkil qilgan kislorod ham avtotrof o'simliklarning o'sishi va rivojlanishi evolutsiyasi mobaynida hosil bo'lgan bo'lishi mumkin. Chunki hozirda mavjud bo'lgan o'simliklar dunyosi, atmosfera havosida deyarli kislorod bo'lmagan sharoitda paydo bo'lgan bo'lishi mumkin (VI.1-rasm).



VI.1-rasm. Suv fotolizi borishining umumiy sxemasi

Yashil o'simliklar va suv o'tlari uchun fotosintez jarayonini quyidagi umumiy tenglama orqali ifodalash mumkin.

$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow[\text{xlorofill}]{\text{yorug'lik}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$

Ushbu tenglik, asosan, fotosintezning ikkita alohida-alohida qismlaridan iboratdir.

$$12H_2O \xrightarrow[\text{xloroplastlar}]{\text{yorug'lik}} 12(H_2) + 6O_2 \qquad (1)$$

Bu energiyaning o'zgarishi yorug'lik reaksiyasidir.

$$6CO_2 + 12(H_2) \xrightarrow[\text{xloroplastlar}]{\text{yorug'lik}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \quad (2)$$

Bu moddalarning o'zgarishi qorong'ulik reaksiyasidir.

Biofizik nuqtayi nazaridan fotosintez, energiyalarni konversiyasidan iborat, bunda pigment yutgan energiyasini elektronga va asta-sekin kimyoviy bog'larni hosil qilishga sarflaydi.

Fotosintezning yorug'lik reaksiyalari barg xloroplastlarining tilakoidlari membranalarida ro'y bersa, qorong'ulik reaksiyalari xloroplastlarning stroma qismida ro'y beradi.

Ma'lumki, fotosintez yashil o'simliklarning bargida sodir bo'ladi. Bargning hujayraviy tuzilishi fotosintezga, nafas olishga va transpiratsiyaga moslashgan. Uning ustki va ostki tomoni po'st bilan qoplangan. Qoplovchi to'qima epidermis bir qator zich hujayralardan tuzilgan va ular yorug'likni yaxshi o'tkazadi. Po'stni o'rtalarida barg og'izchalari joylashgan va ular ko'proq barg plastinkasining ostida bo'ladi. Og'izchalar orqali gazlar almashinuvi sodir bo'ladi. Ustki po'st ostida tayoqchasimon, zich joylashgan hosil qiluvchi hujayralar (mezofil) joylashadi. Ularda xloroplastlar ko'p. Bularni tagida esa dumaloq formadagi hujayralar tarqoq holda joylashib bo'shliqlar hosil qiladi, bu bo'shliq gazlar va suv almashinuvida ishtirok etadi.

Xloroplastlar. Xloroplastlar barglarda va yashil novdalarda uchraydi, ularda fotosintetik sistema joylashgan bo'ladi. Har bir hujayrada 20–50 va undan ko'p xloroplastlar uchraydi. Xloroplastlar tarkibining 75% suvdir. Quruq og'irligiga nisbatan 40–45%–oqsillar, 20–30%–lipidlar, nuklein kislotalar va mineral elementlar uchraydi. Ular oqsil sintez qiluvchi tuzilma ribosomalar mavjudligi bilan ajralib turadi. Fotosintezda ishtirok etuvchi hujayralar pigmentlar va fermentlar sistemasiga ega. Boshqa plastidalar kabi xloroplastlar ham tashqi va ichki membranalar bilan o'ralgandir. Xloroplastning ichki gomogen muhiti **stroma** deyiladi. Xloroplastlarning ichki membranasi tilakoidlarni hosil qiladi. Agar tilakoidlar bir necha qavat bo'lib joylashgan bo'lsa ular **gran tilakoidlari** deyiladi. Ular lamellar va plastinkasimon tuzilishga ega. Lamellalarning yuzasida mayda globulalar bo'ladi va ularni kvantosomlar deyiladi. Xloroplastlar uch xil yo'l bilan hosil bo'ladi, ya'ni oddiy ikkiga bo'linish, kurtaklanish va hujayra yadrosi orqali ko'payish.

Hujayra yadrosi orqali ko'payishda yadroning sirtida bo'rtmacha hosil bo'ladi. So'ngra u kattalashadi va membranadan ajraladi hamda sitoplazmada shakllanadi. Bunda yorug'lik muhim ahamiyatga ega, chunki qorong'ulikda xloroplastni stromasi va hajmi shakllansa, yorug'likda barcha ichki tuzilmalari va pigmentlari hosil bo'ladi.

Shuni ayib o'tish lozimki, barcha o'simliklarning xloroplastlari bir xildagi vazifani bajarsada, lekin ularning tuzilishi bir xilda emas.

Pigmentlar. Xloroplastlar tarkibida, asosan, uch xil pigmentlar uchraydi: 1) xlorofillar; 2) karotinoidlar; 3) fikobilinlar.

Xlorofillar 1817-yili fransuz kimyogarlari Pelte va Kavantu tomonidan yashil bargdan erkin pigment holida ajratib olingan (V.2-rasm). Nemis olimi Vilshtetter xlorofillarning xlorofill «a» – $C_{55}H_{72}O_5H_4Mg$; xlorofill «b» – $C_{55}H_{70}O_6H_4Mg$ kimyoviy tarkibini o'rgangan:

Xlorofill «a» to'q yashil rangda bo'lsa xlorofill «b» sariq yashil rangga ega. Yashil barglarda xlorofill «a» miqdori xlorofill «b» miqdoridan 20–40% ko'p. Xlorofillar hujayrada oqsillar bilan bog'langan holda bo'ladi, shuning uchun bargning suvli ekstratli kalloid eritma hosil qiladi. Atseton va spirt xlorofillni bargdan osonlik bilan ajratadi. Xlorofillni oqsilli kompleksi mustahkam bo'lib, turli noqulay sharoitlarda ham buzilmasdan o'z vazifasini bajaradi (VI.2-rasm).

Xlorofill «a» fotosintezlovshi organizmlar uchun umumiy yagona pigmentdir. Yutilgan energiya bu pigment orqali bevosita fotosintetik reaksiyalarda ishlatiladi.

Xlorofill «a» qizil spektrdan 660–663 nm, ko'kdan 428–430 nm, xlorofill «b» esa qizil spektrdan 642–644 nm va ko'k spektrdan 452–455 nm to'lqin uzunligidagi nurlarni yutadi. Ular yashil va infraqizil nurlarni yutmaydi. Spektroskopda xlorofill yutgan nurlarining o'rni qoramtir bo'lib ko'rinadi.

Xlorofillni optik xususiyatlaridan biri-flourestsentsiyadir, ya'ni u yutgan nurini qaytarish xususiyatiga ham ega. Aks etgan yorug'likda xlorofill qizil rangda ko'rinadi.

Xlorofill yorug'likda o'sgan o'simliklarda hosil bo'ladi, qorong'ulikda o'sgan o'simliklarda bo'lmaydi. Shuning uchun qorong'ulikda o'sgan maysalarning rangi sariq yoki rangsiz bo'ladi va ularni etiollangan o'simliklar deyiladi. Etiollangan o'simliklar yorug'likga chiqarilganda yashil rangga kiradi.

Ayrim hollarda yorug'likda o'simliklarning bargi ham sarg'ayishi mumkin. Buni xloroz deyiladi. Bu hodisa tuproqda magniy yoki temir moddasining yetishmasligi natijasida hosil bo'ladi. Bunda xlorofill sintezi keskin pasayadi. Buni ko'p ohakli tuproqlarda kuzatamiz.

O'simlikka temir tuzining eritmasi purkalsa, u yashil rangga o'ta boshlaydi. O'simlik quruq og'irligining 0,6–1,2% xlorofillar miqdoriga to'g'ri keladi.

Karotinlar organik erituvchilarda, ya'ni xloroform, benzol aseton va efirlarda yaxshi eriydi. Ammo metil va etil spirtlarida deyarli erimaydi. Shuningdek, ular kuchli yorug'lik, yuqori harorat va kislotalar ta'sirida engil parchalanadi.

Karotinoidlar quyidagi vazifalarni bajaradi:

1. Fotosintez jarayoni uchun kerakli yorug'lik nurini yutadi.
2. Xlorofillarni kuchli yorug'likdan himoya qiladi.
3. Fotosintezda O_2 ajralib chiqishida qatnashadi.

Karotinoidlar quyosh nurlaridan ko'k binafsha va ko'k (480–530 nm) nurlarni yutib ular energiyasini xlorofillga («a») uzatadi.

Karotinoidlar. O'simliklar yashil barglarida xlorofill bilan birgalikda sariq va qizil rangdagi pigmentlar ham mavjud bo'lib, ular karotinoidlar deb ataladi. Karotinoidlar sabzi ildizmevalari hujayralarida ko'p bo'ladi. Karotinoidlar miqdori xlorofillga nisbatan uch marotaba kam bo'ladi, shunga ko'ra sezilmaydi.

Karatinoidlar ikki guruhga bo'linadi ya'ni karotinlar va ksantofillar.

Karotinlar ($C_{40}H_{56}$) bir necha xil bo'ladi: α, β, γ–karotin va ulardan α va β–karotin xloroplastlarda ko'p uchraydi. Kimyoviy tuzilishi bo'yicha karotin 8 molekula izopren qoldig'idan iboratdir.

Ksantofillar ko'p atomli spirtlar bo'lib vakillari lyutein ($C_{40}H_{56}O_2$), violoksantin ($C_{40}H_{56}O_4$) pigmentlaridir.

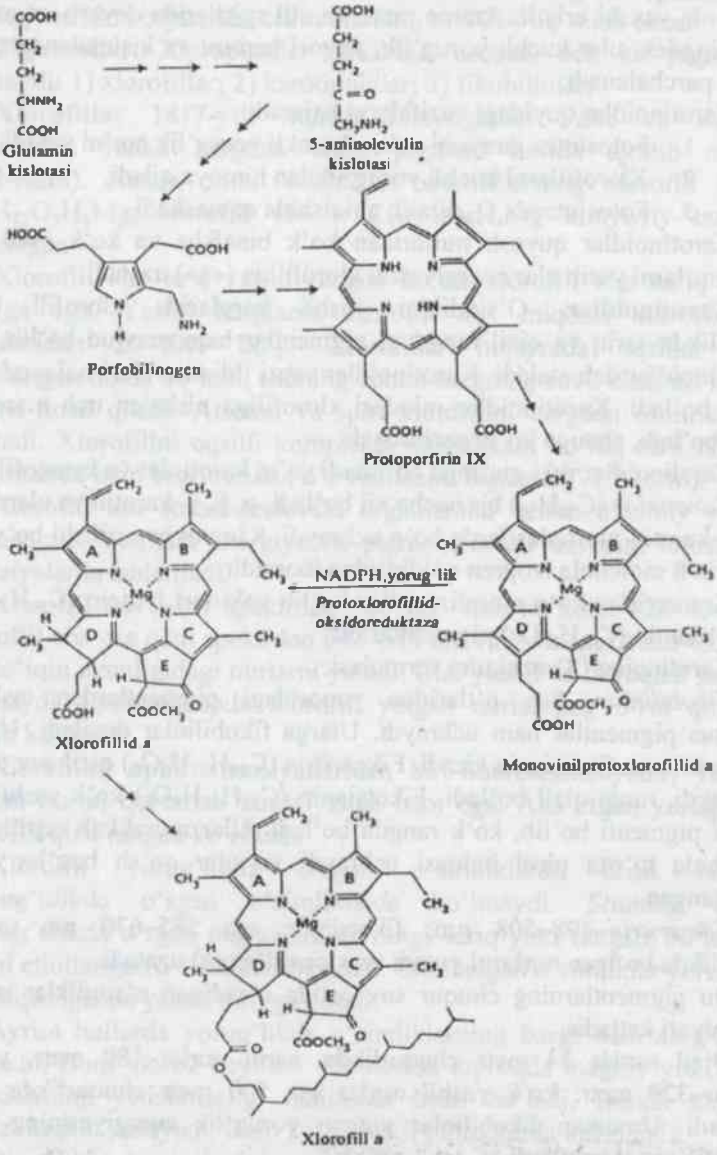
Karotinning (ß) struktura formulasi:

Fikobilinlar. Suv o'tlaridan yuqoridagi pigmentlardan tashqari maxsus pigmentlar ham uchraydi. Ularga fikobilinlar deyiladi. Ularga fikoeritrin va fikotsianin kiradi. Fikoeritrin ($C_{34}H_{47}H_4O_8$) qizil suv o'tida uchraydi, rangi qizil bo'ladi. Fikotsianin ($C_{34}H_{42}H_4O_8$) ko'k yashil suv o'tini pigmenti bo'lib, ko'k rangda bo'ladi. Ular murakkab oqsillardir, tarkibida to'rtta pirol halqasi uchraydi va ular qo'sh bog'lar bilan bog'langan.

Fikoeritrin–498–508 nm, fikotsianin esa 585–630 nm to'lqin uzunlikda bo'lgan nurlarni yutadi va xlorofillga (a) uzatadi.

Bu pigmentlarning chuqur suv ostida o'sadigan o'simliklar uchun ahamiyati kattadir.

Qizil nurlar 34 metr chuqurlikda, sariq nurlar–180 metr, yashil nurlar–320 metr, ko'k yashil nurlar esa 500 metr chuqurlikda to'la yutiladi. Umuman fikobilinlar yutgan yorug'lik energiyasining 90% xlorofillga (a) uzatiladi.



VI.2-rasm. Xlorofill sintezining asosiy bosqichlari.

VI.1. FOTOSINTEZNING YORUG'LIK BOSQICHI

Yorug'likdan kvantlar va fotonlar holida yutilgan energiya xlorofill molekulasini qo'zg'algan holatga olib kelishi, uning elektronining asosiy darajadan singlet holatga o'tishida elektron energiyalarining sarflashi, ATFni sintezlanishi, fotokimyoviy reaksiyalardan suvning fotolizi, natijada kislorodni ajralishi, NADF qaytarilishining mexanizmlari tahlil qilinadi.

Avval aytib o'tganimizdek, fotosintez asosan ikkita fiziologik va biokimyoviy jarayondan tashkil topgan, ya'ni yorug'likda boradigan [$12H_2O \longrightarrow 12(H_2)+6O_2$] va qorong'ulikda boradigan reaksiyalar [$6CO_2+12(H_2) \longrightarrow C_6H_{12}O_6+H_2O$].

Fotosintezning yorug'lik reaksiyalari xloroplastlar xlorofilining quyosh yorug'lik energiyasi kvantlari yoki fotonlarini yutishdan boshlanadi va buning natijasida qaytaruvchi modda–agent NADF·N·H+ hamda energiya (ATF) hosil bo'ladi.

Yorug'likda boradigan reaksiyalar. Ushbu jarayonda barcha pigmentlar qatnashadi va yorug'lik ishtirokida bo'ladi, natijada esa suv yorug'lik energiyasi ta'sirida parchalanib O_2, $NADFH_2$ hamda ATF hosil bo'ladi.

Yorug'lik energiyasi. Quyoshning yorug'lik energiyasi kvantlar yoki fotonlar holida tarqaladi va elektromagnit tebranish xarakteriga ega. Yorug'lik energiyasi quyidagi formula yordamida aniqlanadi.

$$E = \frac{P \cdot S}{\lambda}$$

Bu yerda; E–kvant energiyasi (kJ) hisobida,

P–yorug'lik konstantasi ($6{,}26169 \cdot 10^{-34}$ J/s),

λ–to'lqin uzunligi,

S–yorug'lik tezligi $3 \cdot 10^{10}$ m/s.

Qisqa to'lqin uzunlikda ko'p energiya bo'lsa, uzun to'lqin uzunlikda aksincha bo'ladi. Masalan, 400 nm = 299,36 kJ bo'lsa, 700 nm to'lqin uzunlikga ega yorug'lik nurlari energiyasi 170,82 kJ atrofida bo'ladi.

Fotosintez jarayonida ko'proq to'lqin uzunligi 400–720 nm bo'lgan nurlar ishtirok etadi. Quyosh nurlari to'lqinlarining undan yuqorisi (720<) fotosintezda nisbatan juda kam ishtirok etadi.

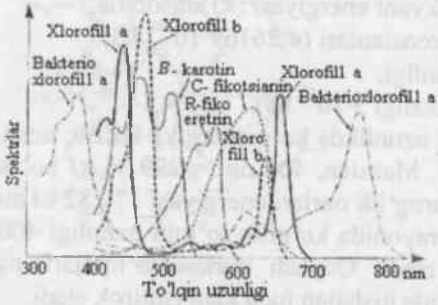
Xlorofill molekulasi yorug'lik energiyasini kvantlar yoki fotonlar holida yutadi. Buning natijasida xlorofilldagi elektronlar qo'zg'algan holatga o'tadi va pigment ham qo'zg'aladi. Bunda elektron asosiy darajadan (C^0) birinchi singlet darajaga (C^1) o'tadi va bu juda qisqa vaqt davom etadi (10^{-9} sek.). Shu qisqa vaqt ichida elektron energiyasi sarflanib, pigment avvalgi tinch holatiga ($C^1 \rightarrow C^0$) qaytadi va yangidan boshqa kvanti yutishi mumkin. Agar elektron to'lqin uzunligi qisqa ko'k binafsha nurlardan bir kvant yutsa yanada yuqoriroq singlet (C^2) darajasiga o'tadi ($C^0 \rightarrow C^2$). Elektronlar qisqa vaqt ichida (10–13 sek.) ikkinchi singlet darajadan birinchi singlet darajaga tushadi ($C^2 \rightarrow C^1$). Bu vaqtda kvant energiyasining bir qismi, issiqlikka aylanib sarf bo'ladi. Fotokimyoviy jarayonlarda, asosan, birinchi singlet (C^1) holatdagi elektronlar, ayrim hollarda esa triplet (T^1) holatdagi elektronlar ishtirok etadi.

Yuqoridagilardan kelib chiqiladiki, xlorofill molekulasi yutgan kvant energiya, asosan, fotosintetik reaksiyalarning sodir bo'lishi uchun sarf bo'ladi va molekuladan yorug'lik yoki issiqlik energiyasi holida ajraladi.

Yorug'lik energiyasining fotosintetik reaksiyalardagi samaradorligi yutilgan kvant hisobiga fotosintez jarayonida ajralib chiqqan O_2 yoki o'zlashtirilgan CO_2 miqdori bilan belgilanadi. Fotosintez jarayonida bir molekula CO_2 to'la o'zlashtirilishi uchun 502 kJ energiya sarflanadi.

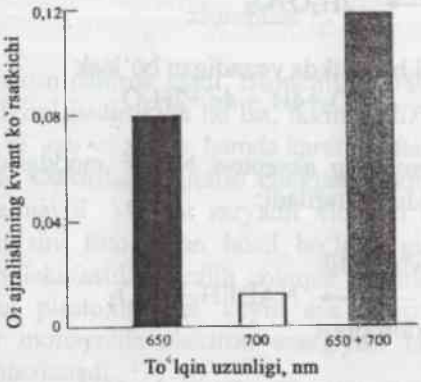
Demak, $CO_2+H_2O \longrightarrow [CH_2O]+O_2$ jarayonini to'la amalga oshishi uchun 700 nm nurning uch kvanti zarur. Chunki ushbu nurning har bir kvanti 171 kJ energiyaga ega. Yutilgan qizil nurlarning foydali ish koeffitsiyenti 40% atrofida ekanligi sababli haqiqatda esa bir molekula CO_2 o'zlashtirilishi uchun 8 kvant quyosh energiyasi zarur.

Shuni aytib o'tish zarurki, xlorofillar va karotinoidlarning xossalari bir xilda emas. Buni biz quyidagi rasmda ham ko'rishimiz mumkin (VI.3-rasm).



VI.3-rasm. Xlorofillar va karotinning organik eritmalarda hamda fikobiliproteidning suvli eritmadagi yutuvchi spektrlari.

R. Emerson (1957) xlorellada fotosintezni o'rganish bo'yicha o'tkazgan o'z tajribalarida 660–680 nm qizil nurlarning samaradorlik darajasi yuqoriligini isbotladi. Bundan kelib chiqadiki, nurlarning aralash spektrlari fotosintetik jarayonlar uchun anchagina samarador ekan. Masalan, 710 nm qizil nurdan 1000 kvant yutilganda 20 mol. O_2 ajralib chiqqan bo'lsa, 650 nm nurlar uchun esa ushbu ko'rsatkich 100 molekulani tashkil etgan. Biroq 710 va 650 nm nurlar bir vaqtning o'zida ta'sir etganda 160 mol O_2 ajralib chiqqan. Bu hol Emerson effekti nomini olgan (VI.4-rasm).



VI.4-rasm. Emerson effektining kuchayishi.

Birinchi bor xloroplastlarda ikkita fotosistema mavjudligi R.Emerson tomonidan isbotlangan. Keyichalik ushbu hol to'la isbotlandi, ya'ni 1-va 11-fotosistemalarning oqsillar kompleksi to'la o'rganildi. Ushbu oqsil komplekslarida kvantlarning yutilishi, elektronlarning tashiluvi, ATF sintezi va boshqalarning alohida-alohida ekanligi kuzatildi. Har bir fotosistema o'zining faol markaziga ega bo'lib, 1-fotosistema 700 nm to'lqin uzunlikdagi nurlarni yutuvchi pigmentlarni tutsa, 11-fotosistema 680 nm nurlarni yutishga moslashgan xlorofill «a» pigmentlarini tutadi. Fotosistema 1 va 11 yutilgan yorug'lik energiyasini markazga yetkazib beradi.

Suvning fotolizi. Fotosintez jarayonida fotokimyoviy reaksiyalardan biri, bu suv fotolizidir. Ushbu jarayonni 1937 yilda ingliz olimi Xill kashf etgan. Xill tomonidan barglardan ajratib olingan xloroplastlar ishtirokida, yorug'lik ta'sirida O_2 ajralib chiqishi kuzatilgan. Ushbu jarayonda vodorod akseptorining qatnashishi albatta lozim.

$$2H_2O+2A \xrightarrow[\text{xloroplast}]{\text{yorug'lik}} 2AH_2+O_2$$

Bu reaksiya xloroplastlarning faolligini ko'rsatadi.

Ushbu jarayon 11-fotosistemada kuzatiladi hamda uning markazida sodir bo'ladi. Bunda 4 kvant energiya yutiladi.

$$4H_2O \longrightarrow 4OH^- + 4H^+ + 4e^-$$
$$4OH^- \longrightarrow 2H_2O + O_2$$

Bu reaksiyalarni birgalikda yozadigan bo'lsak

$$4H_2O \longrightarrow O_2 + 4H^+ + 4e^- + 2H_2O$$

Bu yerda vodorodning akseptori NADF moddasidir va u maxsus fermentlar ishtirokida qaytariladi:

$$NADF+H_2O \xrightarrow[\text{xloroplast}]{\text{yorug'lik}} NADFH_2+1/2O_2$$

Fotosintetik fosforirlanish. Xloroplastlarda yorug'lik energiyasi hisobiga hamda ADF va anorganik fosfat ishtirokida ATF hosil bo'ladi.

$$nADF+nH_3PO_4 \xrightarrow[\text{xloroplast}]{\text{yorug'lik}} nATF$$

Fotosintetik fosforirlanish jarayoni D. Arnon tomonidan 1954-yilda kashf etilgan. Fotosintetik fosforirlanish ikki xil bo'ladi:

1. Halqali (siklik) fotosintetik fosforirlanish.
2. Halqasiz (nosiklik) fotosintetik fosforirlanish.

Xalqali fosforirlanishda yutilgan barcha yorug'lik energiyasi ATF sintezi uchun sarf bo'ladi:

$$2ADF + 2H_3PO_4 \xrightarrow[\text{xlorofil}]{\text{yorug'lik}} 2\ ATF + H_2O$$

Bunda nurni yutgan xlorofil qo'zg'aladi va yuqori energetik potensialga ega bo'lgan elektronni chiqaradi hamda o'zi musbat

zaryadlanib qoladi. Qisqa vaqt ichida (10–8 sek.) elektron, o'tkazuvchi tizim orqali ko'chirilib, avvalgi musbat zaryadlanib qolgan xlorofill molekulasiga qaytadi va tinch holatga o'tadi. Bu jarayon xloroplastlarda takrorlanib turadi. Har bir xlorofil molekulasi yutgan bir kvant energiya hisobiga 2 mol ATF sintezlanadi.

Halqasiz fosforirlanishda ATF sintezi bilan birga, suvning fotolizi ham kuzatiladi, ya'ni O_2 ajralib chiqadi va NADF qaytariladi.

$$2NADF+2ADF+2H_3RO_4+4H_2O \xrightarrow[\text{xloroplast}]{\text{yorug'lik}} O_2+2ATF+2NADFH_2+2H_2O$$

Bunda ikkita tizim ishtirok etadi. Birinchisida 680–700 nm nurlarni yutuvchi xl.»a» tizimi ishtirokida bo'lsa, ikkinchi tizimda 650–670 nm nurlarni yutuvchi xl. «a» va xl «b» hamda karatinoidlar ishtirok etadi.

Suv fotolizida, xlorofilldan ajralib chiqqan elektron, bu xlorofillga boshqa qaytib kelmaydi. Musbat zaryadli xlorofill o'z holiga kelishi uchun, elektronni suv fotolizidan hosil bo'lgan gidroksil guruhidan oladi. Xlorofill molekulasidan ajralib chiqqan elektron esa sitoxrom Q fermentiga, undan plastoxinonga, keyin esa sitoxrom v fermentiga o'tadi. Shu davr mobaynida elektron energiyasi hisobiga bir necha molekula ATF sintezlanadi.

Plastotsianindan chiqqan elektron 1-fotosistemaning markazidagi 700 nm nurlarni yutuvchi pigmentga qaytadi. Bu markazdagi xlorofill «a» elektroni plastotsianin va fermentlar orqali feredoksinga o'tkazadi. Bunda ham, bir molekula ATF sintezlanadi va $NADFH_2$ hosil bo'ladi. Bu jarayon o'ta murakkab bo'lsa ham, undagi plastoxinon, plastotsianin, sitoxromlar va feredoksinning xususiyatlari yaxshi o'rganilgan. Biroq elektronlar oqimi zonasida hali to'la o'rganilmagan moddalar ham uchraydi.

Umuman, halqali fosforirlanishda umumiy ATF moddasining 70–80%, xalqasiz fosforirlanishda 20% ATF hosil bo'ladi.

ATF sintezi hozirgi zamon nazariyasi. Shuni aytib utish lozimki, ADF moddasining elektronlar tashiluvi bilan bog'liq fosforirlanishi mexanizmi bo'yicha bir nechta nazariyalar mavjud. Shulardan biri ingliz biokimyogari P. Mitshelning (1961) kimyoosmotik nazariyasidir. Uning nazariyasiga asosa, elektron tashuvchi plastoxinon P_{680} tizimidan ikkita elektronni olganidan so'ng yana ikkita elektronni xloroplast stromalaridan biriktirib oladi va to'rtta elektronni membranalar orqali

xloroplastlar tilokoidlari ichiga olib o'tadi. Protonlar esa suvning fotooksidlanishi tufayli tilakoidlarning ichkarisida yig'iladi.

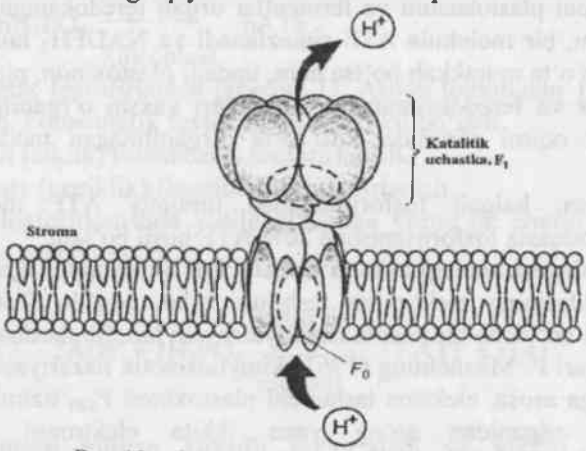
Protonlarning membranalarni turli tomonlaridagi miqdori har xil bo'lganligi sababli ularning kimyoviy potensialida farq yuz beradi. Bu esa o'z navbatida vodorod ionlarining *elektrokimyoviy membrana potensialining* ($\Delta\mu H^+$) yuzaga kelishiga olib keladi.

Elektrokimyoviy membrana potensiali ($\Delta\mu H^+$) ikki holatni o'z ishiga oladi. Ulardan birinchisi bu membranalarning har xil tomonlarida protonlarning turli miqdorlari tufayli vujudga keladigan *konsentratsion* potensial (ΔpH) bo'lsa, ikkinchisi membranalar yuzasida qarama-qarshi zaryadlarning hosil bo'lishi bilan bog'liq bo'lgan *elektirik* ($\Delta\psi$), ya'ni membrana potensialidir.

Elektronlarni tilakoidlardan xloroplast stromalariga *qayta tashiluvi* maxsus kanallar orqali konsentratsion (ΔpH) va elektrik ($\Delta\psi$) potensiallarning energiyasi hisobiga ro'y beradi.

ADF birikmasining fosforillanishi va undan ATF moddasining hosil bo'lishi mana shu elektronlarni qayta tashiluvi jarayoni bilan bog'liqdir.

ADF birikmasining fosforirlanishini va protonlarning membranalar bilan bog'liq qayta tashiluvini amalga oshiruvchi ferment bu tilakoid membranalarida joylashgan H^+ – ATF *sintetazadir* (VI.5-rasm). Ushbu ferment ikki qismdan, ya'ni xloroplastlar stromasi tomonidagi suvda eruvchi kattalik qism (F_1) va lipidlarning ikki qavatini uyib kirgan membrana qismidan (F_0) iborat. Membrana qism (F_0), bu protonlarning xloroplastlar stromasiga qaytishini ta'minlovchi *proton kanallaridir*.



VI.5-rasm. H^+ – ATF–sintetaza (Boyer, 1997).

Boyerning (1997) fikri bo'yicha ADF va ortofosfat H^+–ATF sintetaza fermentining katalitik qismiga (F_1) birikadi va elektrokimyoviy potensial gradiyenti bo'yicha proton kanallari (F_0) orqali harakatlanib fosfatning kislorodi bilan birikib suv hosil qiladi. Ortofosfatning kislorod yo'qotishi uni faollanishiga olib keladi va fosfat ADF bilan birikib ATF birikmasini hosil qiladi.

Shuni aytib o'tish lozimki, H^+–ATF sintetaza fermentining faolligi protonlar tashiluvi bilan bog'liq, ya'ni protonlar tashilib tursa ushbu ferment faol, agar tashilmasa ferment ham ishlamaydi. Protonlarning harakatlanishi ularning tilokoidlar orasidagi konsentratsiyasiga bog'liq, ya'ni ular faol harakatlanadi, qachonki tilakoidlararo oraliqlarda protonlarning miqdori katta bo'lsa.

Elektron-tashiluv zanjir orqali tashilgan ikki elektronga nisbatan tilakoidlarda to'rtta vodorod ionlari yig'iladi. Ushbu protonlarning xloroplast tilakoidlaridan xloroplast stromasiga qayta tashiluvida har uch proton hisobiga bitta ATF molekulasi sintezlanadi.

Shuni aytib o'tish lozimki, fotosintezning yorug'lik bosqichini o'rganish, xususan, yashil o'simliklarda yorug'lik tufayli suvning parchalanishi va vodorod ionlarining hosil bo'lishi planetamizda energiya muammosini yechishda ham o'z ifodasini topishi mumkin. Chunki ushbu jarayonni suniy sharoitda modellashtirish o'z navbatida suvdan vodorod olish va uni ekologik toza yoqilg'i sifatida foydalanish imkonini beradi.

VI.2. FOTOSINTEZDA KARBONAT ANGIDRIDNING O'ZLASHTIRILISH YO'LLARI

Bu bosqich–qorong'ulik reaksiyalaridan iboratdir. Unda yorug'lik bosqichida hosil bo'lgan ATF va $NADFH_2$ birikmalari CO_2 gazining o'zlashtirilishida ishtirok etadi. Bu jarayon ko'plab biokimyoviy jarayonlarni o'z ichiga oladi. Fotosintezning bir necha yo'llari isbotlangan.

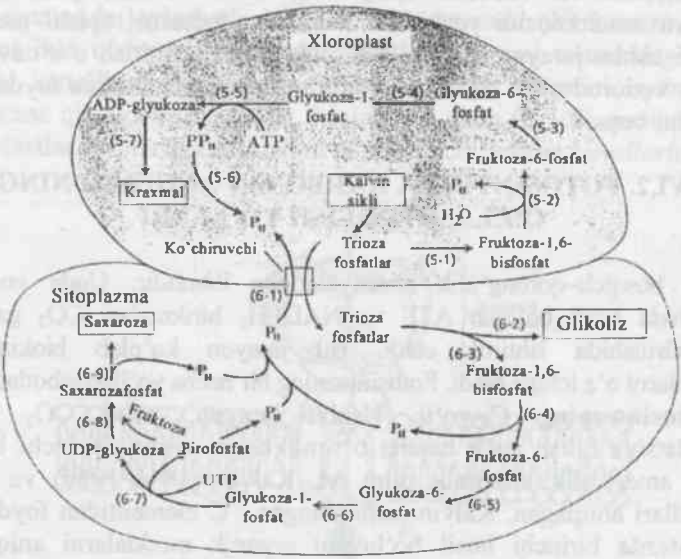
Fotosintezning C_3-yo'li. Ushbu jarayon, ya'ni CO_2 gazini assimilatsiya qilish yo'li barcha o'simliklarga xosdir. Birinchi bor bu yo'lni amerikalik bioximik olim M. Kalvin (1946–1956) va uning shogirdlari aniqlagan. Kalvin nishonlangan ^{14}C elementidan foydalanib fotosintezda birinchi hosil bo'luvchi organik moddalarni aniqlagan. Natijalarga ko'ra o'simliklar tomonidan yutilgan $^{14}CO_2$ gazining 87% 5 sekund ichida, uch uglerodli birikma, fosfoglitserat kislotasi tarkibiga kirishi aniqlangan.

Demak, karbonat angidrid o'zlashtirilganda birinchi sintezlanuvchi mahsulot fosfoglitserat kislota hosil bo'lar ekan. Shuning uchun ham ushbu jarayon Kalvin sikli nomi bilan mashhur bo'lib, ko'pchilik o'simliklarda sodir bo'ladi.

Ushbu masalani hal etishda avvalo fotosintezning birinchi mahsuloti nimadan iborat ekanligi va CO_2 akseptorini aniqlash muammosi maqsad qilib olingan.

Buning uchun bir hujayrali suv o'ti xlorella va nishonlangan $^{14}CO_2$ olingan. Suv o'tlari $^{14}CO_2$ mavjud muhitda o'stirilgan va turli vaqtlar davomida uning tarkibidan spirtda eruvchi moddalar ajratilib, ularda ^{14}C miqdori xromatografiya usulida o'rganilgan. Izlanishlar davomida tajriba boshlanganidan bir daqiqadan so'ng aniqlangan bir qancha birikmalar, xususan, uch va yetti uglerodli qandlar hamda qandli fosfatlar, organik kislotalar (olma, oksaloatsetat), alanin, aspartat kabi aminokislotalar tarkibida ^{14}C mavjudligi aniqlangan. Ekspozitsiya vaqti qisqa, ya'ni 0,1–2 soniya bo'lganda esa ^{14}C ko'proq uch uglerodli birikma fosfoglitserat kislotasining karboksil guruhi tarkibida uchragan.

(R)-O-CH_2-CHOH-^{14}COOH (3-FGK)



VI.6-rasm. Fotosintez jarayonida saxaroza va kraxmalning sintezi (Taiz, Zeiger, 1998).

Kraxmalni sintezlovchi fermentlar: *5–1–fruktoza–1,6–bisfosfataldolaza, 5–2–fruktoza–1,6–bisfosfatfosfotaza, 5–3–geksozofosfatizomeraza, 5–4–fosfoglukomutaza, 5–5–ADP–glukopirofosforilaza, 5–6–pirofosfotaza, 5–7–kraxmalsintaza.*

Saxarozani sintezlovhshi fermentlar: *6–1–fosfot/triozofosfat translokator, 6–2–triozofosfatizomeraza, 6–3–fruktoza–1,6–bisfosfotaldolaza, 6–4–fruktozo–1,6–bisfosfatfosfotaza, 6–5–geksozafosfatizomeraza, 6–6–fosfoglukomutaza, 6–7–UDP–glukozopirofosforilaza, 6–8–saxarozofosfatsintaza, 6–9–saxarozafosfatfosfotaza.*

Shunga ko'ra 3-fosfoglitserat kislotasi (3-FGK) fotosintezning birlamchi mahsuloti deb qaraladi.

Keyingi muammo, $^{14}CO_2$ moddasining akseptorini aniqlash uchun esa avvalo suv o'tlari yorug'likda va muhitdagi ushbu birikmaning miqdori 1% bo'lgan sharoitda o'stirilgan. So'ngra, uning miqdori keskin ravishda kamaytirilib 0,003% gacha tushirilib, $^{14}CO_2$ birikmasi akseptori ulushining ko'payishi kutilgan. Ikki o'lchamli xromatografiya usuli yordamida hujayralarga $^{14}CO_2$ etishmagan qisqa vaqt davomida pentozalarga taalluqli ribulozadifosfat miqdorining ortishi aniqlangan.

Suv o'tlarida o'tkazilgan tajribalar asosida taxmin qilingan gipoteza keyinchalik yuksak o'simliklar vakili ismaloq barglarining hujayrasiz ekstraktlarida sinab ko'rilgan.

Buning uchun ismaloq barglarining maydalab ekstraksiya qilingan hujayrasiz gomogenatiga fosfor bo'yicha (^{32}C) nishonlangan ribuloza–1,5–difosfat kiritilgan. Ushbu tajriba yorug'likda bajarilganda barg ekstrakti tarkibida radionishonlangan FGK topilgan. Shuni aytish lozimki, ushbu reaksiyani ribulozadifosfatkarboksilaza (karboksidismutaza) katalizlaydi va uning yuqori faolligi magniy ionlari ishtirokida muhit pH ko'rsatkichi 7,8–8,0 bo'lganda kuzatiladi. Hozirgi vaqtda, soddalashtirilgan holda, fotosintezning C_3 yo'li quyidagi bosqichlardan iborat deb qaraladi.

1. *Karboksillanish.* Ribuloza–5–fosfat ATF va fosforibulozakinaza ishtirokida fosforirlanadi va ribuloza–1,5–difosfatga aylanadi. So'ngra hosil bo'lgan ribuloza–1,5–difosfat ribulozodifosfat karboksilaza fermenti yordamida CO_2 birikmasini bog'laydi va keyinchalik 2 molekula fosfoglitserat kislotasiga parchalanuvchi oraliq mahsulot hosil qiladi.

2. *Qaytarilish.* Karboksillanish bosqichida hosil bo'lgan FGK ikki kichik bosqichda fosfoglitserataldegidga (FGA) aylanadi. Buning uchun, dastlab, 3–FGK, ATF hamda fosfoglitseratkinaza fermenti ishtirokida fosforirlanadi va 1,3–FGK hosil bo'ladi. So'ngra 1,3–FGK moddasidan qaytarilgan NADFH ishtirokida va digidrogenaza fermenti yordamida 3–FGA hosil bo'ladi.

3. *Tiklanish.* Ushbu bosqichda yuqorida ko'rsatib o'tilgan biokimyoviy jarayonlar, ya'ni karboksillanish va qaytarilish reaksiyalari tufayli 3 molekula CO_2 fiksatsiyalanadi va 6 molekula 3–FGA hosil bo'ladi. So'ngra hosil bo'lgan 3–FGA moddasining besh molekulasi ribuloza–5–fosfat hosil bo'lichida, qolgan bir molekulasi esa glukozaning sintezi uchun ishlatiladi.

Uch fosfoglitserinaldegid triozofosfatizomeraza fermenti ta'sirida izomerlanib fosfodioksiatsetonga aylanadi.

Fosfodioksiatseton aldolaza fermenti yordamida, mavjud 3–FGK bilan kondensirlanadi va fruktoza–1,6–fosfatga aylanadi.

Fruktoza–1,6–difosfatdan fermentativ yo'l bilan bitta fosfat guruhi ajraladi va fruktoza–6–fosfat hosil bo'ladi.

Fruktoza–6–fosfat transketolaza fermenti yordamida va uch fosfoglitserat kislotasi ishtirokida qand-fosfatlardan eritroza–4–fosfat hamda ksiluloza–5–fosfatga aylanadi.

Eritroza–4–fosfat aldolaza fermenti ishtirokida fosfodioksiatseton bilan birikadi va sedogeptuloza–1,7–difosfat hosil bo'ladi.

Sedogeptuloza–1,7–difosfat defosforirlanadi ya'ni transketolaza yordamida va 3–FGA ishtirokida 2 ta pentoza-ksiluloza–5–fosfat va ribozo–5–fosfat hosil bo'ladi.

Ikki molekula ksiluloza–5–fosfat ribulozafosfat epimeraza ishtirokida va bir molekula riboza–5–fosfat hamda ribozofosfatizomeraza ishtirokida 3 molekula ribulozo–5–fosfatga aylanadi.

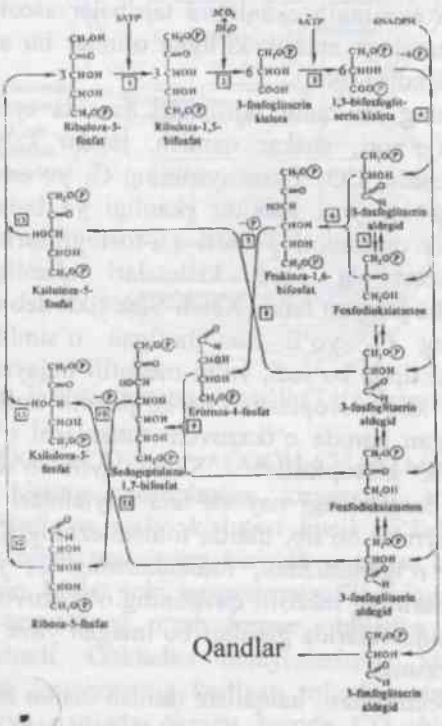
Ribulozo–5–fosfat ATF yordamida fosforirlanadi va ribulozo–1,5–fosfatga aylanadi va CO_2.moddasining yangidan assimilatsiyasi boshlanadi.

Aldolaza ishtirokida ikki molekula triozadan sintezlangan fruktozo–1,6–fosfat defosforlanib fruktozo–6–fosfatga aylanadi va undan qandlarning turli formalari: glukoza, saxaroza va kraxmal hosil bo'ladi.

Kalvin nazariyasiga ko'ra atmosfera havosidagi CO_2 gazini boshlang'ich o'zlashtirilishida akseptorlik vazifani ribuloza–1,5 difosfat bajarar ekan. Boshlang'ich organik modda, uch uglerodli birikma–3–

fosfoglitserat bo'lgani uchun, ushbu jarayon *fotosintezning C_3–yo'li* deb ataladi (VI.7-rasm).

Fotosintez davomida ushbu uch uglerodli birikma, 3–fosfoglitseratdan avvalo oddiy qandlar, keyinchalik esa murakkab uglevodlar sintezlanadi. Ushbu jarayon energiya yutilishi bilan boradigan jarayondir. Shuning uchun Kalvin siklining to'la o'tishi uchun 12 molekula $NADFH_2$ va 18 molekula ATF sarflanadi.



VI.7-rasm. Kalvin (fotosintezning C_3 yo'li) sikli.

Fermentlar: *1–ribuloza–5–fosfatkinaza, 2–ribuloza–1,5–bifosfatkarboksilaza/oksigenaza, 3–fosfoglitseratkinaza, 4–NADP–glitseraldegid–3–fosfatdegidrogenaza, 5–triozofosfatizomeraza, 6–aldolaza, 7–fruktoza–1,6–bifosfatfosfataza, 8–transketolaza, 9–aldolaza, 10–sedogeptuloza–1,7–bifosfatfosfataza, 11–transketolaza, 12–ribozo–5–fosfatizomeraza, 13–ribulozo–5–fosfatepimeraza.*

Fotosintezning C_4-yo'li. Fotosintezning ushbu yo'li avvalo, Yu.S. Karpov (1960) tomonidan kuzatilgan. So'ngra Yu.S. Karpov va I.A. Tarchevskiylar (1963) tomonidan ayrim o'simliklarda, masalan, makkajo'xori barglarida fotosintezning birlamchi mahsuloti to'rt uglerodli birikma-olma kislotasi sintez bo'lishini aniqlanganlar. Shuningdek, G.P.Gorchak va boshq. ham shakarqamish o'simligida CO_2 gazining fiksatsiyasining birlamchi mahsuloti ikkikarbon kislotalari bo'lgan olma va asparagin ekanligini tajribalar asosida tasdiqlashgan. Ammo ushbu masalaga aniqlik kiritgan olimlar bu avstraliyalik M.D. Xetch va K.R. Slekdir (1966).

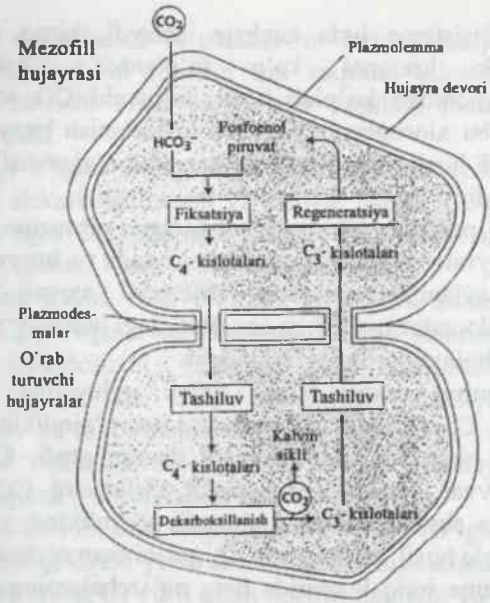
Ular o'zlarining bir qator tajribalari asosida ayrim o'simliklarda, xususan, makkajo'xori, shakar qamish, javdar kabi o'simliklardagi fotosintez jarayonida, CO_2 fiksatsiyasining C_3 yo'lidan tamomila farq qiladigan boshqa bir yo'l mavjud ekanligi va bunda fotosintezning birlamchi organik mahsuloti 3–FGK (3–fosfoglitserin kislotasi) emas, balki oksaloatsetat va olma kislotalari ekanligini ko'rsatdilar. Keyinchalik ushbu jarayon fanda Xetch-Slek sikli deb nom oldi.

Fotosintezning C_4 yo'li xos bo'lgan o'simliklar barglaridagi xloroplastlar ikki tipda bo'ladi, ya'ni mezofill hujayralaridagi odatdagi C_3 fotosinteziga xos xloroplastlar va ko'pchilik hollarda hujayralarda granlari bo'lmagan hamda o'tkazuvchi tutamlarni o'rab turgan, katta miqdordagi yirik xloroplastlar. Shuni aytib o'tish lozimki, C_3– o'simliklarning barglaridagi nay va tola boylamlari atrofida bir qator xloroplastli hujayralar bo'lib, ularda fotosintezning C_3 yo'li kuzatiladi. Yuqorida aytib o'tganimizdek, fotosintezning C_4 yo'li xos bo'lgan o'simliklar barglarining mezofil qavatining o'tkazuvchi nay tutamlarini o'rab turuvchi hujayralarida granlari bo'lmagan yirik xloroplastlar ko'p uchraydi (VI.8-rasm).

Binobarin elektronlarni halqalisiz tashish uchun zarur bo'lgan FS II juda kuchsiz ifodalangandir. Ammo ularda juda ko'p miqdorda kraxmal yig'iladi.

Atmosfera havosidan barg og'izchalari orqali diffuziyalanib mezofill hujayralarning sitoplazmasiga utgan CO_2 FEP-karboksilaza fermenti ishtirokida uning birlamchi akseptori bo'lgan fosfoenolpiruvat (FEP) bilan reaksiyaga kirishib *oksaloatsetatni* hosil qiladi.

Binobarin bu siklda CO_2 moddasining akseptori bo'lib *fosfoenolpiruvat* kislotasi xizmat qiladi.



VI.8-rasm. Fotosintezning C_4-yo'li (Taiz,Zeiger,1998).

CH_2=COP – COOH +CO_2 ⟶ COOH-CH_2-CO-COOH

Oksaloatsetat kislota xloroplastga kirgandan so'ng, NADFN ishtirokida qaytariladi va malat kislotasi hosil bo'ladi. Shuningdek, oksaloatsetat NH_3 bilan reaksiyaga kirishib aspartat aminokislotasini hosil qilishi mumkin. Malat yoki aspartat mezofill hujayralaridan chiqib o'tkazuvchi nay tutamlarini o'rab turgan obkladka hujayralarining xloroplastlariga kiradi. Obkladka hujayralarining xloroplastlaridagi malatdegidrogenaza fermentining faoliyati tufayli malat yoki aspartat dekarboksillanadi va natijada piruvat hamda CO_2 birikmalari hosil bo'ladi.

Umuman bu yerda to'rt uglerodli birikmalar Kalvin siklida ishtirok etadi va kraxmalga aylanadi. Shuning uchun ham ushbu xloroplastlarda kraxmal ko'p bo'ladi. Nay va tola hujayralarida malatning parchalanishidan hosil bo'lgan piruvat kislota yana mezofill hujayralariga o'tadi va fosfoenolpiruvatga aylanib, CO_2 uchun akseptorlik vazifasini bajaradi.

Fotosintezning C_4 jarayonida ishtirok etuvchi obkladka hujayralarning xloroplastlari yirik bo'lib, lamelyar tuzilishga ega. Ammo ularda granlari bo'lmaydi. Bu xloroplastlarda granlar bo'lmagan

uchun 11-fotosistema juda kuchsiz ishlaydi, biroq ularda yuqorida aytganimizdek kraxmal ko'p to'planadi. Chunki malatning dekarboksillanichidan ko'plab hosil bo'luvchi CO_2 qayta ishlatiladi. Shuningdek, bu xloroplastlardagi fotofosforlanish jarayoni tufayli ko'p miqdorda ATF hosil bo'ladi va CO_2 gazining o'zlashtirilishi Kalvin sikli bo'yicha ketadi.

Malatning parchalanishidan hosil bo'lgan pirouzum kislotasi (PUK) mezofill hujayralarining xloroplastiga qaytadi va bu yerda u birlamchi akseptorga aylanishi mumkin. Mezofill qavati hujayralarining xloroplastlar donador tuzilishga ega. Bargdagi umumiy xloroplastlarning 80% mezofil hujayralarda joylashgandir.

Fotosintezning ushbu tizimi orqali uglevodlar hosil -qiluvchi o'simliklarni C_4-o'simliklar deyiladi. Bu o'simliklarni og'izchalari yopiq bo'lsa ham, fotositez jarayoni davom etadi. Chunki obkladka hujayralari avval hosil bo'lgan malat kislotasini CO_2 birikmasining donori sifatida foydalanadilar. Ushbu C_4 o'simliklari, yorug'likda nafas olish jarayonida hosil bo'ladigan CO_2 gazini ham o'zlashtirishi mumkin. Yilning jazirama issiq kunlarida barg og'izchalarning yopilishi tufayli transpiratsiya jarayoni kamayadi. Bu esa C_3 o'simliklaridan farqli o'laroq barg og'izchalari yopiq bo'lgan holatda ham fotosintez jarayonining jadal borishiga yordam beradi.

Shuning uchun ham C_4 o'simliklari sho'r va qurg'oqchilikka chidamli yorug'sevar o'simliklar hisoblanadi. Shuningdek, C_4 o'simliklarining suvdan foydalanish samaradorligi (CO_2–H_2O), C_3 o'simliklariga nisbatan 2 baravar va undan yuqori bo'lishi mumkin. Masalan, transpiratsiya koeffitsiyenti ko'rsatgichi C_3 o'simliklari bo'lgan g'o'zada 570 g, sholida–680, bedada–840 bo'lsa, C_4 o'simliklari bo'lgan makkajo'xorida deyarli ikki baravar kam–370 g atrofida bo'ladi.

Fotosintezning CAM–yo'li. CAM atamasi inglizsha (srassulasean asid metabolism) so'zlarning bosh harflari yig'indisidir. Fotosintezning ushbu yo'li tabiatdagi o'ta qurg'oqchilik sharoitida o'sadigan o'simliklar uchun xosdir. O'ta qurg'oqchilik sharoitida o'suvchi ko'pchilik o'simliklarning barg og'izchalari odatda kunduzi yopiq bo'ladi va suvning bug'lanishi-transpiratsiya jarayonining jadalligi ham kam bo'ladi. Ammo ular kechasi ochiq bo'ladi va havodan CO_2 gazini yutadi.

Hujayralarga yutilgan CO_2 sitoplazmada mavjud bo'lgan FEP-karboksilaza fermenti yordamida FEP bilan birikib oksaloatsetatni hosil qiladi. Oksaloatsetat malatdegidrogenaza fermenti ta'sirida qaytarilib *olma* kislotasini hosil qiladi. Malat kislotasi ushbu o'simliklarning

hujayralarining vakuolasida to'planadi va buning natijasida hujayra shirasining nordonlashishi (asosan tun vaqtida) kuzatiladi. Kunduzi harorat yuqori bo'lishi bilan og'izchalar yopiladi malat vakuoladan sitoplazmaga o'tadi.

Sitoplazmaga o'tgan malat, malatdegidrogenaza (MDG) fermenti faoliyati tufayli dekarboksillanadi va piruvat hamda CO_2 birikmalarini hosil qiladi. So'ngra CO_2 xloroplastlarga o'tib Kalvin siklida ishtirok etadi va qand moddalari hosil bo'lishida qatnashadi.

Fotosintezning CAM yo'li o'zining ko'pchilik xususiyatlari bilan fotosintezning C_4 yo'liga o'xshab ketadi. Ammo fotosintezning CAM yo'lida CO_2 metabolizmi vaqt bo'yicha chegaralangan bo'lsa fotosintezning C_4 yo'lida CO_2 metabolizm reaksiyalari fazoviy chegaralangandir, ya'ni birinchisi mezofil hujayralari xloroplastlarida o'tsa, ikkinchisi obkladka hujayralarida o'tadi. Bunday fotosintezni kaktus, aloe va agava o'simliklarida kuzatish mumkin.

Shuni aytib o'tish lozimki, namgarchilik yetarli bo'lgan sharoitlarda ayrim-fotosintezning CAM yo'li xos bo'lgan o'simliklardagi fotosintez jarayoni, fotosintezning C_3 yo'li bilan borishi mumkin va o'z navbatida suv tanqisligida, ayrim C_3 –o'simliklaridagi fotosintez jarayoni CAM–metabolizmiga o'tishi mumkin. Umuman ushbu fotosintez jarayoniga xos hodisa, bu kechasi o'simliklar tomonidan yutilgan CO_2 birikmasini kunduzi fotosintez jarayonida ishlatilishidir.

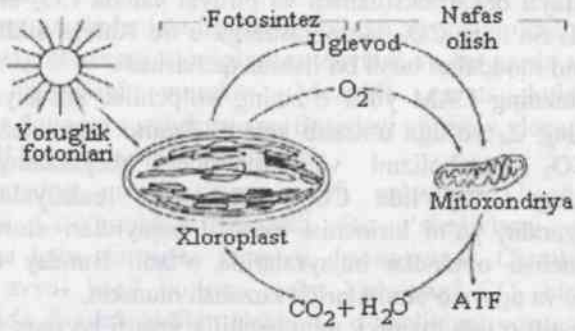
Fotosintezning CAM yo'li ko'proq qattiq qurg'oqchilik joylarida o'suvchi sukkulentlarning Crassula va Bryophyllum turkumi vakillariga xosdir.

VI.3. YORUG'LIKDA NAFAS OLISH VA GLIKOLAT KISLOTASI METABOLIZMI

O'simliklarning xloroplastli hujayralarida, fotosintezning C_3 va C_4 yo'lidan tashqari, yorug'lik ta'sirida kislorod yutilib, karbonat angidrid ajralishi bilan boradigan fotosintez jarayoni mavjud bo'lib, *bu – yorug'likda nafas olish* deyiladi. Bu jarayon mitoxondriyalarda boradigan yuqoridagi jarayonning «qorong'ulik» bosqichidan keskin farq qiladi. Bunda hujayraning uch organoidi: xloroplastlar, peroksisomalar va mitoxondriyalar bevosita ishtirok etadi. Yorug'likda nafas olish jarayon xloroplastlarda boshlanadi va fotosintezni birlamchi-oraliq mahsuloti *glikolat* ($HOOC-CH_2OH$) kislotasi sintezlanadi. Shuning uchun fotosintezning ushbu yo'li glikolat sikli deb ataladi.

Ayrim C_3 o'simliklarida fotosintezning samaradorligi juda kam bo'lishi tufayli yorug'likda nafas olish tufayli bo'ladigan fotosintez jarayoni umumiy fotosintez jarayonidan 50% atrofida bo'lishi mumkin.

Umuman olganda, tirik tizimlardagi energiya va moddalar almashinuvining umumiy sxemasi VI.9-rasmda ko'rsatib o'tilgan.



VI.9-rasm. Tirik tizimlardagi energiya va moddalar almashinuvining umumiy sxemasi (eukariot fotosintezlovchi hujayralar misolida).

Bunda xloroplastlardagi ribulozadifosfat (RDF) karboksilaza oksigenaza fermenti vazifasini bajarib ribulozodifosfatni parchalaydi. Hosil bo'lgan 2–fosfoglikolat kislotasi defosforlanib glikolat kislotaga aylanadi. Agarda atmosfera havosi tarkibida CO_2 ko'p bo'lib O_2 miqdori kam bo'lsa RDF–karboksilaza fermenti karboksillanish jarayonini kuchaytiradi. Demak, RDF–karboksilaza fermentining faolligi uning katalitik markaziga ta'sir qiluvchi CO_2 va O_2 birikmalarining o'zaro raqobatiga bog'liqdir. Bu yerda shuni aytib o'tish lozimki, yuqori harorat ham xuddi shunga o'xshash ta'sir qiladi.

Yorug'likda nafas olish jarayoni, ayrim C_3 o'simliklarda, odatda, o'simlik o'sayotgan muhitda CO_2 birikmasining miqdori kam, ammo O_2 birikmasining miqdori yuqori bo'lgan sharoitda samarador bo'ladi.

Glikolat xloroplastdan peroksisomaga o'tadi va tashqaridan kirgan O_2 bilan glioksilat kislotasini hosil qiladi.

Ushbu jarayonda hosil bo'luvchi oraliq mahsulot-vodorod peroksidi katalaza fermenti ta'sirida parchalanadi.

Glioksilat aminirlanish yo'li bilan *glitsinga* aylanadi.

$$\begin{array}{c} COOH \\ | \\ H_2C\text{-}NH_2 \end{array}$$

Bu yerda amin guruhining donori bo'lib glutamat kislotasi xizmat qiladi. Hosil bo'lgan glitsin mitoxondriyaga o'tadi va uning ikki molekulasidan serin aminokislatasi hosil bo'ladi va CO_2 ajralib chiqadi. Mana shu yerda halqa tutashadi, ya'ni hosil bo'lgan serin yana peroksisomaga o'tishi va u erda o'zining NH_2 guruhini piruvatga berishi mumkin. Natijada esa piruvatdan alanin aminokislotasi bo'lishi mumkin.

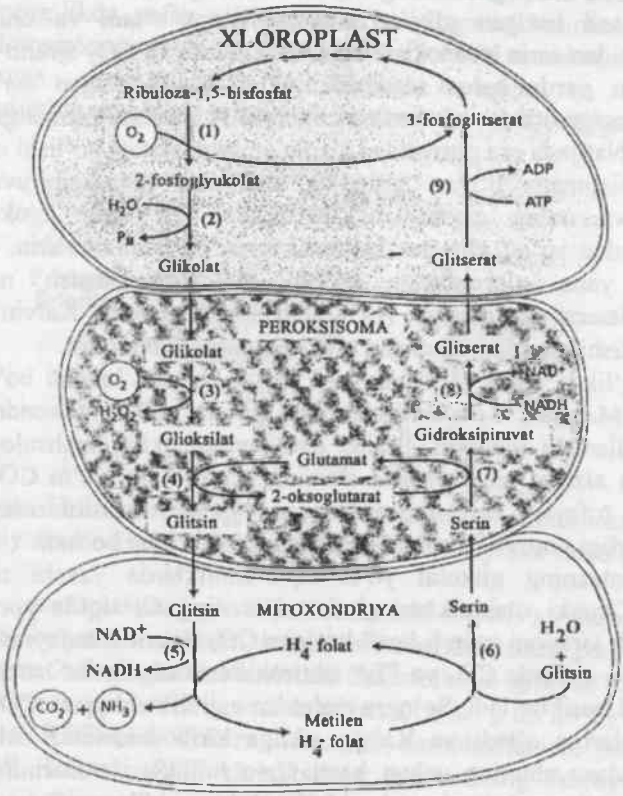
Peroksisomaga o'tgan serin va alanindan gidroksipiruvat hosil bo'lishi va uning qaytarilishi va boshqa bir qator biokimyoviy jarayonlardan so'ng glitserat kislotasi hosil bo'lishi mumkin. So'ngra glitserat yana xloroplastga o'tishi va fosforirlanish natijasida 3–fosfoglitserat kislotasiga (FGK) aylanishi hamda Kalvin siklida ishtirok etishi mumkin. Shunday qilib sikl tugashi mumkin.

Yorug'likda nafas olish jarayoni har doim ham halqali bo'lmasligi mumkin. Masalan, C_3 o'simliklarining glikolat sikli mitoxondriyalarda ham tugallanishi mumkin. Bunda jarayonning oxirgi mahsuloti bo'lib CO_2 serin xizmat qiladi. Mana shuning uchun ham, ya'ni CO_2 ajralib chiqishi tufayli netto-fotosintezning ya'ni fotosintezning toza samaradorligi yorug'likda nafas olish jarayonida kam bo'ladi.

Fotosintezning glikolat yo'li C_4–o'simliklarda yaxshi namoyon bo'ladi. Chunki o'simliklardagi fotosintezning C_4 tipida yorug'likda nafas olish jarayoni tufayli hosil bo'lgan CO_2 mezofill hujayrasida tutib qolinadi va u yerda CO_2 va FEP ishtirokida oksaloatsetat hamda malat kislotasini hosil bo'ladi. So'ngra malatdan «ajralib chiqqan» CO_2 obklad xloroplastlariga o'tadi va Kalvin sikliga kirib fotosintez uchun sarf bo'ladi. Mana shuning uchun ham, C_4–o'simliklari o'zlarining netto-fotosintezi bilan ya'ni toza mahsuldorligi bilan ajralib turadi.

Glikolat siklining o'simliklar fotosintezidagi muhim tomoni bu ushbu jarayonda hosil bo'ladigan glitsin va serin aminokislotalaridir. Chunki ushbu birikmalar tufayli hujayra energetikasida asosiy o'rinni tutuvchi $NADF^+$ qaytariladi hamda serin tufayli ATF sintezlanadi deb faraz qilinadi. Atmosferada CO_2 ko'p, ammo O_2 kam bo'lsa C_3 o'simliklari ham o'zlarini xuddi C_4 o'simliklari kabi tutishadi, ya'ni yorug'likda nafas olish jarayoni tufayli boradigan fotosintezning samaradorligi kam bo'ladi.

Yuqoridagilarni xotimalab shuni aytish mumkinki, o'simliklarning «yorug'likda nafas olish» atamasi nisbiy xarakterga ega. Chunki bu jarayonda ham boshqa aerob jarayonlaridagi kabi O_2 yutiladi va CO_2 ajralib chiqadi. Ammo funksional jihatidan ushbu jarayonning nafas olish jarayoniga to'g'ridan-to'g'ri aloqasi yo'q.



VI.10-rasm. Yorug'likda nafas olish va glikol kislotasi metabolizmi (Taiz, Zeiger, 1998).

Fermentlar: *ribulozo–1,5–bifosfatkarboksilaza/oksigenaza,2–fosfogli – kolatfosfotaza, 3–glikolatoksidaza, 4–glikosilat: glutamata'minotransferaza, 5–glitsindekarboksilaza, 6–seringidroksi metiltranferaza, 7–serinaminotransferaza, 8–gidroksipiruvatreduktaza, 9–glitseratkinaza.*

VI.4. FOTOSINTEZ JARAYONI BOSHQARILUVINING ENDOGEN MEXANIZMLARI

Fotosintez jarayonining boshqariluvi, fotokimyoviy membranalar, xloroplastlar, hujayralar, to'qimalar, organlar va yaxlit organizm

darajasida amalga oshiraladi. Ammo ulardan fotosintezga utishda xloroplastlardagi jarayonlar va mezofil hujayralardagi funksional o'zgarishlar hamda fotosintezda barg to'qimalarining o'zaro ta'siri alohida ahamiyatga egadir.

O'simlik bargi fotosintetik organ sifatida. Yashil o'simliklar barglarining asosiy ahamiyati bu fotosintez (havodan oziqlanish), transpiratsiya (suv bug'lanishini boshqaruvchi) va bir qancha organik birikmalar biosintezini, shu jumladan, fitogomonlar (auksin, gibberellin, abssiz kislotasi) sintezini amalga oshirishdan iboratdir.

Barglarning eng muhim to'qimasi bu fotosintez jarayoni amalga oshadigan mezofil to'qimalaridir. Bargni qoplab turuvchi epidermis to'qimalari barg og'izchalarini o'rab turuvchilari hujayralaridan tashqari xloroplastlarga ega emas. Epidermis barg to'qimalarini himoya qiladi hamda gazlar almashinuvi va transpiratsiyani boshqaradi.

Bargdagi juda keng tarqalgan tomirlar tutami tizimi barg to'qimalarini suv, mineral moddalar va ayrim organik birikmalar bilan ta'minlash uchun hamda bargda sintezlangan assimilatlarning o'simlikning boshqa qismlariga oqishi uchun xizmat qiladi.

Mezofil to'qimalari odatda ikki qismdan, ya'ni yuqorigi epidermis ostida joylashgan ustunchasimon to'qimalar hamda bargning pastki tomonida joylashgan labchasimon to'qimalardan iboratdir. Ustunchasimon mezofil to'qimalarida hujayralar bir yoki bir necha qator bo'lib barg yuzasiga nisbatan perpendikulyar joylashgandir. Mezofil to'qimalarining labchasimon xilidagi hujayralar ular orasidagi oraliqlar katta bo'lganligi sababli birmuncha siyrak joylashgandir. Ko'pchilik o'simliklar barglaridagi barg og'izchalari uning pastki tomonida joylashgandir hamda labchasimon parenximalar orasidagi katta hujayra oraliqlari gazlar almashinuvini ta'minlaydi.

Mezofil hujayra oraliqlari juda kuchli rivojlanganligi sababli u barg yuzasiga nisbatan bir necha baravar katta yuzaga ega.

Mezofil to'qimalarining ustunchasimon to'qimalari hujayralari quyoshga qaraganligi sababli o'ta ko'p miqdorda xloroplastlar tutadi va CO_2 gazining barglarga assimilatsiyasida asosiy vazifani o'taydi. Shuni aytib utish lozimki barg mezofil to'qimalaridagi hujayralarning miqdori ko'p jihatdan yorug'lik kuchiga bog'liq.

Yorug'lik ko'p joyda o'sgan barglar mezofil to'qimalari odatda anchagina rivojlangan ustunchasimon to'qimalarga ega. Qurg'oqchilik joylarida o'suvchi kserofit o'simliklar barglarida ustunchasimon

to'qimalar bargning ikkala tomonini ham egallagan bo'lib labchasimon to'qimalar kuchli darajada redutsirlangan yoki umuman bo'lmaydi.

Fotosintez jarayoni tiriklik dunyosining asosi bo'lganligi va ushbu jarayon faqatgina barglarda borganligi sababli biz qo'yida yashil barg to'qimalarida qorong'ulikdan yorug'likka o'tish davrida bo'ladigan ayrim jarayonlarni ko'rib o'tamiz.

Fotosintezga o'tishda xloroplastlardagi jarayonlar. O'simlik barglaridagi xloroplastlarning hajmi yorug'lik ta'sirida bir-necha daqiqadan so'ngroq kichrayib yassi ko'rinishga o'tadi. Shuning bilan birgalikda xloroplastlarning tilakoidlari va granlari siljib zichlana boshlaydi.

Xloroplastlarning bunday holatga o'tishi elektronlar tashuvchi zanjirning samarador ishlashiga va uning ATF hosil qilishi jarayonlari uchun zarurdir. Qorong'ida protonlar uchun transporti tilakoidlar ichidagi muhitning kuchsiz kislotali pH 5,0–5,5 bo'lishiga olib kelsa, xloroplastlarni stromasini pH 7,0 yorug'likda esa, pH 8,0 gacha ko'tariladi. H+ ionlari tilakoidga kirganda, ulardan Mg^{2+} ionlarining stromaga kirishi kuzatiladi.

Ajratib olingan xloroplastlarda pH 7,2 gacha CO_2 o'zlashtirilishi maksimal qiymatga ega bo'lgan. Bunga asosiy sabab CO_2 ning o'zlashtirilichidagi fermentativ reaksiyalarning kuchsiz ishqoriy muhitda o'z faolligini namoyon qilishidir.

Muhitda NADFH, ATF, Mg^{2+} ko'payib borishi to'g'ridan-to'g'ri stromada CO_2 o'zlashtirilishining fotosintetik reaksiyalariga ijobiy ta'sir qiladi. Kalvin siklining markazida turuvchi mahsulotlardan 3 FGK, asosiy zaxira uglevodlardan kraxmalning sinteziga ijobiy ta'sir etadi. Stromada O_2 miqdorining oshishi esa, CO_2 o'zlashitirilishini pasaytirgan, bunga asosiy sabab, yorug'likda nafas olishning kuchayishi deb qaraladi.

Mezofil hujayralaridagi funksional o'zgarishlar. Deyarli ko'pgina o'simliklarning xloroplastlari yorug'likning intensivligi va yo'nalishiga qarab joyni o'zgartirishi mumkin. Kuchli yorug'lik ta'sirida xloroplastlar parenxima hujayralarining yonidagi devorlari atrofida yig'iladi. Taxminlarga ko'ra xloroplastlarning bunday harakati qisqaruvchi oqsillar tomonidan amalga oshiriladi. Bargning yoritilgan joylari vaqtincha musbat zaryadlanadi. Bunday hodisani mezofil hujayralarining membrana potensialining giperpolarizatsiyasi bilan tuchuntiriladi.

Xloroplastlarda hosil bo'luvchi ATF, NADF va fotosintez mahsulotlari hujayraga kuchli ta'sir etib, undagi moddalar almashinuvini belgilaydi.

Yorug'likda xloroplastlarda ATF-ADF nisbati keskin oshadi. Xloropalst qobig'i ATFni juda kam o'tkazadi, shuning uchun ATFning yuqori energetik fosfat bog'i sitoplazmaga o'tkazish, FGK va FDOA o'rtasidagi qaytarilish-oksidlanish reaksiyasi orqali amalga oshiriladi. Bir vaqtning o'zida bu qaytarilgan ekvivalentlarning (NADH) ham tashilishiga olib keladi.

Hujayra sitoplazmasida ATF va NADFH ko'payishi, energiya talab qiluvchi yog' kislotalarining sintezi, nitrat va sulfatlarning qaytarilishi kabi jarayonlarning yorug'likda faollanishiga olib keladi.

Fotosintez boshlanishidan 1 sekund o'tar-o'tmas, sitoplazmada assimilatlarning paydo bo'lishini ko'rish mumkin. Dastlab sitoplazmada assimilatlardan fosfotriozalar–FGK va FDA, ulardan keyin fruktozo–1,6–fosfat paydo bo'ladi. Ajratib olingan xloroplastlarda aniqlanganki, uning membranasi saxarozani deyarli o'tkazmaydi. Bundan xulosa qilish mumkinki, hujayrada saxaroza xloroplastlarda emas, balki sitoplazmada sintezlanadi. Haqiqatda saxarozaning sintezida ishtirok etuvchi fermentlar-saxarozofosfatsintetaza va UDF–glukozo-pirofosforilaza, asosan, sitoplazmada uchraydi. Xloroplastlardan birlamchi fotosintez mahsulotlari quyidagi ko'rinishda–FGK, FGA va FDOA sitoplazmaga chiqadi va keyingi bir qator reaksiyalardan so'ng geksozofosfat va saxarozalarga aylanadi.

Xloroplastlarning o'zida ham shunday jarayonlar sodir bo'lib, kraxmalni zaxira bo'lib to'planishiga olib kelishi mumkin. Xloroplastlardan chiquvchi assimilatlar fotosintezlovshi hujayralarning o'zida 2 xil yo'l bilan ishlatiladi:

1) oksidlanish-qaytarilish jarayonlarida;

2) hujayraning o'sish jarayonida massasining oshishi va zaxira hamda ikkilamchi moddalarning yig'ilishida.

Assimilatlarning ko'p qismi fotosintezlovchi barg hujayralaridan boshqa organ va to'qimalarga tashiladi.

Fotosintezda barg to'qimalarining o'zaro ta'siri. Yorug'lik barg og'izchalarining ishini boshqaruvchi omillardan biridir. Yorug'lik ta'sirida ko'pgina o'simliklarda og'izchalar ochiladi, qorong'ida yopiladi. Faqat semizdoshlar oilasiga mansub o'simliklarda og'izcha kechasi ochiq, kunduzi yopiq bo'ladi. Yorug'lik ta'sirida og'ichalarning tutashuvchi hujayralardagi fotosintetik apparatni ishi bilan bog'liq.

Yorug'likda tutashuvchi hujayralarda H+–nasos mexanizmi ishga tushadi, bunda K^+ning yutilishi va olma kislotaning sintezi oshadi, bu esa hujayra ichidagi osmotik bosimning oshishiga olib keladi va og'izcha ochiladi. Natijada transpiratsiya kuchayadi, suvning ildizdan bargga harakatlanishi tezlashadi, natijada mezofil hujayralarining funksional faolligi oshadi.

Boshqa organ va to'qimalarning assimilatlar bilan ta'minlanishida, o'tkazuvchi nay tutamlarining faolligi ortadi. Assimilatlar o'tkazuvchi nay tutamlariga, asosan, 2 xil yo'l bilan tashiladi: simplast va apoplast bo'yicha. Barg parenxima hujayralari assimilatlarni oson chiqaradi, lekin ularni yutilishi juda past bo'ladi. Floema-hujayralarining uchlari aksincha tashqi eritmadan qand va aminokislotalarni oson va tez yutadi. Bargning parenxima hujayralaridan hujayra devoriga kelgan saxaroza invertaza ta'sirida fruktoza va glukozaga parchalanadi, ular o'tkazuvchi nay tutamlarida yana saxarozaga aylanadi. Bargda flozma uchlari kollektorlik vazifani bajaradi, konsentratsiyalar gradiyentga qarshi, assimilatlarni akkumulyatsiya qiladi. Barg to'qimalari assimilatlar bilan to'lganda fotosintez intensivligi pasayadi.

Xloroplastlarda kraxmalning ortiqcha to'planishi xloroplast strukturasining buzilishiga olib kelishi mumkin, natijada fotosintez intensivligi pasayadi. Ushbu holatni quyidagicha tushuntirish mumkin:

– tilakoidlarga mexanik ta'sir qiladi;
– xloroplastlarda yorug'lik rejimi yomonlashadi;
– fermentlar kraxmal donachalariga sorbsiyalanadi;
– Mg^{2+} ionlari ko'p sorbsiyalanadi;
– CO_2 diffuziyasi yomonlashadi.

Ko'pgina o'simliklarning barglari yorug'likka qarab sekin buriladi, bu esa ularning yorug'lik bilan normal ta'minlanishini sekinlashtiradi.

Butun o'simlikda fotosintez jarayonining boshqariluvi.

Butun o'similkdagi fotosintetik funksiyaning amalga oshishi xloroplast va hujayralarning genetik va biokimyoviy avtonomligi bilan belgilanadi. Ikkinchi tomondan esa fotosintez integratsiyasining murakkab tizimi va kooperativ aloqalar bilan belgilanadi. O'simlik organizmida doimo ozuqa moddalarni o'ziga tortib turuvchi zonalar mavjud. Bu zonalarda tuzilmalarni yangidan hosil bo'lishi va o'sishi sodir bo'ladi, yoki zaxira moddalarning sintezi kuchayadi. Ikki holatda ham bu zonalar fotosintezga bo'lgan talabni belgilaydi. Assimilatlarning donori (fotosintez) va akseptorlari (o'sish jarayoni va moddalarni zaxiraga yig'ish) bir-biriga bog'langan tizimdan iborat.

Determinatsiyada asosiy rol epigenetik jarayonlarga bog'liq (yangi organlarning paydo bo'lishi va rivojlanishi). Yosh so'talarni makkajo'xoridan, mevani pomidordan, baqlajondan olib tashlansa, barglarning fotosintetik intensivligi pasayadi. O'simlikdan barglarning bir qismi olib tashlanganda oziqa moddalarni tortib turuvchi zona saqlangan holda barglarda fotosintez intensivligining oshishi kuzatiladi. Bu munosabatlarning mexanizmi fotosintezning metobolik repressiya hodisasiga asoslangan.

Ushbu jarayonlarda fitogormonlarning roli katta ahamiyatga ega. Ma'lumki, fitogormonlar o'simlikning turli qismlarida hosil bo'ladi va fotosintez jarayonlariga xloroplast darajasida va distatsion ta'sir etish mumkin. Distatsion ta'sir, fitogormonlarning o'sish va rivojlanish jarayonlariga (epigenez), assimilatlarning tashilishiga, moddalarning zaxiraga yig'ilishiga regulatsiyalovshi ta'siri natijasida amalga oshadi. Ikkinchi tomondan fitogormonlar xloroplastlarning funksional aktivligiga membranalarning holati, fermentlar aktivligi, transmembrana potensial generatsiyasini o'zgartirish orqali bevosita ta'sir qiladi.

Fitogormonlar pigmentlar biosinteziga ham ta'sir etishi ko'rsatilgan, ayniqsa sitokininning roli muhimdir. U barg va barg strukturasining shakllanishida ishtirok etadi, buning uchun sitokinin ildizdan bargga ksilema naychalari orqali yetib keladi. Bunday sistema butun organizmda funksional aktivlikni ta'minlab, barcha organlarning o'zaro bog'liqligini yaratadi.

VI.5. FOTOSINTEZ EKOLOGIYASI

Fotosintez ekologiyasi deganda uning mahsuldorligiga tashqi muhit omillarining (yorug'lik miqdori va uning sifati, CO_2 miqdori, harorat, barglarning suv rejimi, mineral oziqlanish va boshq.) ta'siri tushuniladi. Fotosintez mahsuldorligi esa 1 m^2 barg yuzasi hisobiga 1 soat davomida o'zlashtirilgan CO_2, yoki hosil bo'lgan organik modda miqdori bilan o'lchanadi.

Fotosintezning sof mahsuldorligi deyilganda esa o'simlik quruq massasining uning barglari yuzasi hisobiga, bir kecha-kunduz davomidagi miqdorining ortishi tushuniladi. Ko'pchilik hollarda ushbu ko'rsatkich 5–12 gr/m^2 atrofida bo'ladi.

Yorug'lik va uning sifatining ta'siri. Yorug'lik fotosintez jarayonini asosiy harakatga keltiruvchi kuchdir. O'simliklar barglari tomonidan o'rtacha yorug'lik nurlarining fotosintetik faol (400–700

nm), qismining 80–85% va infraqizil nurlarning 25%, ya'ni ja'mi quyosh nurlari umumiy radiatsiyasining 55% yutiladi. Ammo barglar tomonidan yutilgan quyosh nurlarining faqatgina 1,5–2% fotosintez jarayoni uchun sarf bo'ladi. Qolgan energiya transpiratsiya jarayoni uchun sarflanadi va issiqlik holida tarqaladi. Fotosintez kuchsiz yorug'likda ham kuzatiladi. Masalan, lampachiroq yorug'ligida ham fotosintez jarayoni ro'y berishi mumkin. Ammo fotosintez jarayonining jadalligi turli o'simliklar uchun har xildir. Masalan, yorug'sevar o'simliklar uchun ushbu ko'rsatkich 10000–40000 lyuks (lk) bo'lsa, soyaga chidamli o'simliklar uchun esa 10 baravar kam–1000 lk.

Barglardagi fotosintez mahsuldorligining eng yuqori miqdori (100%) quyosh yorug'ligining yarmi miqdori darajasida ro'y beradi.

Yorug'lik miqdori ma'lum bir o'simlik uchun haddan tashqari ko'p bo'lsa, ular barglaridagi xlorofill va xloroplastlarning buzilishi ro'y beradi va mahsuldorlik anchagina pasayadi.

Fotosintezning mahsuldorligi o'simliklarning turlariga ham bog'liqdir. Masalan, soyada o'suvchi marshansiya moxida maksimum fotosintez 1000 lk kuzatilsa, ayrim yorug'likni sevuvchi daraxtlarda 10–40 ming lk va undan ham yuqori bo'lishi mumkin. Bizning mintaqamizda joylashgan Tyan-Shan va Pomir tog'lari quyosh nurlari eng ko'p tushuvchi joylar hisoblanadi (180 ming lk) va ularning yuqori cho'qqilarida o'suvchi o'simliklarda maksimal fotosintez 60 ming lk darajasida ro'y beradi.

Agar biz C_3 va C_4 o'simliklari fotosintezini bir-biriga solishtiradigan bo'lsak, unda C_4 o'simliklarida fotosintezning yuqori ko'rsatkichi kuchliroq quyosh nurlarida borishini ko'rishimiz mumkin.

Fotosintezda sarf bo'lgan CO_2 miqdorining nafas olishda ajralib chiqqan CO_2 miqdoriga teng bo'lgan yorug'lik darajasi yorug'likning kompensatsion nuqtasi deyiladi. Ushbu ko'rsatkich 20°C haroratda va havoda 0,03% CO_2 mavjud bo'lganda o'lchanadi. O'simliklarning muqobil o'sishi va rivojlanishi uchun, yorug'lik miqdori kompensatsion nuqtadagiga nisbatan birmuncha yuqori bo'lishi lozim. Shuni aytib o'tish lozimki, yorug'likning kompensatsion nuqtasi faqatgina soyaga chidamli (quyosh to'la yorug'ligidan 1%) yoki quyoshni sevuvshi (3–5% yorug'lik) o'simliklarda, balki ayni o'simlikning novdalari yaruslari barglari bo'yicha ham farqlanishi mumkin hamda havodagi CO_2 miqdoriga bog'liqdir.

Fotosintez jadalligiga harorat ham katta ta'sir qiladi. Masalan, havo harorati 12°C bo'lganda nurlarning ta'siri samaradorligi juda kam

bo'ladi. Shuni aytib o'tish lozimki, C_3 o'simliklarida maksimum fotosintez harorat 25–35°C bo'lganda ro'y beradi. Agarda harorat bilan birgalikda CO_2 miqdori ham oshira borilsa fotosintezning mahsuldorligi ortadi.

Fotosintez uchun nurlarning spektral tarkibi ham katta ahamiyatga ega. Masalan, qizil nurlar ta'sirida fotosintez jarayoni o'ta jadallashadi. Chunki bir kvant qizil nur energiyasi 42 kkal/mol.ga teng. Yutilgan qizil nurlar keyinchalik fotosintez uchun to'la foydalanilishi mumkin. Ko'k nurlarning bir kvantida 70 kkal/mol energiya mavjud. Ushbu nurlarni yutib xlorofill qo'zg'aladi. Ammo ushbu nurlar energiyasi fotokimyoviy reaksiyalarda foydalangunicha energiyaning bir qismi issiqlik energiyasiga aylanadi va tarqalib ketadi. Shuning uchun ko'k nurlarning samaradorligi past bo'ladi.

Fotosintez mahsuldorligiga qizil va ko'k nurlarning samaradorligini solishtirganda boshqa bir qancha hollarni ham hisobga olish zarur.

$$E^1_o = +0{,}8V$$

Birinchidan, qizil nurlarning 1 kvant energiyasi oksidlanish-qaytarilish potensialining $E^1_o = +0{,}8V$ miqdordan $E^1_o = -0{,}8$ o'tgandagi energiyasiga ekvivalentdir. Shuni ham aytib utish lozimki, infraqizil nurlarning 1 kvant energiyasi suvning yorug'lik oksidlanishi uchun yetarlidir.

Ikkinchidan, qizil nurlar doimo quyosh nurlarining to'g'ri tushish holatida ko'p bo'ladi. Masalan, quyosh o'simlikga nisbatan 90°, burchakda joylashsa, uning nurlarining 1/4 qismini qizil nurlar tashkil qiladi. Agarda quyosh 5° burchakda joylashsa, uning nurlarining 2/3 qismini qizil nurlar tashkil qiladi.

O'simliklarni qizil va ko'k nurlarda ularning kvant energiyasini moslab o'stirgan holatda fotosintez mahsulotlarining tarkibi ham turlicha bo'ladi. Agarda, o'simlikga qizil nurlarning to'la ko'rsatkichidan 20% miqdorida ko'k nurlar berilsa fotosintezning jadalligi oshib uning samaradorligi ham yuqori bo'ladi. Ehtimol, bu hol fotosintezning fotokimyoviy bosqichi ko'k nurlar tomonidan boshqarilishi bilan bog'liqligidan dalolat berishi mumkin

Havodagi CO_2 miqdorining ta'siri. Ma'lumki, fotosintez jarayoni uchun CO_2 eng zarur substratdir. CO_2 gazining atmosfera havosidagi miqdori nisbatan anchagina kam ~0,03% atrofida. Bir gektar maydon hisobiga 100 m balandlikgacha bo'lgan hajmda CO_2 miqdori 550 kg atrofida. Shundan o'simliklar tomonidan bir sutka mobaynida 120 kg CO_2 o'zlashtiriladi xolos. Fotosintez jarayoni atmosferada 0,008% CO_2

mavjud bo'lganda boshlanadi va uning miqdori oshib borishi bilan jadallashib 0,3% ko'rsatgichda eng yuqori darajaga yetadi. CO_2 gazining havodagi mavjud 0,03% miqdorida fotosintez mahsuldorligi uning maksimal (0,3% CO_2) ko'rsatkichidan yarmini tashkil qiladi. Bu hol o'z navbatida o'simliklardagi fotosintez jarayoni atmosfera havosida nisbatan katta bo'lganda yuzaga kelganligidan dalolat beradi.

Shuning uchun ham issiqxonalarda o'stirilayotgan o'simliklarni qo'shimcha ravishda CO_2 bilan oziqlantirish hisobiga hosildorligini oshirish mumkin. Bu esa o'simliklarni go'ng bilan oziqlantirish yo'li bilan ham oshadi. Ammo bu hol faqatgina C_3 o'simliklarga xos bo'lib C_4-o'simliklarga deyarli ta'sir etmaydi. Chunki, avval aytib o'tganimizdek, C_4 o'simliklarida yig'ishning o'ziga xos mexanizmi mavjud.

O'simliklar tomonidan atmosferadan CO_2 assimilatsiya qilinishi uning xloroplastlarga yutilishi bilan bog'liq. Bu esa o'z navbatida CO_2 avvalo barg og'izchalariga, undan hujayra oraliqlariga, so'ngra esa mezofill hujayralari sitoplazmasiga utishi bilan bog'liq. Shuni aytib utish kerakki, og'izchalar ochiq holatida ham bargning 1–2% maydonini tashkil qiladi xolos.

Barg yuzasining qolgan qismi gazlarni yomon o'tkazuvchi kutikulalar bilan qoplangan. Ammo shunday sharoitda ham bir birlik vaqt davomida og'izchalar orqali CO_2 gazining hujayra oraliqlariga kirishi xuddi bargning butun qismi og'izchalardan iborat bo'lgan kabi bo'ladi, ya'ni ushbu birikmaning o'simliklar tomonidan yutilishiga kutikulalarning ta'siri deyarli yo'q. Bu hol Stefan qonuni bilan ifodalanadi, ya'ni kichik teshikchalardagi gazlarning harakati ushbu kanalchalarning aylanasiga bog'liq bo'lib ularning umumiy maydoniga bog'liq emas. Barg og'izchalarining ochilib yopilishiga esa CO_2, to'qimalarning suvga to'yinganligi, yorug'lik, fitogormonlar ta'sir qilishi mumkin. Shuningdek, o'simliklarni $(NH_4)2CO_3$ bilan oziqlantirish hisobiga ham fotosintez mahsuldorligini oshirish mumkin.

Haroratning ta'siri. Fotosintezning birlamchi fotofizik jarayonlari (energiyaning yutilishi va kuchirilishi, qo'zg'algan holga o'tishi) haroratga bog'liq emas. Ammo haroratga nisbatan fotosintetik fosforirlanish jarayoni o'ta sezgir hisoblanadi. Fotosintez jarayonidagi fermentativ reaksiyalar tezligi harorat har 10^oC oshganda 2–3 baravar ortadi (Q = 2–3).

Umumiy fotosintez jarayoniga haroratning ta'sirini uch qismga bo'lib qarash mumkin, ya'ni minimal, optimal va maksimal. Ammo Yer

sharining turli qutblaridagi o'simliklar uchun ushbu ko'rsatkichlar turlicha bo'ladi. Masalan, shimoliy kenglik o'simliklarida fotosintez jarayonining borishi uchun eng past harorat –15°C bo'lsa tropik o'simliklarda nisbatan past haroratlar chegarasida, ya'ni 4–8°C atrofida bo'ladi.

Mo'tadil iqlim sharoitlarida o'suvchi o'simliklarda fotosintez uchun optimal harorat 20-25°C hisoblanib, haroratning bundan keyingi oshishi (40°C) fotosintez jarayonini ingibirlaydi va hatto o'simliklarning halokatiga (45°C) ham sababchi bo'lishi mumkin. Ammo ayrim cho'l o'simliklari 58°C haroratda ham fotosintez jarayonini amalga oshirishi mumkin. Ayrim o'simliklar fotosintezi uchun harorat chegarasini ularni chiniqtirish va moslashtirish orqali yoki bu darajada surish mumkin. Shuni aytib utish lozimki, haroratga nisbatan fotosintezning karboksillanish, fruktoza–6–fosfatni saxaroza va kraxmalga aylanishi hamda qandlarning barglardan o'simlikning boshqa organlariga oqishi jarayonlari nisbatan sezgir hisoblanadi.

Suvning mohiyati. Ma'lumki, suv fotosintezda bevosita ishtirok etuvchi asosiy moddalardan biridir, ya'ni substrat sifatida oksidlanadi va O_2 manbayi bo'lib hisoblanadi. Fotosintezga suvning boshqa bir ta'siri shundaki, barglarning suvlilik darajasi barg og'izchalarining ochilib yopilishiga va shu yo'l bilan o'simlikga CO_2 yutilishiga bevosita ta'sir qiladi. Biz bilamizki, fotosintez jarayonining asosiy ishtirokchilaridan biri bu CO_2 birikmasidir. O'simlikni suv bilan muqobil ta'minlanishi, barg og'izchalarining holati va faoliyatini belgilaydi. Chunki bargning ortiqcha suvliligi ham fotosintez jarayoniga ingibirlovshi ta'sir ko'rsatadi. Shuningdek, haddan tashqari qurg'oqchilik ham hujayralarda ko'plab ABK gormonining ishlab chiqarilishi tufayli barg og'izchalarining yopilishiga olib keladi. Barcha biokimyoviy va fiziologik jarayonlarning jadalligi hujayralarning suv bilan ta'minlanishiga bevosita bog'liqdir. Suv yetishmasligi elektronlarning halqali va halqasiz tashilishiga hamda fosforirlanishga salbiy ta'sir etib ATF/NADFH nisbatining buzilishiga olib keladi. Chunki ushbu holda ATF birikmasi sintezining ingibirlanishi ro'y beradi. Fotosintezning maksimal miqdori barglarda qisman suv yetishmaganda (suvga to'la to'yingan darajadan 5–20% atrofida) barg og'izchalari ochiq bo'lgan holatda ro'y beradi.

Ildizning oziqlanishi, mineral elementlarning o'rni. Ildiz tuproqdan juda ko'p ozuqa elementlarini o'zlashtiradi. Bu elementlar hujayra va uning organoidlari va tashkil qiluvchilarni tarkibiga kiradi.

O'simliklardagi ikki tomonlama oziqlanish jarayonlari-ildizlari orqali tuproqdan va barglari orqali havodan oziqlanishi bir-biriga uzviy bog'liqdir. Shuningdek, fotosintetik apparatning muqobil ishlashi uchun ham o'simlik barcha makro- va mikroelementlar bilan ta'minlangan bo'lishi lozim. Umuman mineral elementlarning fotosintez jarayonidagi o'rni, makro- va mikroelementlarning pigmentlarning shakllanishiga, elektron tashuvchi zanjir komponentlari, xloroplastlarning katalitik markazi, tuzilma va tashuvchi oqsillarning biosinteziga ta'siri hamda ularning yangilanishi va faoliyatiga ta'siri bilan izohlanadi. Bu elementlar yetishmasa xloroplastlar tuzilichida va funksiyasida chuqur o'zgarishlar sodir bo'ladi.

Magniy ionlari xlorofill tarkibiga kirib, ATF sintezida qatnashuvchi oqsillarning faoliyatida ishtirok etadi hamda karboksillanish va $NADF^+$ birikmasining qaytarilichida ishtirok etadi. Ushbu moddaning yetishmasligi ham fotosintezga salbiy ta'sir qiladi.

Temirning qaytarilgan formalari xlorofill biosintezi va xloroplastlarning temir saqlovchi birikmalari (sitoxromlar, ferrodoksin) sintezi uchun zarurdir. Hujayralarda temir yetishmasligi halqali va xalqasiz fosforirlanishni hamda pigmentlar sinteziga salbiy ta'sir qilib xloroplastlarning tuzilishini buzadi.

Yashil o'simliklar fotosintezi uchun **marganesning** zarurligi ushbu element ionlarining suvning fotooksidlanishdagi o'rni bilan belgilanadi. Shuning uchun ham muhitda marganesning yetishmasligi fotosintez jarayoni jadalligiga salbiy ta'sir qiladi. Bu erda shuni ham aytib o'tish lozimki, suvning fotooksidlanishi reaksiyalarida xlor ionlari ham qatnashadi.

Mis plastotsianin kabi moddalar tarkibiga kiradi va uning yetishmasligi ham fotosintezga salbiy ta'sir qiladi.

Azotning o'simliklarga etishmasligi barglar hujayralaridagi pigmentlar tizimiga, xloroplastlarning tuzilishiga va ularning umumiy faolligiga kuchli ta'sir qiladi. Shuningdek, RDF–karboksilaza fermentining miqdori va faolligi azotning miqdori bilan belgilanadi.

Fosfor fotosintezning yorug'lik va qorong'ulik stadiyalarida sodir bo'luvchi jarayonlarda, fosforirlanishda ishtirok etadi va fotosintez mahsuldorligiga bevosita ta'sir etadi. Fosfor yetishmasligi ayniqsa yuqori yorug'likda kuchli seziladi. Ammo fosfor elementining haddan tashqari ko'p bo'lishi ham fotosintezga salbiy ta'sir qiladi. Bu ehtimol membranalar o'tkazuvchanligining buzilishi bilan ro'y berishi mumkin.

Fotosintez jarayoniga yana bir kuchli darajada ta'sir qiluvchi elementlardan biri bu kaliydir. O'simlik to'qimalarida kaliy miqdorining kamayib ketishi faqatgina fotosintez jadalligini pasaytirib qolmasdan, balki o'simlikdagi boshqa metabolik jarayonlarga ham ta'sir qiladi. Xususan, xloroplastlardagi granlar tuzilishi buziladi, barg og'izchalari yorug'likda kuchsiz ochiladi, qorong'ulikda esa to'liq yopilmaydi. Buning natijasida barg hujayralarining suv rejimi yomonlashib, fotosintez jarayonlari tubdan buziladi. Bular o'z navbatida kaliy ionlarining polifunktsiolligidan (bir qancha metabolik jarayonlarda qatnashishidan) dalolat beradi.

Kislorodning ta'siri. Fotosintez odatda aerob sharoitda o'tishi tufayli ushbu jarayonda kislorodning o'rni beqiyosdir. Bu esa kislorod bilan muqobil ta'minlanishni talab qiladi. Ammo havoda kislorodning ko'payib ketishi fotosintezga salbiy ta'sir etishi ham mumkin. Shuni aytib utish lozimki, hozirgi vaqtda kislorodning atmosfera havosidagi miqdori fotosintez jarayoni uchun ko'plik qiladi. Masalan, havoda kislorodni ma'lum darajada kamayishi (3%), yorug'likda nafas olish kuchli bo'lgan dukkakli o'simliklarda fotosintezni nisbiy darajada jadallashtirganligi kuzatilgan.

Kislorodning yuqori (25–30%) miqdorlari fotosintez samaradorligini pasaytiradi (Varburg samarasi). V.V.Polevoyning (1989) fikricha bunga quyidagilar sababchi bo'lishi mumkin. Kislorodning parsial bosimining oshishi va CO_2 miqdorining kamayishi yorug'likda nafas olish jarayonini kuchaytiradi. Shuningdek, kislorod RDF–karboksilaza fermenti faolligini ham pasaytirishi mumkin va oxir oqibatda O_2 fotosintezning birlamchi mahsulotlarini ham oksidlashi mumkin.

VI.6. FOTOSINTEZNING KUNLIK VA MAVSUMIY JADALLIGI

Fotosintez erta tongdan boshlanadi va kunning o'rtasigacha jadallashib borib samaradorligi ham yuqori bo'ladi. Bunga asosiy sabab, harorat va yorug'lik miqdorining ortib borishidir. Yuksak o'simliklarda eng yuqori fotosintez ko'rsatkichi kunning o'rta qismiga (soat 12–13) to'g'ri keladi. Kechga tomon, harorat va yorug'lik miqdori kamaya borishi tufayli fotosintez jadalligi ham pasayadi. Buni bir maksimumli fotosintez deyiladi. Issiq o'lkalarda o'sadigan o'simliklarda ikki cho'qqili fotosintez kuzatiladi. Bizning respublikamiz sharoiti ham bunga misol bo'lishi mumkin. Masalan, O'zbekiston sharoitida

fotosintez ertalab boshlanib, soat 10–11 atroflarida birinchi yuqori jadallikka ko'tariladi. Bu paytda yorug'lik, harorat, namlikning miqdori fotosintez uchun eng qulay bo'ladi. Kunning o'rtasida, ya'ni soat 13–14 atroflarida quyosh yorug'ligi va harorati eng yuqori bo'lganligi sababli barg og'izchalari qisman yoki butunlay yopilishi fotosintezning sekinlashishiga yoki to'xtashiga olib keladi. Chunki ushbu holatlar CO_2 moddasining kam yutilishiga ham olib keladi. Kunning o'rtasida fotosintezni sekinlashishi yoki to'xtab qolishiga fotosintez depressiyasi deyiladi. Kunning ikkinchi yarmida fotosintez yana jadallashib, yuqori nuqtaga ko'tarila boshlaydi, lekin kechga yaqin yana pasaya boradi. Buni ikki cho'qqili fotosintez deyiladi.

O'simliklar ontogenez davrida ham fotosintez jadalligi o'zgaradi. Ko'pincha o'simlikning shonalash va gullash davrigacha fotosintez ortib borsa, keyinchalik asta-sekin pasaya boradi. Efemer o'simliklarda fotosintezning eng yuqori darajasi mart-aprel oylariga to'g'ri keladi. Buta va daraxt o'simliklarida ko'zga yaqin fotosintez jadalligi anchagina pasayadi.

VI.7. FOTOSINTEZ VA HOSILDORLIK

Fotosintez jarayonida o'simliklarda organik modda hosil bo'ladi va to'plana boradi. Organik moddalarning umumiy miqdori, fotosintez va nafas olish jarayonlarining jadalligiga bog'liq. Ya'ni u fotosintez jarayonida hosil bo'layotgan organik moddaning nafas olish jarayoni hosil bo'layotgan organik moddaning nafas olish jarayoni uchun saflanayotgan organik modda ayirmasiga bog'liq bo'ladi:

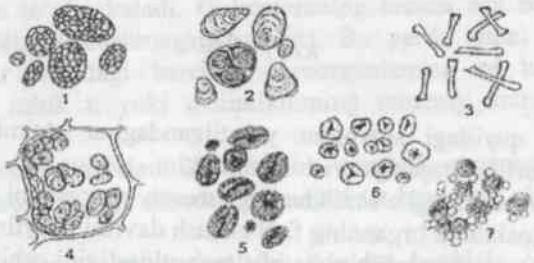
$$A = G - D,$$

bu yerda, A–to'plangan organik modda miqdori;

G–fotosintez jarayonida hosil bo'lgan organik modda miqdori;

D–nafas olish jarayoniga sarflangan organik modda miqdori.

Shuni aytib o'tish lozimki, fotosintez jarayonida xloroplastlarda sintezlanadigan asosiy organik modda kraxmal donchalarining ko'rinishi turli o'simliklarda har xil bo'lishi mumkin. Quyidagi rasmda ayrim o'simliklar kraxmal donachalariga xos shakllar namoyon etilgan (VI.11-rasm).



VI.11-rasm. Kraxmal donachalari:
1–sulida (murakkab), 2–kartoshkada (oddiy va murakkab), 3–sutli (oddiy), 4–geran hujayralarida, 5–loviyada (oddiy), 6–makkajo'xorida (oddiy), 7–bug'doyda (katta va kichik oddiy).

Dala sharoitida, organik moddaning hosil bo'lishini va to'planishini ifodalovchi fotosintezning sof maxsuldorligini quyidagi formula bilan aniqlash mumkin:

$$F = \frac{V_1 - V_2}{{}^1/_2 (L_1 - L_2)T}$$

bu yerda,

V_1 va V_2 tajribaning boshlanishi va oxirida o'simlikda hosil bo'lgan quruq modda miqdori (g),

L_1 va L_2–tajribaning boshlanishi va oxirida o'simlik bargining sathi (m^2),

T–tajriba davomidagi kunlar soni,

F–to'plangan organik modda miqdori (g/m^2 sutka).

Bir kuni-tun (sutka) davomida to'planadigan organik moddaninng miqdori vegetatsiya davomida o'zgarib turadi va u juda oz miqdordan boshlab to 15–18 g/m^2 gacha bo'lishi mumkin.

Fotosintez jarayonida hosil bo'lgan va to'plangan organik modda ikki guruhga bo'linadi: 1) biologik (X_{-biol}), 2) xo'jalik ($X_{-xo'j}$).

O'simlik tanasida vegetatsiya davrida sintez bo'lgan quruq moddaning umumiy miqdori biologik uning hosili deyiladi. Biologik hosilning xo'jalik maqsadlariga ishlatiladigan qismi (donlar urug'lari, ildizmevalari va boshqalar) xo'jalik hosili deyiladi.

Xo'jalik hosilining miqdori har xil o'simliklarda turlicha bo'ladi va bu koeffitsiyent ($K_{xo'j}$ bilan) ifodalanadi:

$$Kxo'j = \frac{X_{xo'j}}{X_{kuzat}}$$

Umuman quyidagi sharoitlar yaratilgandagina o'simliklarda eng yuqori hosildorlik darajasiga erishish mumkin:

1) ekinzorlardagi o'simliklarning umumiy barg sathini ko'paytirish;
2) fotosintetik organning faol ishlash davrini uzaytirish;
3) fotosintez jadalligini hamda mahsuldorligini oshirish;
4) fotosintez jarayonida sintezlangan organik moddalarning harakatini va o'simlik organlari o'rtasida qayta taqsimlanishini tezlatish va hokazolar. Buning uchun esa hamma agrotexnik tadbirlar va shoralarni (o'g'itlash, sug'orish, yerga ishlov berish, zararkunandalarga qarshi kurashish va hokazolar) o'z vaqtida hamda sifatli o'tkazilishi zarur.

VI.8. YASHIL O'SIMLIKLARNING BIOSFERADAGI AHAMIYATI

Yashil o'simliklarning biosferadagi o'rniga birinchi bor ta'rif bergan olim bu K.A.Timiryazevdir. U birinchi bor o'simliklarning kosmik o'rni haqida ma'ruza qilar ekan ushbu muammoni quyidagicha tariflagan: «Quyosh nurlari bug'doy maysalariga tushib eruvchan qandlarga aylanadi ... so'ngra kraxmalga aylanib bizga oziq sifatida xizmat qiladi. U bizning muskullarimizga nervga aylanadi. Ushbu quyosh nurlari bizlarni isitadi, bizni harakatlantiradi. Ehtimol ushbu daqiqalarda ham u bizning miyamizdadir»

Haqiqatdan ham fotosintez–Yer sharida juda katta masshtabda ketadigan va quyosh nurlarining energiyasini kimyoviy bog'larning energiyasiga aylantiradigan yagona jarayondir. Ushbu yashil o'simliklar tomonidan yig'ilgan energiya yer sharidagi barcha geterotrof organizmlar, ya'ni bakteriyalardan tortib to insongacha bo'lgan organizmlarning hayot faoliyati uchun sarflanadi. Hozirgi vaqtda o'simliklarning kosmik va planetadagi asosan, beshta ahamiyatiga katta e'tibor beriladi.

1.Organik massaning yig'ilishi. Yashil o'simliklar tomonidan har yili (quruq massaga hisoblaganda) yer o'sti o'simliklari tomonidan 100–170 mlrd. t, dengiz va okeanlar o'simliklari tomonidan 60–70 mlrd. t biomassa yig'iladi. Yer sharidagi o'simliklarning umumiy massasi 2402,7 mlrd. t.ni tashkil qiladi. Ushbu miqdorning 90% sellulozaga to'g'ri keladi. Umuman yer osti o'simliklarining hissasiga 2402,5 t

quruq massa to'g'ri keladi. Gidrosferaning hissasi esa bor-yo'g'i 0,2 mlrd. t.(yorug'lik etishmagani uchun). Bu yerda shuni aytib o'tish lozimki, yer o'stidagi barcha mikroorganizmlar va hayvonlarning massasi 23 mlrd. t. yoki o'simliklarning umumiy massasidan ~1% atrofidadir.

Ushbu ko'rsatkichdan 20 mlrd. t quruqlik organizmlari bo'lib, 3 mlrd.t gidrosferaning mikroorganizmlari va hayvonot olamiga to'g'ri keladi.

Yerda hayotning paydo bo'lishi davridan boshlab, o'simliklar va hayvon qoldiqlari yig'ila borgan va vaqt o'tishi davomida bir ko'rinishdan ikkinchi ko'rinishga, Masalan, gumus, torf, ko'mir va boshqa birikmalarga aylana borgan. Okean va dengizdagi o'simliklarning suv tubiga cho'kishi natijasida suv osti qatlamlari hosil qilgan hamda mikroorganizmlarning faoliyati tufayli neft va gazga aylangan. Hozirgi vaqtdagi hisob kitoblar bo'yicha o'simlik qatlami, gumus va torfning miqdori mos ravishda 194, 220 va 2500 mlrd. t tashkil qiladi. Neft va gaz miqdori esa 10000–12000 mlrd. t tashkil qiladi. Agarda uglerodga hisoblaganda barcha organik moddalar va cho'kma qatlamlarning miqdori 20.000.000 mlrd. t tashkil qiladi.

Organik massaning o'ta jadal tuplangan davri bundan 300 mln. yil avval paleozoy erasida ro'y bergan. Eramizning keyingi 200 yili mobaynida, o'tgan vaqtlar mobaynida o'simliklar faoliyati natijasida hosil bo'lgan ko'mir, neft va gaz mahsulotlari insoniyat tomonidan keng foydalanilib kelinmoqda.

2.Atmosferadagi CO_2 miqdorini bir maromda ushlab turish. Bu yerda shuni aytib o'tish lozimki, gumus, cho'kma qatlam va yoqilg'i moddalarning hosil bo'lganligi natijasida anchagina CO_2 uglerod aylanishidan chiqib ketgan. Buning natijasida atmosferadagi CO_2 miqdori yildan yilga kamayib borgan va hozirgi vaqtda hajm jihatdan 0,03% miqdorida, massa jihatidan 711 mlrd. t tashkil qiladi.

Umuman atmosferadagi CO_2 miqdori kaynozoy erasidan boshlab turg'unlasha boshlagan. Hozirgi vaqtda esa CO_2 miqdori faqatgina kechasi va kunduzi qisman o'zgarishi mumkin. Har yili atmosfera havosiga CO_2 gazining miqdoran o'tishi quyidagichadir (mlrd. t hisobida): o'simliklarning nafas olishi tufayli 10, mikroorganizmlarning nafas olishi va bijg'ishi tufayli 25, insonlarning va hayvonlarning nafas olishi tufayli 1,6, insonlarning ishlab chiqarish faoliyati tufayli 5 geokimyoviy jarayonlar tufayli 0.05 mlrd.t.

Agarda yuqoridagi jarayonlar bo'lmaganda edi atmosferadagi barcha CO_2 fotosintez natijasida 6–7 yilda tugagan bo'lar edi. Shuni aytib o'tish lozimki, CO_2 birikmasining eng katta miqdori (atmosferadagiga nisbatan 60 baravar ko'p) okean suvlariga erigan holatdadir. Fotosintez bir tomondan nafas olish, okean suvlari ikkinchi tomondan atmosferadagi CO_2 miqdorini doimiy miqdorda turishiga yordam beradi. Ammo keyingi vaqtlarda insoniyat tomonidan yoqilg'i mahsulotlarini ko'plab yondirilishi va o'rmonlar daraxtlarining jadal kesilishi hamda gumus moddalarining parchalanishi natijasida atmosferadagi CO_2 miqdori birmuncha oshmoqda. Ushbu ko'rsatkich bir yilda CO_2 birikmasining umumiy miqdoriga nisbatan ~0,23% atrofidadir. Ushbu holatning uzoq davom etishi Yer sharining issiqlik rejimiga ham ta'sir qilishi mumkin.

3.Issiqlikka ta'siri. Ma'lumki yerning ustki qismi asosan quyoshdan issiqlik oladi. Ushbu energiyaning bir qismi infraqizil nurlar holida kosmosga qaytariladi. Kosmosga qaytuvchi energiyaning bir qismi atmosferadagi suv va CO_2 tufayli ushlab qolinadi va shu sababli yerning issiqlik holati saqlanib qoladi. Mikroorganizmlar va o'simliklarning nafas olish va bijg'ish jarayonlari tufayli atmosferaga anchagina miqdorda (85%) CO_2 ajraladi. Buning natijasida yer sharining issiqlik rejimi o'zgaradi. Ushbu hol tufayli abadiy muzliklarning va qutblardagi muzliklarning erishi ro'y berishi va okean sathi ko'tarilishi mumkin. Ammo o'simliklar tufayli ro'y beradigan fotosintez jarayoni, atmosferadagi CO_2 miqdorini bir maromda ushlab turishga yordam beradi.

4.Atmosferada kislorodning yig'ilishi. Shuni aytib o'tish lozimki, birlamchi davrlarda Yer atmosferasidagi O_2 miqdori juda kam bo'lgan. Hozirgi vaqtda havo hajmiga nisbatan O_2 miqdori ~21% atrofidadir. Atmosfera havosida kislorodning yig'ilishi va to'planishi yashil o'simliklar bilan bog'liqdir. O'simliklar tufayli har yili atmosfera havosiga 70-120 mlrd. t O_2 va u geterotrof organizmlar, xususan, mikroorganizmlar, zamburug'lar, hayvonlar va insonlarning hamda kechasi o'simliklarning nafas olishi uchun zarurdir.

Atmosferadagi O_2 miqdorining yuqori darajada bo'lishiga asosiy sababchilaridan biri bu o'rmon daraxtlaridir. Hisob kitoblarga qaraganda 1 ga o'rmon o'simliklaridan bir soatda 200 kishining nafas olishiga yetarli darajada O_2 ajraladi.

5.Ozon ekrani. Fotosintez jarayonida o'simliklar tomonidan O_2 ajratilishining yana bir muhim ahamiyati bu atmosferaning yuqori

qatlamida (25 km balandlikda) ozon (O_3) ekranining hosil bo'lishidir. Ozon O_2 molekulalarining quyosh radiatsiyasi ta'sirida fotodissotsiyalanishi natijasida hosil bo'ladi ($O_2+{}^1/_2O=O_3$). Ozon quyoshdan kelayotgan va tirik organizmlar uchun xavfli bo'lgan qisqa ultrabinafsha (240–290 nm) nurlarni yutib qolib yer yuziga o'tkazmaydi. Shuning uchun ham sanoat va boshqa ayrim chiqindilar tufayli ozon ekranining qisman bo'lsada yemirilishi yer yuzi tiriklik dunyosi uchun jiddiy xavf tug'dirishi mumkin.

Yashash muhiti va moddalar almashinuvi tiplarining o'zaro evolutsion bog'liqligi. Tirik organizmlarning paydo bo'lishi va ularning evolutsiyasi Yer yuzida fizik-kimyoviy o'zgarishlar bilan bog'liq. O'z navbatida tirik organizmlar ham atrof muhitga o'z ta'sirini o'tkazmasdan qolmaydi.

Binobarin, organizmlar tizimi-muhit (biosfera) bir butun tizim sifatida rivojlangan.

Fotosintezning hujayra mexanizmi evolutsiya davomida birinchi bor bir hujayrali organizmlarda, xususan, bakteriyalarda paydo bo'lgan Bunda sitoxromlarning elektrontashuvchi zanjirdagi faoliyati birinchi bor birlamchi geterotrof organizmlarda boshlangan bo'lishi mumkin. Sxemadan ko'rinib turganidek, birinchi bo'lib halqali fotofosforlanish (FS I) paydo bo'lgan. So'ngra esa xususan, sianobakterlarda halqalisiz fotofosforirlanishning (FS I Q FS II) molekular majmuasi faoliyat ko'rsata boshlagan. Glukozaning pentozofosfatli oksidlanish yo'li ham birinchi bor birlamchi geterotroflarda faoliyat ko'rsata boshlagan. Ushbu sikldа yorug'lik energiyasining foydalanilishi CO_2 birikmasining o'simliklarda qaytarilishining asosiy uslubi bo'lib qoldi (Krebs sikli).

Biosfera evolutsiya bosqichlarining ketma-ketligi va ular yoshining gipotetik sxemasi (1-muhit sharoiti, 2-moddalar almashinuvining tipi) (V.V.Polevoy, 1989). Yosh 1-muhit sharoitlari, 2-moddalar almashinuv tipi 4,5 mlrd. yil

Yosh	1-muhit sharoitlari	2-moddalar almashinuv tipi
4,5 mlrd. yil	Atmosferaning tarkibi: N_2O, CO_2 va kichik miqdorlarda N_2, CH_4, NH_3, H_2S va boshqa ayrim moddalar. O_2 amaliy jihatdan deyarli yo'q. Yuqori harorat, ultrabinafsha nurlar radiatsiyasi va elektr shaqmoqlari organik moddalarning sintezlanishiga olib kela boshlagan.	Oddiy organik birikmalarning abiotik sintezi va ularning birlamchi okean suvlarida yig'ila borishi.

4,0 mlrd. yil	Atmosfera tiniqligining kamayishi, haroratning pasayishi, O_2 gazining birlamchi paydo bo'lishi hamda quyosh ultrabinafsha radiatsiyasi tufayli ozon ekranining birlamchi hosil bo'lishi.	Murakkab organik birikmalarning-polisaxaridlarning, nuklein kislotalarning, lipidlarning va katalitik va fotokimyoviy xossalarga ega bo'lgan metal lorganik birikmalarning (shu jumladan, metal Iporfirinlarning) hosil bo'lishi.
3,8 mlrd. yil	Xuddi yuqoridagi kabi hol. Yer yuzigacha yetib kelishi mumkin bo'lgan yorug'lik miqdorining ortishi.	Bijg'ish jarayoni va oksidlanishli pentozofosfat yo'li xos bo'lgan, abiogen sintezlangan organik birikmalar bilan oziqlanuvchi birlamchi anaerob geterotrof organizmlarning hosil bo'lishi
3,0 mlrd. yil	Anaerob geterotrof organizmlarning hayot faoliyati uchun zarur bo'lgan CO_2 miqdorining ko'payishi. Abiogen sintezlangan organik birikmalarning tugashi. Yorug'lik (400–800 nm).O_2 gazining birlamchi sezilmas darajadagi miqdorining paydo bo'lishi.	Fotoreduksiya xususiyatiga ega bo'lgan avtotroflarning hosil bo'lishi. Yengil oksidlanuvchi moddalar sifatida H_2S CH_4, H_2 va boshqalar foydalanila boshlangan.
2,0-2,5 mlrd. yil	Xuddi yuqoridagidek jarayonning davom etishi. Fotoreduksiya uchun zarur bo' lgan yengil oksidlanuvchi birikmalarning tugashi.	Halqalisiz fotofosforirlanish tizimiga va suvni fotoparchalovchi mexanizmga ega avtotroffotosintetiklarning (sianobakterlar va yashil suv o'tlari) paydo bo'lishi
1,5 mlrd. yil	Fotosintezlovshi organizmlarning faoliyati tufayli atmosfera va gidrosferada CO_2 miqdorining kamayib, O_2 miqdorining esa ko'payishi.	Aerob nafas olish tipli ikkilamchi geterotroflarning va aerob xemosintetiklarning paydo bo'lishi.

Atmosferaning tarkibi: 4,5 mlrd.yil H_2O, CO_2 va kichik miqdorlarda N_2, CH_4, NH_3, H_2S va boshqa ayrim moddalar. O_2 amaliy jihatdan deyarli yo'q. Yuqori harorat, ultrabinafsha nurlar radiatsiyasi va elektr chaqmoqlari organik moddalarning sintezlanishiga olib kela boshlagan. Oddiy organik birikmalarning abiotik sintezi va ularning birlamchi okean suvlarida yig'ila borishi. 4,0 mlrd.yil Atmosfera tiniqligining kamayishi, haroratning pasayishi, O_2 gazining birlamchi paydo bo'lishi hamda quyosh ultrabinafsha radiatsiyasi tufayli ozon ekranining birlamchi hosil bo'lishi. Murakkab organik birikma-

larning–polisaxaridlarning, nuklein kislotalarning, lipidlarning va katalitik, fotokimyoviy xossalarga ega bo'lgan metallorganik birikmalarning (shu jumladan metallporfirinlarning) hosil bo'lishi.

3,8 mlrd. yil xuddi yuqoridagi kabi hol. Yer yuzigacha yetib kelishi mumkin bo'lgan yorug'lik miqdorining ortishi. Bijg'ish jarayoni va oksidlanishli pentozofosfat yo'li xos bo'lgan, abiogen sintezlangan organik birikmalar bilan oziqlanuvchi birlamchi anazrob geterotrof organizmlarning hosil bo'lishi.

3,0 mlrd. yil anazrob geterotrof organizmlarning hayot faoliyati uchun zarur bo'lgan CO_2 miqdorining ko'payishi. Abiogen sintezlangan organik birikmalarning tugashi. Yorug'lik (400–800 nm). O_2 gazining birlamchi sezilmas darajadagi miqdorining paydo bo'lishi.

Fotoreduksiya xususiyatiga ega bo'lgan avtotroflarning hosil bo'lishi. Yengil oksidlanuvshi moddalar sifatida N_2S CH_4, H_2 va boshqalar foydalanila boshlangan. 2,0–2,5 mlrd. yil xuddi yuqoridagidek jarayonning davom etishi.

Fotoreduksiya uchun zarur bo'lgan yengil oksidlanuvchi birikmalarning tugashi. Halqalisiz fotofosforlanish tizimiga va suvni fotoparchalovchi mexanizmga ega avtotrof-fotosintetiklarning (sianobakterlar va yashil suv o'tlari) paydo bo'lishi 1,5mlrd.yil.

Fotosintezlovchi organizmlarning faoliyati tufayli atmosfera va gidrosferada CO_2 miqdorining kamayib, O_2 miqdorining esa ko'payishi.

Aerob nafas olish tipli ikkilamchi geterotroflarning va aerob xemosintetiklarning paydo bo'lishi.

O'simliklardagi fotosintez mexanizmi xloroplastlarda yig'ilgandir. Xloroplastlarning faoliyati va kelib chiqishi haqida A.S.Fomintson (1886, 1907) tomonidan taklif qilingan va K.S. Merejkovskiy (1905–1909) tomonidan qullab quvvatlangan gipoteza anchagina haqiqatga yaqin hisoblanadi. Ushbu gipotezaga asosan, xloroplastlar qachonlardir o'zlari mustaqil ravishda fotosintez jarayonini amalga oshiruvchi bir hujayrali organizmlar bo'lgan va ular nisbatan anchagina katta geterotrof hujayra bilan simbiont holda yashaganlar. Keyinchalik evolutsiya mobaynida ushbu simbiotik hujayralar asosida maxsus organoidlarga ega hujayralar shakllana boshlagan.

Binobarin simbiogenez hujayraning murakkablashuvi evolutsiyasi jarayonida muhim o'rin tutadi. Hozirgi zamon fanining yutuqlari ham ko'p tomondan ushbu nazariyani qo'llashadi. Xloroplastlar halqasimon DNK va prokariot tipdagi ribosomalarga ega. Xloroplastlardagi oqsil sintezi eukariot hujayralardagi kabi siklogeksimid bilan emas, balki

bakteriyalardagi singari xloramfenikol bilan ingibirlanadi. Shuningdek, xloroplastlar ham oddiy bo'linish yo'li bilan ko'payish xususiyatiga ega.

Evolutsiya mobaynida hujayralar energetik mexanizmida ionlarning membranalar orqali faollashuvida qatnashuvchi H^+, ATFazali H^+-pompasi eng sodda (primitiv) hujayralar-protobiontlarda glukozaning anaerob parchalanishidan hosil bo'lgan (bijg'ish jarayonida) ortiqcha H^+ ionlarini chiqarish uchun xizmat qilgan bo'lishi mumkin. H^+-ionlarining hujayradan chiqarilishi natijasida faqatgina uning ichki pH muhiti biosintetik jarayonlar uchun muqobil saqlanib qolmasdan balki elektrokimyoviy membrana potensiali ham vujudga kela boshlagan. U esa hujayralardagi osmoregulatsiya va membranalardagi tashiluvning asosini tashkil qiladi.

Evolutsiya davomida bakteriya hujayralarining fototrof tip oziqlanishga o'tishida H+-pompalar hujayra membranasida redoks-zanjir vazifasini o'tay boshlagan. Xuddi shunday yorug'likga bog'liq H+–pompaga misol sifatida hozirgi zamon galofil bakteriyalardagi bakteriorodopsinning tizimini ko'rsatish mumkin. Membranalarda vujudga kelgan proton gradiyenti H+-ionlarining ATFaza orqali tashiluviga va fotofosforirlanish hodisasini paydo bo'lishiga olib kelgan. Bakteriorodopsinning fotokimyoviy faolligi suv va O_2 dissoyalanishi bilan bormaydi.

O'simliklar olamida yorug'likga bog'liq H+–pompalarining asosi bo'lib o'zlarida xlorofill saqlagan pigmentlar tizimi. Xloroplastlarning membranasidan invaginatsiya yo'li bilan hosil bo'lgan tilakoidlar tufayli H+–pompalari, H+ ionlarini tilakoidlarning ichki muhitiga o'tkazadi. H+ ionlarining ATFaza kanallari orqali konsenratsiya gradiyentiga mos ravishda passiv chiqishi ATF sintezlanishi bilan boradi.

Aerob geterotrof bakteriyalar hujayra membranalarida va eukariot hujayralarning ichki membranalarida H+–pompalari sifatida H+ ionlarini tashqariga haydovchi nafas olish elektrotashuvchi zanjiri xizmat qiladi (ayrim olimlarning fikricha mitoxondriyalar ham aerob bakteriyalardan simbiogenez yo'li bilan kelib chiqqan). Protonlarning passiv tashiluvi natijasida esa ATF sintezlanadi (oksidlanishli fosforirlanish).

Binobarin, yuqoridagilardan kelib chiqadiki, tirik organizmlar energetik tizimining evolutsiya jarayonida moslashuvi, hamda hujayralarning tashqi muhit bilan gazlar almashinuvi H+–pompalari mexanizmining o'zgarishi bilan bog'liqdir.

O‘simliklarning keyingi evolatsiyasi davomida (ko‘p hujayralilarning hosil bo‘lishi, quruqlikka chiqish) fotosintez jarayonlarining hujayra ichki jarayonlari kam o‘zgargan. Keyingi o‘zgarishlarga misol sifatida fotosintezning C_4 va CAM-metabolizmining hosil bo‘lishini ko‘rsatish mumkin. Ko‘p hujayrali fototrof organizmlarning jadal rivojlanishi, asosan, anatomik va morfologik moslanishlar hisobiga borgan. Masalan, o‘simliklarda fotosintez faoliyatida asosiy o‘rinni tutadigan barglarning paydo bo‘lishi va ularning anatomik tuzilishining murakkablashib-rivojlanib borishi.

NAZORAT SAVOLLARI

1. Plastidli pigmentlar.
2. Karatinoidlarning tuzilishi va vazifasi.
3. Fikobilinproteidlar va ularning fotosintezdagi roli.
4. Xill reaksiyasi va uning mexanizmi.
5. Fotosintezning yoruglik bosqichi.
6. Fotosintezning qorongulik bosqichi.
7. Halqali fotosintetik fosforlanish.
8. Halqasiz fotosintetik fosforlanish.
9. Bargning qaysi xossalari optik tizimga o‘xshash?
10. Barg plastinkasi tuzilishining qaysilari yoruglikning yutilishiga va qaytarilishiga yordam beradi?
11. Bargning optik xususiyatlariga qaysi tashqi omillar ta’sir qilishi mumkin?
12. Xloroplast qanday xususiyatlarga ega?
13. Fotosintetik faol radiatsiya (FFR) nima?
14. Xlorofillarning kimyoviy tabiati va *a* va *b* xlorofillar nimadan farqlanadi?
15. Fluoressentsiya nima va nimani isbot qiladi?
16. Xlorofilning sintezlash sharoitlari.
17. Yorug‘lik yutilishining qaysi qonunlarini bilasiz?
18. Kvant yorug‘ligini yutgan xlorofilning keyingi holatlari.
19. Yutilgan kvant energiyasi nimaga sarflanishi mumkin?
20. P 700 va P 680 nima?
21. Elektronlarning halqali tashiluvi qanday ro‘y beradi?
22. Elektronlarning halqasiz tashiluvi qanday ro‘y beradi?
23. Fotosintezning elektron-tashiluv zanjiri nimadan tashkil topgan?

24. Fotosintezning yoruglik bosqichi xloroplastning qaysi qismida boradi?

25. Fotosintezning qorongulik bosqichining mohiyati nima?

26. Kalvin siklida CO_2 moddasining qaytarilishi va uning bosqichlari.

27. Kalvin sikli nima uchun C_3 sikli deyiladi va uning asosiy fermenti qaysi?

28. C_3 sikl qaysi o'simliklarda boradi va uning oraliq hamda oxirgi mahsuloti nimalardan iborat?

29. Qaysi o'simliklar C_4 o'simliklar deyiladi va ularda CO_2 moddasining qaytarilishi qanday ro'y beradi?

30. C_4 o'simliklarida qaysi modda CO_2 akseptoridir?

31. Fotosintezning SAM siklining kunduzgi va keshqurungi jarayonlari va uning birlamchi mahsuloti nima?

32. Fotosintezning Glikolat sikli va uning birlamchi nomi nima?

33. Glikolat siklining asosiy fermentlari va birlamchi mahsuloti.

34. Saxaroza hamda kraxmal qayerda va qanday sintezlanadi?

35. Fotosintetik koeffitsiyent nima va uning ko'rsatkichi nimaga bog'liq?

36. Fotosintezda kvant chiqish va kvant sarflanish nima?

37. Kuzatiluvchi va haqiqiy fotosintez nima?

38. CO_2 gazi konsentratsiyasining fotosintez jadalligiga ta'siri.

39. Kislorod miqdori fotosintezga qanday ta'sir qiladi?

40. Fotosintezda haroratning o'rni.

41. Fotosintezda suvning roli va to'qimalar suvliligining o'rni.

42. Fotosintezda mineral oziqlanishning qaysi zlementlari substrat, qaysilari regulator vazifasini bajaradi va u qanday bilinadi?

43. Fotosintez jadalligining peshinda kamayishining sabablari.

44. Muqobil sharoitlarda bir turga kiruvchi o'simliklarda fotosintez jadalligi bir xilmi yoki har xil?

45. Fotosintez jadalligi doimo ham xlorofil miqdoriga bogliqmi?

46. Fotosintez regulatsiyasida o'simliklarning qaysi tizimlar qatnashadi?

VII. NAFAS OLISH JARAYONI, UNING MODDALAR ALMASHINUVIDAGI O'RNI VA KIMYOSI

Ma'lumki, har bir tirik organizm tashqi muhit bilan doimiy ravishda uzluksiz aloqada bo'lib turadi. Shulardan biri tirik hujayralarning nafas olishidir. Bu jarayon o'ta murakkab bo'lib, organizmni energiya va oraliq mahsulotlar bilan ta'minlashda muhim o'rin tutadi. Bu energiya o'sish va rivojlanishda moddalarning yutilishi hamda tashiluvi uchun sarf bo'ladi.

Hujayra darajasida oziq moddalaridan foydalanish bu nafas olish jarayonidir.

Hujayraning nafas olishi bu oksidlanish jarayoni bo'lib, kislorod ishtirokida oziq moddalarining, ya'ni fotosintez jarayonida hosil bo'lgan organik birikmalarning parchalanishi bilan boradi. Bunda ajralib chiqqan kimyoviy faol metabolitlar va energiya hujayraning hayot faoliyati uchun foydalaniladi.

Nafas olish jarayonida kislorodning o'rni haqidagi ilmiy ta'limot birinchi bor A.L. Lavuaze (1773–1778) tomonidan yaratilgandir. U hayvonlarning nafas olishi hamda yonish jarayonini bir vaqtda o'rganib ikkala holatda O_2 yutilishi va shuning bilan bir vaqtda CO_2 gazining hosil bo'lishini kuzatgan. Ushbu ikkala holatda issiqlik ajraladi. Demak yonish jarayoni O_2 birikishidan iborat. Nafas olish jarayoni esa tirik organizmlarda oziq moddalarining sekin yonishi jarayonidir.

Keyinchalik Ya.Ingenxauz (1778–1780) yashil o'simliklar qorong'ulikda, o'simlikning yashil bo'lmagan qismi esa yorug'likda va qorong'ulikda O_2 yutib CO_2 ajratishini kuzatgan. Ammo nafas olish talimotining asoschisi bo'lib N.T.Sossyura (1797–1804) hisoblanadi. U miqdoriy analiz asosida qorong'ulikda o'simliklar tomonidan ajratilgan CO_2 yutilgan O_2 miqdoriga teng ekanligini ya'ni $CO_2 : O_2 = 1$ ekanligini isbotlagan. Ushbu jarayonda CO_2 bilan bir vaqtda H_2O ham ajraladi. Shuni aytib o'tish lozimki, ushbu nazariyaga uzoq vaqtlar shubha ostida qaralgan.

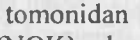
Keyinchalik o'simliklarda hayvonlardagi singari nafas olish organi bo'lmasada ularning nafas olish jarayonlari bir xil ekanligi va ikkala holda qandlar parchalanishi bir nechta tajribalar orqali isbotlandi. Masalan, I.P.Borodin (1876) o'simliklar ustida qator tajribalar o'tkazib bargli o'simliklarda nafas olish jarayoni jadalligi birinchi navbatda ularning yorug'likda to'plagan uglevodlar miqdoriga bog'liq ekanligini isbotlagan.

Hujayradagi oksidlanish-qaytarilish reaksiyalari fermentlar tomonidan katalizlanadi. Tabiiy nafas olish uchun muhitda kislorod bo'lishi kerak, bunda organik moddalar to'la anorganik moddalarga parchalanadi va tegishli miqdorda energiya ajralib chiqadi. Buni quyidagi tenglama bo'yicha ifodalash mumkin:

$$C_6H_{12}O_6+6O_2 \rightarrow 6CO_2+ 6H_2O+\text{energiya (2875 kJ/mol.)}$$

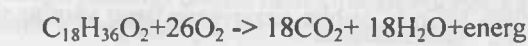
Uglevodlar bilan bir qatorda boshqa organik moddalar yog'lar, oqsillar ham nafas olishda o'z o'rniga ega. O'simlikni har bir tirik hujayrasi nafas oladi. Bunda hujayra organoidlaridan mitoxondriyalar faol qatnashadi va organik modda to'la oksidlanib, CO_2 va H_2O hosil bo'ladi. Bu jarayon biologik oksidlanish deb ataladi. Nafas olish fiziologik jarayon bo'lib, u qorong'u va yorug'likdagi har bir tirik organizmga xosdir. Nafas olish jarayonini har bir tirik organ, to'qima va hujayraga xos fiziologik jarayon deb qarash zarur. Nafas olishning to'xtashi organizmning nobud bo'lishidan dalolat beradi.

Nafas olish koeffitsiyenti. Nafas olish jarayonida ajralib chiqqan CO_2 miqdorining o'simlik tomonidan yutilgan O_2 miqdoriga nisbati nafas olish koeffitsienti (NOK) deyiladi va u quyidagi formula yordamida aniqlanadi.

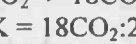


$$NOK = nCO_2 : nO_2$$

Agarda nafas olish substrati sifatida boshqa organik moddalar ishlatilsa (oqsil, yog'lar) u holda NOK<1 bo'ladi. Chunki ushbu murakkab organik moddalarning tarkibida kislorod miqdorining anchagina kamligi tufayli, ularning oksidlanishi uchun ham O_2 moddasining ko'plab sarf bo'lishiga olib keladi. Bunga biz stearin kislotasining biologik oksidlanishini misol qilishimiz mumkin.

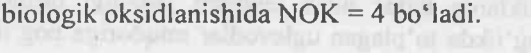


$$C_{18}H_{36}O_2+26O_2 \rightarrow 18CO_2+ 18H_2O+\text{energiya}$$



$$NOK = 18CO_2:26O_2 = 0,69$$

Ammo nafas olish jarayonida substrat sifatida organik kislotalar ishlatilsa, NOK>1 bo'ladi. Chunki uning molekulasida kislorod ko'pligi tufayli, oksidlanish uchun O_2 kam talab qilinadi. Masalan, oksalat kislotaning biologik oksidlanishida NOK = 4 bo'ladi.



$$2C_2H_2O_4+O_2 \rightarrow 4CO_2+ 2H_2O+ \text{energiya NOK} = 4CO_2 : O_2 = 4$$

Nafas olish kimyosi. Tabiiy nafas olish jarayonini to'la xarakterlay oladigan tenglama mavjud emas, bo'lishi ham qiyin, chunki oksidlanish ko'p pog'onali reaksiyalardan iborat bo'lib, bunda energiyalar oz-ozdan ajralib chiqadi va o'zlashtiriladi, ma'lum qismi esa issiqlik holida tarqaladi.

Nafas olish jarayoni ko'plab olimlarni qiziqtirgani uchun ularning ilmiy yo'nalishlarining asosini tashkil qiladi. Ushbu olimlarga biz A.N. Bax, B.I. Palladin, O. Barburg va boshqalarni misol qilib ko'rsatishimiz mumkin.

A.N. Bax kislorodni faollovchi moddalarni oksigenazalar deb atadi. Biroq keyingi izlanishlar shuni ko'rsatdiki Bax nazariyasining nafas olish jarayoniga deyarli aloqasi yo'q, ammo nafas olish jarayonining mexanizmini ochib berishga yordam beradi. Chunki, bunda kislorodni faollashishini tushuntiruvchi mexanizm ishlab chiqilgan. Olmon biokimyogari O.G.Barburg (1921) va angliyalik biokimyogar D.Keylinlar (1925) fikricha hujayralarda O_2 yutilishiga yordam beruvchi sitoxromoksidaza fermenti va sitoxromlar mavjuddir. Nafas olishning yakunlovchi bosqichida esa kislorodga elektronlar va protonlar tashiluvi natijasida H_2O va H_2O_2 hosil bo'ladi.

V. Palladinning vodorodni faollashtirish nazariyasi. Organik birikmalar ulardan vodorod tortib olinishi natijasida ham oksidlanishi mumkin. O'simliklardagi xromogenlar substratdan vodorodni olib kislorodga o'tkazadi. Nafas olish ikki bosqichda o'tadi, ya'ni anaerob va aerob:

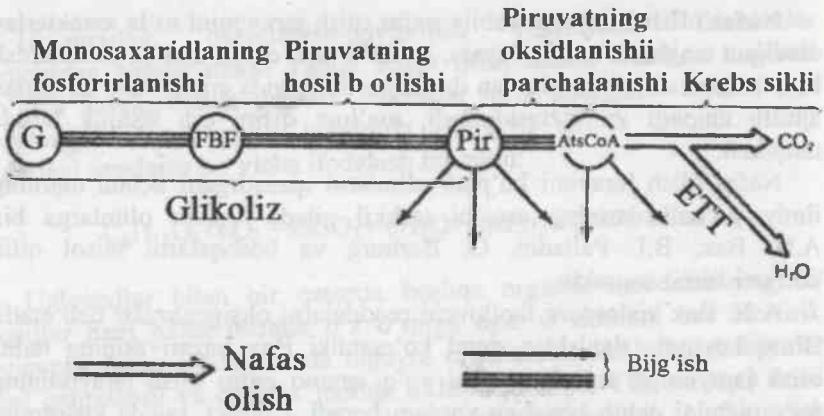
1) $C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12R \rightarrow 6CO_2 + 12RH_2$
2) $12RH_2 + 6O_2 \rightarrow 12R + 12H_2O$

R–rangli nafas olish pigmenti.

RH–rangsiz xromogen.

Ushbu reaksiyada kislorod RH_2 birikmasidan elektron va protonlarni tortib oladi va suv hosil bo'ladi. Shuni aytib utish lozimki, olmon tabiatshunos olimi G.Viland ham biologik oksidlanish bu vodorodni ajratib olishdan iborat degan.

Umuman olganda, nafas olish va bijg'ish o'zaro bog'liq jarayonlardir (VII.1-rasm).



VII.1-rasm. Nafas olish va bijg'ishning o'zaro bog'liqligi sxemasi: *G–glukoza, FBY–fruktoza-l, 6–bisfosfat, Piv-piruvat, A TS CoA-atsetil-CoA, ETS-elektron tashuvchi tarmoq.*

Nafas olish va bijg'ishning o'zaro aloqadorligi. Bu jarayonlar uglevodlarning parchalanishidan boshlanadi va quyidagi sxema bo'yicha o'tadi.

Birinchi anaerob nafas olishda qand pirouzum kislotasiga aylanadi. Ikkinchi aerob nafas olishda piruvatning parchalanishidan CO_2 va H_2O hosil bo'ladi. Bunda fermentlar tizimi ham ishtirok etadi.

Nafas olish substratlari parchalanishining asosiy yo'llari.

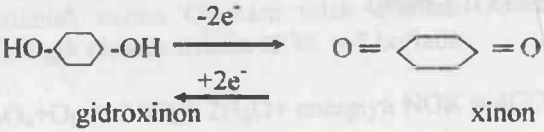
Nafas olish jarayonida substratlarning oksidlanishi fermentlar ishtirokida boradi. Fermentlar neorganik katalizatorlardan farqli o'laroq yuksak faollikga, aniq bir substratni parchalash xususiyatiga va ularga turli muhitlarda ishlashga yordam beruvchi yuqori o'zgaruvchanlikka ega.

Oksidlanish qaytarilish reaksiyalarining tiplari. Oksidlanishning to'rt xili mavjud bo'lib, ularning barchasi elektronlar tortib olinishi bilan bog'liq.

1) elektronlarni bevosita berish, Masalan,:

$$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$$

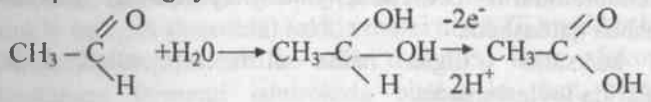
2) vodorodni tortib olish:



3) kislorodning birikishi:

$$2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O$$

4) oraliq gidratlangan birikmalarning hosil bo'lishi va ikkita elektron hamda protonning ajralishi:



Nafas olish jarayonida ishtirok etuvchi fermentlarni oksidoreduktazalar deyiladi.

Oksidoreduktazalar uch guruhga bo'linadi: 1. Anaerob degidrogenazalar. 2. Aerob degidrogenazalar. 3. Oksidazalar.

1. Anaerob degidrogenazalar-elektronni kislorodga va oraliq akseptorlarga uzatadi. Bular ikki komponentli fermentlardir. Masalan, NAD^+ oksidlanib qaytarilgan $NADN_2$ holatga o'tadi.

2. Aerob degidrogenazalar-elektronlarni har xil oraliq akseptorlar va kislorodga uzatadi. Bular ikki komponentli fermentdir (flavoprotein) Kofermentlari ikki xil (FAD, FMN). FMN *dimetilizoalloksazin* fermentini tarkibiga kiradi, FAD *esa suksenatdegidrogenaza* tarkibida uchraydi.

3. Oksidazalar-elektronlarni faqat kislorodga beradi. Bunda uch xil birikma hosil bo'ladi (H_2O, H_2O_2, va O_2^-).

H_2O_2 va O_2^- hujayra uchun zaharli. Shuning uchun ushbu birikmalar maxsus fermentlar yordamida neytrallanadi:

$$2\,O_2^- + 2H^+ \xrightarrow{\text{superoksiddismutaza}} O_2 + H_2O_2$$

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\textit{katalaza}} O_2 + 2H_2O$$

Molekulyar kislorodni elektronlar akseptori sifatida ishlatuvchi fermentlarning yana bir turkumi bu oksigenazalardir. Oksigenazalar ham oksidazalar bilan bir qatorda turadi. Ular kislorodni faol holatga o'tkazib, organik moddalarga birlashtiradi. Substrat molekulasiga ikki atom kislorodni biriktiruvchi oksigenazalarni dioksigenazalar deyiladi. Agar bir atom kislorodni biriktirsa monooksigenazalar yoki gidroksilazalar deyiladi. Oksigenazalar elektronlar donori sifatida NAD(P)H, $FADH_2$ va boshqalardan foydalanishadi.

Oksigenazalar barcha hujayralarda uchraydi. Ular ko'pchilik endogen birikmalarni, xususan, aminokislotalar, fenollar, stearinlar va boshqalarni gidroksillashda va hujayra uchun begona moddalar, masalan, ksenobiotiklarni detoksikatsiyalash (chiqarish) jarayonini amalga oshirishda qatnashadi.

Yuqorida ko'rsatib o'tilgan nafas olish fermentlari hujayra mitoxondriyalarida joylashgandir.

VII.I. UGLEVODLAR DISSIMILYATSIYASINING ASOSIY YO'LLARI (GLIKOLIZ VA KREBS SIKLI)

Uglevodlarni anaerob sharoitda parchalanishi **glikoliz** deyiladi va uning oxirgi mahsuloti piruvatdir.

Glikolizning bosqichlari, substrat darajasida fosforirlanish. Glikolizning asosini tashkil qiluvchi reaksiyalarni shartli ravishda uchta bosqichga bo'lish mumkin.

I.Tayyorgarlik bosqichi. Bu geksozaning fosforirlanishi va uning parchalanishi natijasida ikkita fosfouchlikga aylanishidir.

II.Birinchi substratli fosforirlanish. Bu 3 fosfoglitserinaldegiddan boshlanib 3-fosfoglitserin-kislotasining hosil bo'lishi bilan tugaydi. Aldegidning kislotagacha oksidlanishi jarayoni energiya ajralishi bilan boradi. Ushbu jarayonda har bir fosfouchlik hisobiga bir mol. ATF sintezlanadi.

III.Ikkinchi substratli fosforirlanish. Bunda 3-fosfoglitserinkislotasi ichki molekulyar oksidlanish hisobiga bir molekula fosfatni ATF sintezi uchun beradi.

Binobarin glikolizning II bosqichisja ATF va NADFH hosil bo'ladi.

Glikoliz jarayonining energetikasi. Yuqorida aytib o'tilganidek glikoliz jarayonida bir mol. glukozadan ikki mol. pirouzum kislotasi hosil bo'ladi. Shuning bilan birgalikda glikolizda 4 mol. ATF va 2 mol. NAD-H_2 hosil bo'ladi. Ammo glikoliz jarayonining birinchi bosqichida 2 mol ATF geksozaning fosforirlanishiga sarf bo'ladi.

Binobarin, glikolizning substratli fosforlanishi jarayonining toza energetik balansi 2 mol. ATF moddasining hosil bo'lishidir.

Bundan tashqari glikolizning ikkinchi bosqichida fosfouchlikning har bir molekulasi hisobiga bir molekuladan NADH qaytariladi. Mitoxondriylarning nafas olish zanjirida O_2 ishtirokida har bir molekula 3 mol. ATF sintezlanadi.

Demak, glikoliz jarayonida 2 mol. NADH hisobiga 6 mol. ATF birikmasi sintezlanadi. Bundan kelib chiqadiki, glikoliz jarayonida 8 mol. ATF sintezlanadi.

Demak, glikoliz jarayonida jami (NADH molekulasi oksidlanishi mumkin bo'lgan sharoitda) sakkiz molekula ATF hosil bo'ladi.

Glikoliz sxemasidan ko'rinib turibdiki, inert glukoza, ATF va geksokinaza fermenti ishtirokida birmuncha faol birikma bo'lgan glukoza-6-fosfatga aylanadi va u fosfoglukomutaza ishtirokida izomerlanib, fruktoza-6-fosfatga aylanadi. U esa ikkinchi marotaba ATF va fosfofruktokinaza ishtirokida fosforirlanib, fruktoza-l,6-fosfatga aylanadi. Hosil bo'lgan fruktoza-l,6-fosfat aldolaza ta'sirida ikkita uch uglerodlibirikmaga, 3-FGA va fosfodioksiatseton moddalarini hosil qiladi. Ularning bir-birlariga aylanishi triozofosfatizomeraza fermenti ishtirokida bo'ladi. Ayrim hollarda glukoza molekulasining ikki molekula fosfouchlikga aylanishi jarayonini glukoza oksidlanishining dixotomik yo'li ham deb ataladi.

Glikoliz jarayonining asosiy bosqichlaridan biri bu uch fosfoglitserinaldegidning (3-FGA) oksidlanib, 3-fosfoglitserinkislotasiga (3-FGK) aylanishidir. Ushbu jarayonni triozofosfat degidrogenaza fermenti katalizlaydi. Uning kofermenti NAD^+ birikmasidir. Fosfoglitserinaldegidning fosfoglitserinkislotasiga aylanish jarayonida ferment-substrat kompleksida *yuqori energetik bog'* hosil bo'ladi. Shuning bilan birgalikda bu jarayonda ADF va fosfat kislota ishtirok etib, ATF hosil qiladi. Ushbu jarayon *substratli fosforirlanish* deb ham ataladi.

Glikolizning oxirgi bosqichi-ikkinchi substratli oksidlanish natijasida hosil bo'lgan 3-FGK, fosfoglitsertmutaza ta'sirida izomerlanib, 2 fosfoglitserat kislotasiga aylanadi. 2 fosfoglitseratkislotasi tarkibidan yenolaza fermenti ishirokida o'zidan bir mol. suv ajralib chiqadi. Ushbu reaksiya birikma tarkibidagi energiya o'zgarishlari bilan boradi.

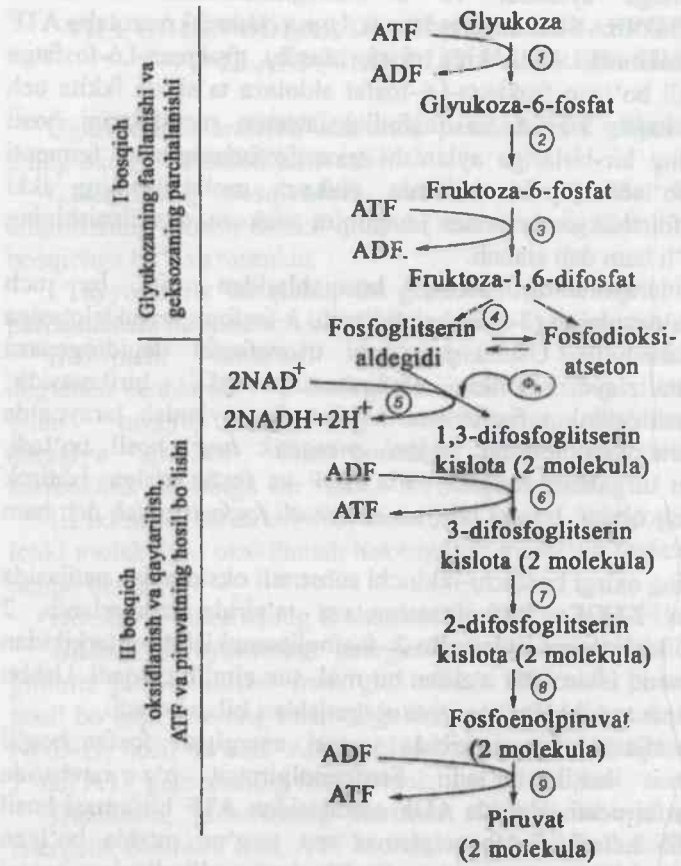
Buning natijasida esa tarkibida yuqori energiyali fosfat bog'li fosfoenolpiruvat hosil bo'ladi. Fosfoenolpiruvat o'z navbatida piruvatkinaza fermenti ta'sirida ADF moddasidan ATF birikmasi hosil bo'lishiga olib keladi. Fosfoenolpiruvat esa turg'un modda bo'lgan piruvat-pirouzum kislotasiga aylanadi. Binobarin glikolizning oxirgi mahsuloti pirouzum kislotasidir.

Biz bilamizki, hujayra ichki sharoitlarida bir molekula ATF birikmasining parchalanishi natijasida 41,868 kJ/mol (10 kkal) erkin energiya hosil bo'ladi. Demak, 8 mol. ATF moddasining erkin

energiyasi 335 kJ/mol yoki 80 kkal.ga tengdir. Glikolizning aerob sharoitdagi energetik balansi mana shu miqdorga tengdir (VII.2-rasm).

Glikolizning hujayradagi vazifasi. Aerob sharoitda glikoliz quyidagi vazifalarni bajarishi mumkin:

1) nafas olish substratlari bilan Krebs sikli orasidagi bog'liqlikni ta'minlaydi;



VII.2-rasm. Glikoliz reaksiyasining sxemasi (B.B.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva bo'yicha, 2004): *1–geksokinaza, 2–fosfoglukoizomeraza, 3–fosfofruktokinaza, 4–aldolaza, 5–glitseraldegid–3–fosfatdegidrogenaza, 6–fosfoglitseratkinaza, 7–fosfoglitseratmutaza, 8-enolaza, 9–piruvatkinaza.*

2) hujayraning energetik ehtiyojlari uchun zarur bo'lgan, har bir molekula glukoza molekulasi hisobiga (anaerob sharoitda parchalanishi natijasida) 2 mol. ATF va 2 mol. NADF sintezlanadi;

3) hujayradagi sintez jarayonlari uchun har xil intermediantlar hosil bo'lishiga, masalan, lignin va fenol birikmalarning biosintezi uchun zarur bo'lgan fosfoenolpiruvat hosil bo'lishiga yordam beradi;

4) xloroplastlarda glikolitik reaksiyalar natijasida NADFH birikmasiga bog'liq bo'lmagan ATF biosintezi uchun sharoit yaratadi; bundan tashqari xloroplastlarda zaxiralangan kraxmal metabolik jarayonlar natijasida 3 fosfor birikmalariga aylanib xloroplastlarda tashiladi.

VII.2. AEROB NAFAS OLISH
(Krebs sikli)

Biz yuqorida ko'rib o'tdikki, glikolizning oxirgi mahsuloti pirouzum kislotasidir. Bu bosqichning asosiy mohiyati shundaki, ushbu jarayon kislorodli muhitda ro'y berib, piruvatdan bir qator *ikki va uch karbon kislotalari,* va oxirgi mahsulot sifatida CO_2 va H_2O hosil bo'ladi. Ushbu jarayonni birinchi bor ingliz biokimyogari G. Krebs (1937) hayvonlar organizmi misolida ko'rsatganligi uchun, ko'pchilik hollarda Krebs sikli deb ham yuritiladi.

O'simliklarda ham ushbu jarayonning mavjudligini ingliz tadqiqotchisi A.Shibnell (1939) aniqlagan. Shuni aytib utish lozimki, o'simliklarda ushbu jarayonda qatnashuvchi barcha kislotalar va ularning metabolik o'zgarishida qatnashuvchi fermentlar aniqlangan. Ko'rsatilganki, suksinatdegidrogenaza fermentining ingibitori bo'lgan malonat piruvatning oksidlanishini to'xtatadi va o'simliklarning nafas olish jarayoni uchun zarur bo'lgan O_2 gazining yutilishini keskin kamaytiradi. Krebs siklining ko'pchilik fermentlari mitoxondriyalarda joylashgandir. Ayrim fermentlar, masalan, akonitaza va suksinatdegidrogenaza mitoxondriyalarning ichki membranasida joylashgandir.

Krebs siklining ketma-ketligi, Organik kislotalarning nafas olish jarayonida qatnashishi haqidagi fikr avvaldan bir qancha olimlarning diqqatini o'ziga tortib kelgan. Masalan, shved kimyogari T.Tunberg (1910) hayvon to'qimalarida ayrim organik kislotalardan (qahrabo, olma, limon) vodorodni tortib oluvchi fermentlar mavjudligini aniqlagan. Keyinchalik venger olimi A.Sent-Derde muskul to'qimalarining gomogenatiga oz miqdorda qahrabo, olma va

shavelsirka kislotasining qo'shilishi to'qimalar tomonidan kislorod yutilishini keskin ko'paytirishini kuzatgan.

Yuqoridagilardan kelib chiqib G.A. Krebs (1937) migratsiyalanuvchi kaptarlar muskuli misolida ikki va uch karbon kislotalarining oksidlanib CO_2 moddasigacha aylanishi jarayonlarining ketma ketligini va ushbu jarayonning limon kislotasi hosil bo'lishi bilan borishi hamda uning vodorodni tortib olinishi natijasida bo'lishini ko'rsatgan. Ushbu siklda piruvat bevosita oksidlanmaydi, ya'ni u kislorodli sharoitda, faol modda, Atsetil-CoA birikmasiga aylanganidan so'ngina uning oksidlanishi boshlanadi.

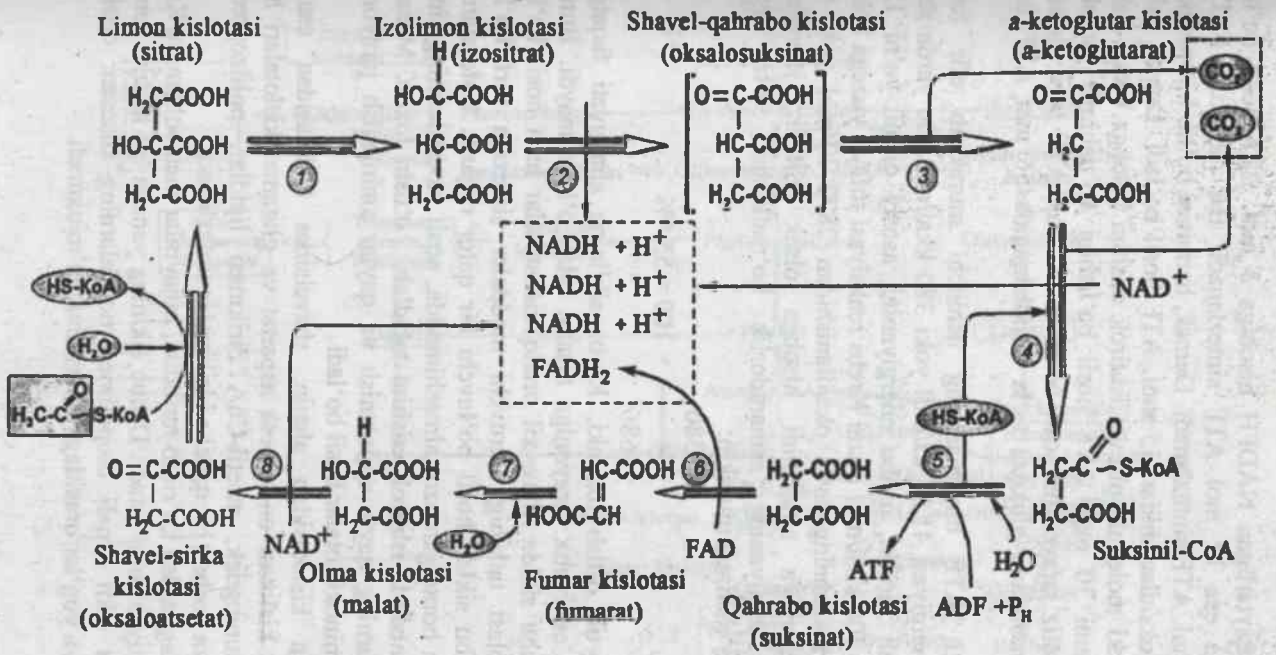
Dastlab atsetil-CoA oksoloatsetat kislotasi bilan reaksiyaga kirishib sitrat-sintetaza fermenti ishtirokida **sitrat** kislotasini hosil qiladi. Sitrat kislotasi akonitaza ishtirokida degidrirlanadi va **sisakonitni** hosil qiladi. U esa bir mol. suv biriktirib **izositrat** kislotasini hosil qiladi. Izositrat degidrirlanib **oksolosuksenat** kislotaga aylanadi. Shuning bilan birgalikda bu reaksiyada NADFH hosil bo'ladi. Oksolosuksenat kislota dekarboksillanib **a-ketoglutarat** kislotaga aylanadi. U ham yana dekarboksillanib, NADH va suksenil CoA hosil bo'ladi. Energiyaga boy suksenil-KoA birikmasidan **suksenat** kislota va ATF hosil bo'ladi.

Suksenat kislota SDG fermenti ishtirokida **fumarat** kislotasiga aylanadi. Fermentni kofermenti FAD bo'lib, u jarayon mobaynida $FADH_2$ hosil qiladi. Fumarat kislota fumaraza ishtirokida 1 mol suvni biriktirib, **olma** kislotasiga aylanadi. Olma kislotasi malatdegidrogenaza (MDG) fermenti ishtirokida oksidlanib oksoloatsetat kislotasiga aylanadi va qaytarilgan NADH hosil qiladi. Oksoloatsetat kislota yangi atsetil CoA bilan reaksiyaga kirishib, yangi siklni boshlaydi. Demak, ushbu siklda piruvatdan 3 mol. CO_2 ajralib 3 mol.H_2O birikadi hamda besh juft vodorod ajraladi.

Nafas olish zanjirining ma'lum joylarida elektron energiyasi ajralib fosforirlanishga sarf bo'ladi va ATF sintezlanadi. Bunda nafas olish zanjiridan o'tgan bir juft elektron hisobiga 3 molekula ATF sintezlanadi.

Mitoxondriyalardagi ATF molekulasi sintezlanishi jarayonini **oksidlanishli fosforirlanish** deyiladi.

Krebs siklining energetikasi va uning azot almashinuvi bilan bog'liqligi. Yuqorida keltirilgan ma'lumotlardan ko'rinib turibdiki, Krebs siklining reaksiyalarida 3 mol. NADH, NADFH, $FADH_2$ va substratli fosforirlanish hisobiga 1 mol. ATF hosil bo'ladi (VII.3-rasm).



VII.3-rasm. Krebs sikli (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva bo'yicha. 2004): 1–sitratsintaza, 2-akonitaza, 3–izositratdegidrogeneza, 4–ketoglutarategidrogeneza, 5–suksinat-CoA-ligaza, 6–suksinatdegidrogeneza, 7–fumaratgidrataza, 8–malatdegidrogeneza.

Har bir qaytarilgan NADFH hisobiga 3 mol. ATF hosil bo'ladi. Ushbu holda esa 12 mol ATF sintezlanadi. Bir molekula $FADH_2$ hisobiga 2 mol. ATF sintezlanadi. Demak, hammasi bo'lib bir molekula piruvatning oksidlanishidan 15 mol. ATF hosil bo'ladi. Demak ushbu jarayonda ikki molekula piruvat ishtirok etishini hisobga olsak, ushbu jarayonda jami 30 mol. ATF hosil bo'lishini ko'rishimiz mumkin. Agarda glikoliz jarayonida hosil bo'luvchi 8 mol. ATF ham inobatga olinsa, bir molekula glukoza to'la oksidlanganda 36 mol ATF hosil bo'lar ekan.

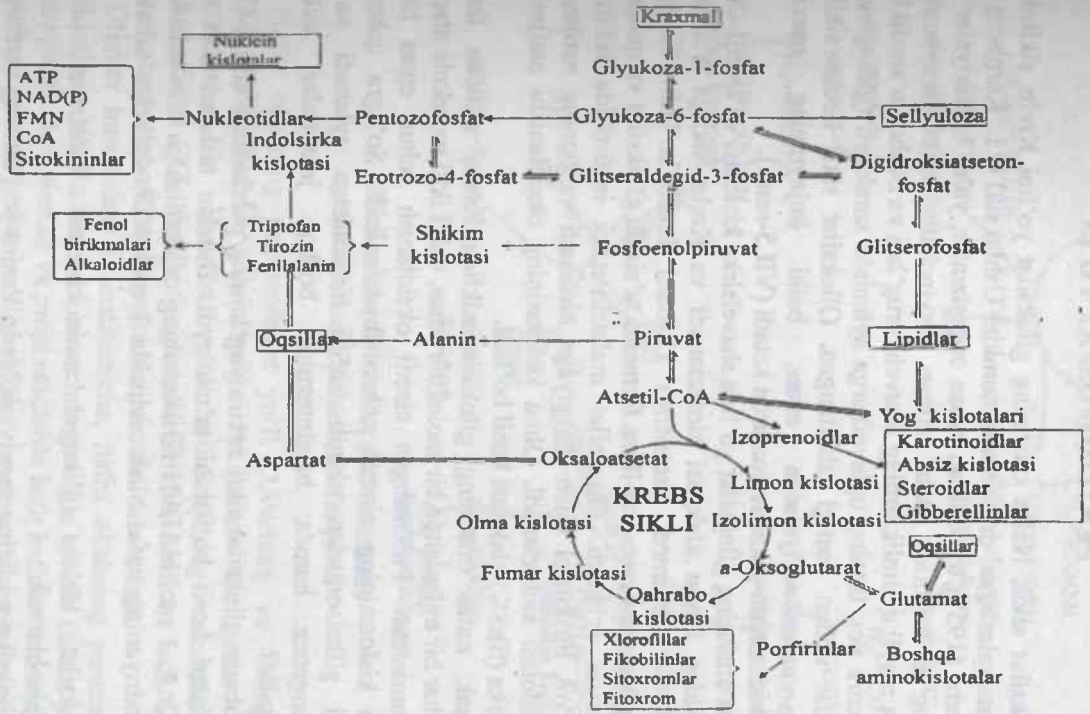
Bilamizki, ATF birikmasining uchinchi murakkab efir fosfat bog'ining energiyasi 41,87 kJ/mol yoki 380 kkal/mol. Bu yerda shuni hisobga olish zarurki, ushbu energiyaning asosiy qismi, ya'ni 1256 kJ/mol yoki 300 kkal/mol qismi Krebs reaksiyasi tufayli yuzaga keladi. Agar biz glukozaning to'la oksidlanishidan 2872 kJ/mol yoki 686 kkal/mol energiya ajralishini hisobga olsak glikoliz jarayonida ajraluvchi energiyaning samaradorlik ko'rsatkichini o'ta yuqori ekanligini ko'rishimiz mumkin:

$$\frac{380}{686} \cdot 100 = 55.4\%$$

Shuni aytib o'tish lozimki, Krebs siklining ahamiyati faqatgina hujayraning energetik jarayoniga hissasi bilan o'lchanmaydi. Bundan tashqari ushbu siklda xilma-xil oraliq mahsulotlar ham hosil bo'ladi. Ular protoplast tarkibiga kiruvchi moddalar sinteziga sarf bo'ladi. Avvalo ushbu siklda hosil bo'luvchi bir qator organik kislotalarning hujayralarda boradigan azot almashinuvida, oqsil moddalarining sintezi va parchalanishida ishtirok etishini takidlab o'tishi lozim. Masalan, ketokislotalarning qayta aminlanish va qaytar aminlanish jarayonlari natijasida aminokislotalar hosil bo'ladi.

Pirouzum kislotasidan alanin, shavelsirka kislotasidan esa a-ketoglutarat kislotasi undan esa aspartat va glutamat kislotalari hosil bo'ladi. Shuningdek, atsetil-CoA birikmasi lipidlar, poliizoprenlar, uglevodlar va boshqa bir qancha birikmalar sintezlanadi.

Yuqoridagilardan ko'rinib turibdiki, hujayralar metabolizmida Krebs sikli markaziy o'rinni tutadi. Ushbu siklning yanada bir muhim tomoni faqat Krebs sikli orqali biopolimer moddalarning–xususan, oqsillar, uglevodlar va yog'lar orasidagi almashinuv ta'minlanadi.



VII.4-rasm. Yuksak o'simliklarda glikolizning oraliq mahsulotlari va Krebs siklining boshqa metabolik yo'llar bilan o'zaro aloqasi (Taiz, Zeiger, 1998).

VII.3. NAFAS OLISHNING GLIOKSILAT VA PENTOZOFOSFAT YO'LI

Glioksilat sikli. Nafas olishning glioksilat yo'lini Krebs siklining modifikatsiyalashgani deb qarash mumkin. Ushbu sikl G.L. Karnberg va G.A. Krebs (1957) tomonidan tuban organizmlar, ya'ni bakteriyalar va zamburug'lar misolida kashf etilgan. Keyinchalik ushbu jarayonning ko'pgina moyli o'simliklarning unuvchi urug'lari va boshqa o'simliklar, ya'ni zaxira yog'larning uglevodlarga aylanishi xarakterli (glikogenez) o'simliklar uchun xosligi isbotlangan. Glioksilat sikli Krebs sikliga o'xshab mitoxondriyalarda emas, balki hujayraning maxsus mikrotanachalarda-glioksisomalarda ketadi (VII.5-rasm).

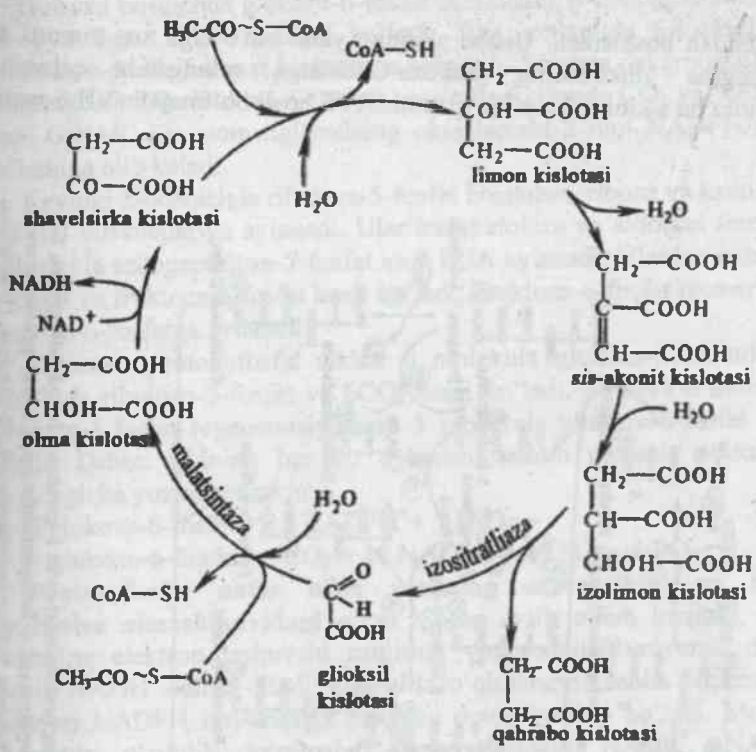
Nafas olishning glioksilat yo'lida shavelsirka kislotasi va atsetil-CoA birikmasidan limon kislotasi sintezlanadi va Krebs sikliga o'xshash sisokonit va izolimon (izotsitrat) kislotasi hosil bo'ladi. So'ngra izolimon kislotasi izotsitrat-liaza fermenti ta'sirida glioksilat va qahrabo kislotalariga aylanadi. Glioksilat malatsintetaza ishtirokida ikkinchi atsetil-CoA birikmasi bilan reaksiyaga kirishadi va buning natijasida olma kislotasi sintezlanadi. Olma kislotasining oksidlanishi natijasida shavelsirka (ShSK) kislotasi hosil bo'ladi.

Demak, nafas olishning glioksilat siklida Krebs siklidan farqli o'laroq har bir aylanishda bir molekula emas, balki ikki molekula atsetil-CoA qatnashadi. Faollashgan atsetil oksidlanish uchun emas balki qahrabo kislotasining sintezi uchun foydalaniladi. So'ngra qahrabo kislotasi gliksisomadan chiqib ShSK birikmasiga aylanadi va u glukoneogenez hamda biosintezning boshqa jarayonlari uchun foydalaniladi.

Binobarin glioksilat sikli zaxira yog'larning parchalanib atsetil-CoA molekulalari hosil bo'lishini ta'minlaydi. Bundan tashqari ikki mol atsetil-CoA, 1 mol NADFH birikmasining qaytarilishiga olib keladi. U mitoxondriyaning nafas olish zanjirida 3 mol ATF sinteziga sababchi bo'ladi.

Glioksilat kislota glikogol aminokislotasi biosintezi uchun manba hisoblanadi.

Glioksilat siklining asosiy mohiyati zaxira yog'larning sarflanishi ya'ni yog'larning parchalanishidan oraliq modda-atsetil CoA hosil bo'lishidan iboratdir (VII.5-rasm).

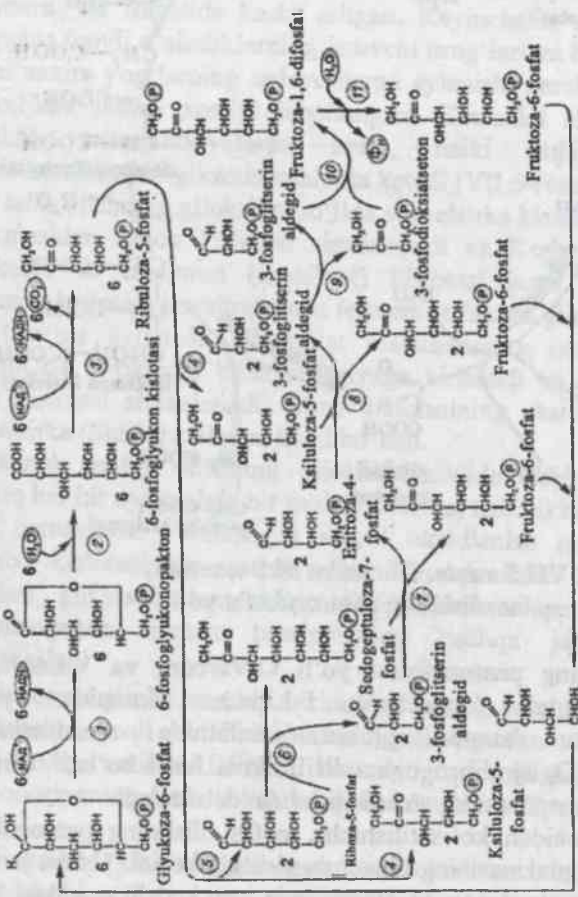


VII.5-rasm. Glioksilat sikl sxemasi, nafas olishning pentozofosfat yo'li.

Nafas olishning pentozofosfat yo'li O.Varburg va V.Engelgardt (1935–1938) hamda keyinchalik F.Lipman tomonidan yaxshi o'rganilgan. Bu jarayon glukoza-6-fosfatning oksidlanishidan boshlanadi va CO_2 ajralib 5 uglerodli birikma hosil bo'ladi. Shuning uchun u bu yo'lni apotomik parchalanish ham deb ataladi.

Olimlar tomonidan ko'rsatilishicha, nafas olishning pentozofosfat yo'li hujayra sitoplazmasining eruvchan qismida ketadi. Ushbu jarayon, shuningdek, xloroplastlar va proplastidlarda ham ketishi mumkin. Nafas olishning pentozofosfat yo'li jadalligi ayniqsa membrananing lipid birikmalari, nuklein kislotalar, hujayra devori, fenol birikmalari sintezlanayotgan joylarda yuqori bo'ladi. Pentozofosfat yo'li ham xuddi Krebs sikli singari siklik jarayondir. Chunki, glukozaning oksidlanishi nafas olishning pentozofosfat yo'li birinchi birikmasi bo'lgan glukoza-6-

fosfatdan boshlanadi. Ushbu siklning yana bir o'ziga xos tomoni ATF faqatgina glukozaning glukoza-6-fosfatga aylanishida qatnashadi. Ammo bu siklning hech bir qismida ATF hosil bo'lmaydi (VII.6-rasm).



VII.6-rasm. Oksidlanish-qaytarilishning pentozafosfat yo'li: 1–glukozo-6-fostadigidrogeneza, 2–glyukonolaktonaza, 3–fosforglyukonatdegidronaza, 4–fosfopentoepimeraza, 5–fosfopentoizomeraza, 6–fraskетolaza, 7–fransketolaza, 8–fransketolaza, 9–friozofosfatizomeraza, 10–aldolaza, 11–fosfotaza, 12–geksofosfatizomeraza.

Pentozofosfat siklni ikki qismga bo'lib qarash mumkin: 1) glukozaning oksidlanishi, 2) birlamchi substratning regeneratsiyasi uchun qandlarning rekombinatsiyasi.

Birinchi bosqichda glukoza-6-fosfat oksidlanib, 6-fosfoglukonolaktat va qaytarilgan NADFH hosil bo'ladi. Suv yordamida 6-fosfoglukonolakton 6-fosfoglukonat kislotasiga aylanadi. So'ngra dekarboksillanib pentozofosfat (D-ribulozo-5-fosfat) hosil qiladi. Bunda CO_2 va NADFH hosil bo'ladi. Bir atom uglerodning oksidlanishi 2 mol NADFH hosil bo'lishiga olib keladi.

Keyingi 2-bosqichda ribuloza-5-fosfat hosilalari, riboza va ksiluloza-5-fosfat birikmalariga aylanadi. Ular transketolaza va aldolaza fermenti ishtirokida sedogeptuloza-7-fosfat va 3 FGA aylanadi. Ulardan eritroza-4-fosfat va fruktoza-6-fosfat hosil bo'ladi. Fruktoza-6-fosfat izomerlanib glukozo-6-fosfatga aylanadi.

Umuman pentozofosfat siklda 6 molekula glukoza-6-fosfatdan 6 molekula ribulozo-5-fosfat va $6CO_2$ hosil bo'ladi. So'ngra 6 molekula ribulozo-5-fosfat regeneratsiyalanib 5 molekula glukoza-6-fosfat hosil qiladi. Ushbu siklning har bir aylanishi uchun umumiy reaksiyani quyidagicha yozish mumkin:

6 glukoza-6-fosfat + 12 $NADFH^+$ + 7 H_2O →

5 glukozo-6-fosfat + $6CO_2$ + 12 NADFH + 12 H^+ + H_3PO_4

Pentozofosfat nafas olish yo'lining energetikasi va uning moddalar almashinuvidagi o'rni. Shuni aytib o'tish lozimki, nafas olishning elektron tashuvchi zanjirida vodorodning universal donori bo'lib NADH xizmat qiladi. O'simlik to'qimalarida ushbu birikmaning miqdori NADFH birikmasiga nisbatan doimo yuqori bo'ladi. Muqobil sharoitda o'simlik to'qimalari hujayralaridagi $NADF^+$, NADFH birikmasining qaytarilgan holatida bo'ladi. Ammo NAD^+ oksidlangan holatda bo'ladi.

Izlanishlarda tasdiqlanishicha NADH birikmasiga nisbatan NADFH sekin oksidlanadi. Agarda substratlarning oksidlanishi natijasida, masalan, glukoza-6-fosfatning apotomik oksidlanishidagi kabi, to vodorod atomlari elektrontashuvchi zanjirga kirishidan oldin transgidrogenaza reaksiyasidagi kabi NAD^+ birikmasiga berilishi lozim. Agarda glukoza-6-fosfatning nafas olishning pentozofosfat yo'lidagi kabi barcha 12 juft elektron NADFH molekulasidan elektron tashuvchi zanjirda kislorodga uzatilganda, nafas olish zanjirida NADFH oksidlanib 3 mol ATF hosil qilishi sababli, yuqoridagi jarayonda 36 mol ATH hosil bo'ladi (3 ATF x 12 q 36 ATF). Buning energiyasi 41,868 kJ x 36 q 1507 kJ/mol demakdir. Amaliy jihatdan ushbu ko'rsatkich glukozaning nafas olish jarayonida dixotomik yo'l (glikoliz va Krebs sikli) bilan oksidlangandagi energiyasiga tengdir (38 mol. ATF=1591 kJ/mol).

Biroq nafas olishning pentozofosfat yo'lining asosiy mohiyati uning hujayra energetik almashinuvda qatnashish emas balki hujayralardagi plastik almashinuvda qatnashishidir. Pentozofosfat yo'lning plastik almashinuvda qatnashishi bir necha jabhalardan iboratdir:

1.Ma'lumki, NADFH asosan birqancha sintetik reaksiyalarda qatnashadi. Nafas olishning pentozofosfat yo'li (NOPY) esa yog' kislotalari sintezi, yog'lar, izoprenoidlar, piruvatning qaytarilishi karboksillanishi, nitratlar va sulfatlar va boshqa bir qancha birikmalarning qaytariiishi uchun zarur bo'lgan NADFH birikmasining xloroplastlar va mitoxondriyalardan tashqarida hosil bo'lishining asosiy manbasi hisoblanadi. Shuningdek, NADFH hujayradagi CH-birikmalarining qaytarilishi jarayonini muqobil ushlab turishda qatnashadi. Chunki u glutationning birlamchi qaytaruvchisi hisoblanadi.

2.NOPY jarayonida nuklein kislotalar va turli nukleotidlar (piridinlar, flavinlar, adenilat va boshq.) tarkibiga kiruvchi pentozalar sintezlanadi. Shuni aytib o'tish lozimki, hayvonlar va boshqa geterotrof organizmlarda ribozalar va dezoksiribozalar hosil bo'lishida qatnashuvchi pentozalar hosil bo'lishining birdan-bir yo'li bu NOPY usulidir. Ribozalar ATF, GTF, UTF va boshqa nukleotidlarning sintezi uchun zarurdir. Kofermentlar; NAD^+, $NADF^+$, FAD, koenzim-A ham nukletidlardir va ularning tarkibiga ham riboza kiradi.

3.NOPY hujayra metabolik jarayonlari uchun zarur bo'lgan uglerodning C_3-C_7 birikmalari hosil bo'lishida katta ahamiyatga ega. Masalan, NOPY jarayonida hosil bo'luvchi eritroza-4-fosfat hujayra devorlari lignin moddasi, dubil hamda o'stiruvchi moddalar, aromatik aminokislotalar, vita'minlar sintezlanishida zarur bo'lgan va ko'pchilik aromatik birikmalarning hosiladori bo'lmish shikim kislotasining sintezi uchun zarurdir.

4.NOPY hosilalari, Masalan, ribulozo-5-fosfat va NADFH, CO_2 moddasining qorong'ulikda fiksatsiyalanishida qatnashadi. NOPY tabiatan Kalvinning fotosintetik siklining o'girilgan shaklidir. Fotosintezdagi Kalvin siklida qatnashuvchi o'n beshta reaksiyadan faqatgina ikkitasi NOPY va glikoliz jarayonlariga uchramaydi xolos.

5.Xloroplastlarda oksidlanishli NOPY qorong'ulikda ro'y beradi. Bu esa yorug'lik yetishmaganda miqdoriy o'zgarib ketishi mumkin bo'lgan NADFH miqdorining keskin o'zgarishini oldini olib uning miqdorini muqobil darajada ushlab turadi. Bundan tashqari ushbu siklda hosil bo'luvchi triozofosfatlar xloroplastlarda 3-FGK

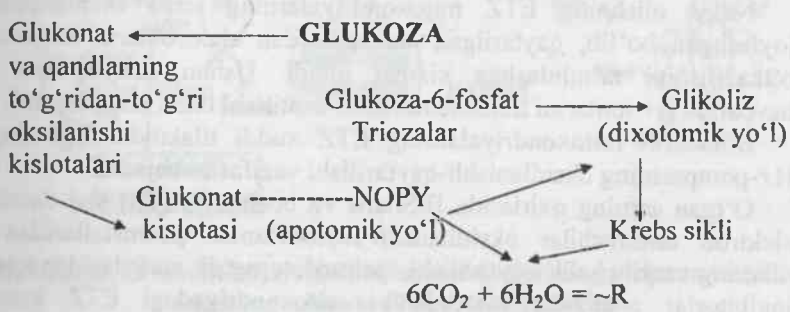
aylanadi. Bu birikma esa qorong'ulikda hujayradagi ATF miqdoriy darajasini ushlab turadi.

Yuqorida keltirilgan ma'lumotlardan ko'rinib turibdiki, NOPY mobaynida glukozaning oksidlanishi 12 bosqich reaksiyalardan iborat. Solishtirish uchun aytish lozimki, glukozaning dixotomik (glikolitik) pirouzum kislotasini hosil qilish, so'ngra ikki va uchkarbon kislotalari hosil qilish yo'li bilan oksidlanishi jarayoni bosqichlari 30 va undan ortiqdir.

Binobarin, glukoza-6-fosfatning NOPY jarayonidagi oksidlanishi bosqichlari har doim ham hujayrada oxirigacha ketmasligi mumkin. Ko'pchilik hollarda NOPY jarayoni bosqichlarining birida u glikolitik yo'lga o'tib ketishi mumkin. Masalan, mana shunday bosqichlardan biri transketolaz reaksiyasi bo'lishi, bunda esa ksiloza-5-fosfat va eritroza-4-fosfat glikoliz va NOPY jarayonlarining umumiy substratlari bo'lgan, fruktoza-6-fosfatga hamda 3-FGK aylanishi mumkin.

Qandlarning oksidlanishi to'g'risida gap ketganda ayrim bakteriyalar, zamburug'lar, hayvonlar hamda fotosintezlovchi dengiz suv o'tlarida kuzatilgan *qandlarning to'g'ridan-to'g'ri oksidlanishi* (QTTO) mumkinligini ham etiborga olish lozim. Bunda glukoza nafas olishning glikolitik yo'lidagi kabi geksozaning ikki marotaba fosforlanishi yoki pentozofosfat yo'lidagi kabi bir marotaba fosforlanib so'ngra oksidlanmasdan to'g'ridan-to'g'ri oksidlanadi. Ammo yuksak o'simliklarda qandlarning to'g'ridan-to'g'ri oksidlanishi haqida ishonarli dalillar hozircha yo'q.

Biz nafas olishning sikllari-glikoliz, ikki va uchkarbon kislotalar NOPY hamda qandlarning to'g'ridan-to'g'ri oksidlanishi jarayonlari orasidagi bog'liqlikni qo'yidagi sxema orqali ifoda qilishimiz mumkin:



Biz yuqorida keltirganimiz glikoliz, NOPY va QTTO jarayoni orasidagi bog'liqlik glukonat kislotasi va fosfouchliklar orqali amalga oshadi.

Hujayradagi glikoliz va NOPY bir-biridan fazoviy chegaralanmagan. Ushbu jarayonlar proplastidlar, xloroplastlar va sitoplazmaning eruvchan qismida ro'y beradi. Ularning substratlari umumiydir, ya'ni glukoza-6-fosfat, fruktoza-6-fosfat va 3-fosfoglitserinaldegiddir. Muqobil sharoitda NOP yo'lining umumiy nafas olish jarayonidagi hissasi 10–40% atrofida va u to'qimalarning tipiga hamda funksional faolligiga bog'liqdir. Anaerob sharoitlarda glikoliz NOPY nisbatan ustundir. Ammo xloroplastlarda apotomik oksidlanishning faolligi glikolizga nisbatan birmuncha yuqoridir.

Sitoplazmada NOPY ko'pgina mahsulotlari glikoliz orqali metabolik jarayonlarga kirishadi. Noqulay sharoitlarda, Masalan, qurg'oqchilik, kaliy yetishmasligida, infeksiya tushganda, qorong'ulikda, sho'rlanishda va qarish jarayonlarida NOPY faolligi ortadi.

Nafas olishning elektrontashuvchi zanjiri va oksidlanishli fosforirlanish. Krebs sikli, glioksilat va pentozofosfat yo'llar faqatgina yetarli darajada kislorod bo'lsagina borishi mumkin. Shuning bilan bir vaqtda ushbu sikllarda O_2 bilvosita qatnashmaydi. Xuddi shuningdek, Krebs siklida substratli fosforirlanish natijasida suksinil Co-A darajasida hosil bo'ladigan ATF ni hisobga olmaganda ushbu sikllarda ATF ham sintezlanmaydi. Kislorod nafas olishning oxirgi bosqichida mitoxondriyalardagi elektrontashuvchi zanjirda (ETZ) qaytarilgan NADH va $FADH_2$ birikmalarining oksidlanishi bilan bog'liq jarayonlar uchun zarurdir. Xuddi shuningdek, ATF sintezi ham ETZ bo'ylab elektronlar tashiluvi bilan bog'liq.

Nafas olishning ETZ mitoxondriyalarning ichki membranasida joylashgan bo'lib, qaytarilgan substratlardan elektronlarni kislorodga o'tkazilishini ta'minlashga xizmat qiladi. Ushbu jarayon esa o'z navbatida H+ ionlarini transmembranali uzatilishi bilan birga boradi.

Binobarin mitoxondriyalarning ETZ xuddi tilakoidlardagi singari H+-pompasining oksidlanishli-qaytarilishi vazifasini bajaradi.

O'tgan asrning oxirlarida B.Shans va boshq. (AQSh) shu davrdagi elektron tashuvchilar oksidlanishli-fosforirlanish potensiallaridan va ularning vaqtinchalik qaytarilishi spektrofotometrik natijalaridan hamda ingibitorlar analizidan foydalanib, mitoxondriyadagi ETZ komponentlarini quyidagicha joylashtirishgan:

Suksinat-FAD↘ $1/2O_2+2H^+$

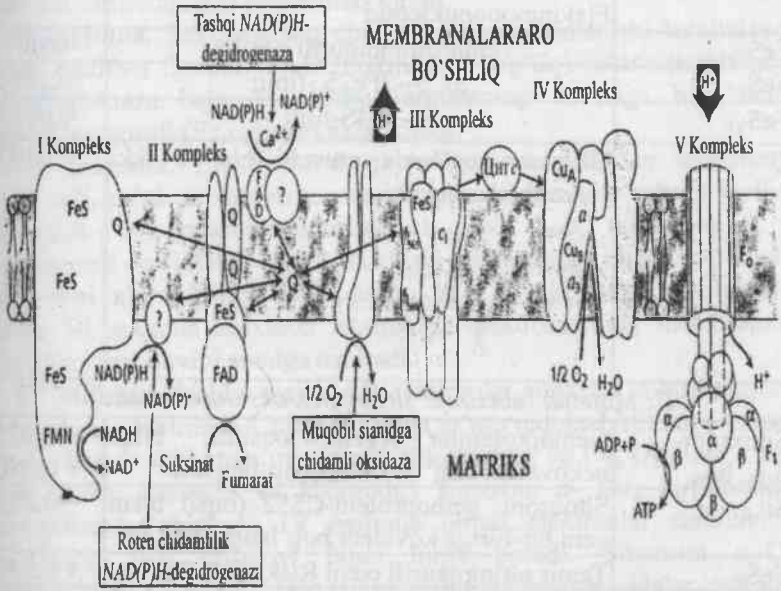
NADH→FMN→Q→Sit.b →Sit.s_r→ Sit.s—Sit.a,a_3 ↓

H_2O

Demak, NADH yoki suksinatdan bir juft elektron ETZ bo'ylab kislorodgacha ko'chiriladi va u qaytarilib hamda ikkita protonni biriktirib suvni hosil qiladi.

Keyinchalik D.Grin (1961) mitoxondriyalar membranasidagi barcha elektron tashuvchilar, asosan, to'rtta majmuaga birikkan degan fikrga kelgan. So'ngi ilmiy izlanishlar ushbu nazariyani tasdiqlagan. ETZ asosiy komponentlarining tarkibi va xossalari hamda ularning majmualari quyidagi jadvalda keltirilgan (VII.1-jadval).

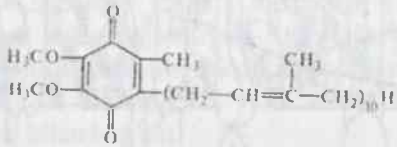
Hozirgi zamon fani ma'lumotlariga qaraganda mitoxonlriyalarning nafas olish zanjiri asosiy to'rtta kichik fermentli tizimlarni va molekular massasi bo'yicha uncha yirik bo'lmagan ikkita-ubixinon va sitoxrom majmualarini o'z ichiga oladi (VII.7-rasm).



VII.7-rasm. O'simlik hujayralari mitoxondriyalarining elektron tashiluv zanjirining tuzilishi (Taiz, Zeiger, 1998).

VII.1-jadval

O'simliklar elektrontashuvchi zanjiri komponentlari va ularning standart oksidlanishli-qaytarilishli potensiallari(E'o). (V.V.Polevoy, 1989)

Komponentlar	Xossalari	E'o, V
I Majmua (NADH: SoQ-oksidoreduktazalar)		
NADH	Qaytarilgan nikotinamidadenindinukleotid	-0,320
FMN	Endogen NADH birikmasini oksid-lovchi degidrogenazaning kofermenti flavinmononukleotid	-0,070 -0,300
FeS_{N1}	Temir oltingugurtli oqsillar (markazlar):	-0,305
FeS_{N3} FeS_{N2}	N_1,-2Fe2S; N_2, N_3-4Fe4S	-0,245 -0,220
II Majmua (suksinat: ubixinon-oksidoreduktaza)		
FAD	Suksinatdegidrogenazaning kofermenti-Flavinmononukleotid	-0,045
FeS_{S1}	Temir oltingugurtli oqsillar	-0,007
FeS_{S2}	Si, S_2-2Fe2S -tipli;	(0,230)
FeS_{S3}	S_3-4F4S-tipli	+0,020
Q	Ubixinon-yog'larda eruvchi bir va ikki elektronli tashuvchi 	+0,070
III Majmua (ubixinol: sitoxrom s-oksidoreduktaza)		
Sitoxrom b_{556}, b_{560}	Gemoproteinlar (gem oqsillar bilan nekovalent bog'lar orqali bog'langan)	+ 0,075 + 0,080
$Sit._{S1}$	Sitoxrom, gemoprotein-C552 (oqsil bilan gem bir-biriga kovalent bog'langan)	+ 0,235
FeS_R	Temir oltingugurtli oqsil Riske (2Fe2S)	+ 0,280
Sit.s	Sitoxrom, gemoprotein-S_{550} (oqsil va gem bir-biriga kovalent bog'langan), suvda eruvchan	+ 0,235
IV Majmua (sitoxrom s, kislorod-oksidoreduktaza; sitoxromoksidaz)		

Sit.a	Sitoxrom a-gemoprotein. Bundagi gem oqsillar bilan nekovalent bog'langan.	+ 0,190 + 0,210
Cu_A	Sitoxrom s bilan birga faoliyat ko'rsatadigan mis atomining redoks-komponent majmuasi	
Sit.a_3	Sitoxrom a_3 -gemoprotein; (kislorod bilan o'zaro ta'sir qilishi mumkin)	+ 0,385
Su_B	Mis atomi (sitoxrom a_3 ning kislorod bilan o'zaro ta'siri majmuasida qatnashadi)	
O_2, H_2O	$1/2O_2 + 2H^+ + 2e^- \rightleftarrows H_2O$	+ 0,816

I majmua. Elektronlarni NADH molekulasidan ubixinon Q birikmasiga ko'chirilishini ta'minlaydi. Uning uchun substrat bo'lib Krebs siklida qaytariluvchi mitoxondriyalarning ichki NADH birikmasi xizmat qiladi. Majmua tarkibiga FMN birikmasiga bog'liq bo'lgan NADN: o'zida uchta temiroltingugurtli markaz (FeS_{N1-3}) saqlovchi ubixinon oksireduktaza fermentlari kiradi.

II majmua. Suktsinatning ubixinon bilan oksidlanishi katalizlaydi. Ushbu vazifani flavinli (FAD birikmasiga bog'liq) suktsinat:ubixinon-oksidoreduktaza bajaradi. Ushbu fermentning tarkibiga ham uchta temiroltingugurtli (Fe_{s1-3}) markazlar kiradi.

III majmua. Elektronlarni qaytarilgan ubixinondan sitoxromga ko'chiradi, ya'ni ubixinohtsitoxrom s-oksireduktazaga o'xshash faoliyat ko'rsatadi. O'z tarkibida sitoxrom b_{556} va b_{560}, fsitoxrom *s*\ va oltingugurtli oqsil Riske kiradi. Tuzilishi va vazifalari jihatidan o'simlik hujayralari xloroplastlar tilakoidining b_6 - *f* majmuasiga o'xshashdir. Ushbu III majmua ubixinon ishtirokida elektronlarning membranalar orqali faol tashiluvini amalga oshiradi.

IV majmua. Ushbu majmuada elektronlar sitoxrom *c* birikmasidan kislorodga ko'chiriladi. Uning tarkibiga to'rtta redoks-birliklar: sitoxrom *a* va a_3 hamda ikki atom mis kiradi. Sitoxrom a_3 va Cu_b O_2 bilan o'zaro ta'sir qilishi mumkin va kislorodga sitoxrom *a*- Cu_A birikmasidan elektronlar ko'chiriladi. IV majmua orqali elektronlar tashiluvi N ionlarining faol tashiluvi bilan birga boradi. Sitoxrom a_3-Cu_b birikmasining O_2 bilan o'zaro ta'siri ayrim ingibitor moddalar, masalan, sianid, azid, yoki CO ta'sirida to'xtatilishi mumkin.

Oksidlanishli fosforirlanish. Yuqoridagilardan kelib chiqadiki, elektronlarning NADH molekulasidan mitoxondriyalarning ETZ orqali kislorodga ko'chirilishi erkin energiyani yo'qotish bilan birga boradi.

Ushbu energiyaning taqdiri qanday? Bu yerda shuni aytib o'tish lozimki, o'tgan asrda V.A.Engelgardt aerob nafas olish jarayonida ATF moddasining to'planishini kuzatgan (1931). U birinchi bor ADF birikmasining fosforirlanishi va aerob nafas olishning birgalikda borishi haqidagi nazariyani oldinga surgan. Keyinchalik rossiyalik biokimyogarlar VA.Belitser va amerikalik G.Kaikar Krebs siklining oraliq mahsulotlari, xususan, qahrabo va limon kislotalarining hayvon to'qimalari suspenziyasi bilan oksidlanishi jarayonida anorganik fosfor yo'qolib ATF hosil bo'lishini tajribalar asosida tasdiqlashdi.

Anaerob sharoitda yoki nafas olish jarayonini sianid ta'sirida to'xtatilsa bunday fosforirlanish kuzatilmaydi. Mitoxondriyalarning ETZ bo'ylab elektronlarning tashiluvi mobaynida ADF birikmasining fosforirlanib, ATF moddasini hosil qilishi *oksidlanishli-fosforirlanish* jarayoni nomini oldi. Hozirgi vaqtda tajribalar asosida aniq ko'rsatilganki, NADH molekulasidan kislorodga bir juft elektronning ko'chirilishi eng kamida uch molekula ATF moddasining hosil bo'lishiga olib keladi, ya'ni fosforirlanish koeffitsiyenti P/O q 3. Fosforirlanish koeffitsiyentining ushbu ko'rsatkichi ko'chiruvchilar har xil guruhlari orasida energiyaning kamayib borishi bilan izohlanadi.

Elektronlarning ko'chirilishida energiyaning kamayib borish ko'rsatkichlari eng kamida uch molekula ATF sintezlanishi uchun bemalol yetib ortadi. Masalan, I majmuadagi NADH va FeS_H2 orasida elektronlarning ko'chirilishida -50 kJ atrofida bo'lsa, III majmuadagi ubixinon va sitoxrom Si orasida -13 kJ va nihoyat sitoxrom *a*- Su_A va O_2 o'rtasida -84 kJ. Agarda FAD foydalanilishi bilan suksinat oksidlanayotgan bo'lsa, fosforirlanishning birinchi bosqichi ro'y bermaydi va faqatgina 2e~ ko'chirilishi natijasida ikki molekula ATF sintezlanadi.

Hozirgi vaqtda oksidlanishli fosforirlanish mexanizmi haqida uchta nazariya mavjud. Bular: kimyoviy, mexanokimyoviy (shakl o'zgarishli) va kimyoosmotik.

Kimyoviy gipoteza. Ushbu gipotezaga asosan mitoxondriyalarda oqsil tabiatli intermediatorlar (X, Y, Z) mavjud bo'lib, ular munosib qaytarilgan tashuvchilar bilan majmualar hosil qiladi. Buning natijasida majmuadagi tashuvchi oksidlanadi va yuqori energiyali bog' hosil bo'ladi. Majmuaning intermediatorlarga parchalanishi natijasida avvalo yuqori energiyali bog'ga anorganik fosfat birikadi. So'ngra esa u ADF birikmasiga uzatiladi. Ammo shu vaqtgacha yuqori energiyali

intermediatorlar ajratib olinmagan hamda ularning mavjudligi biror bir usulda aniq ko'rsatilmagan.

Mexanokimyoviy gipoteza. Ushbu gipotezaga asosan elektronlarni ko'chirish mobaynida ajraluvchi energiya bevosita mitoxondriyalar ichki membranasi oqsillarining yangilanishiga olib keladi va bunda oqsilning energiyaga boy shakliy o'zgarishi yuzaga keladi hamda u o'z navbatida ATF hosil bo'lishini ta'minlaydi. Xuddi shunday gipotezalardan biri amerikalik biokimyogar P.D.Boyer (1965) tomonidan taklif qilingan.

Binobarin, mexanokimyoviy gipotezaga asosan oksidlanish energiyasi avvalo mexanik energiyaga aylanib, so'ngra ATF birikmasining yuqori energiyali bog'iga aylanadi. Ammo mexano-kimyoviy gipoteza ham xuddi oksidlanishning kimyoviy nazariyasiga o'xshash mitoxondriyalar mavjud muhitning nordonlashishi hodisasini tushuntirib beraolmaydi.

Kimyoosmotik nazariya. Hozirgi vaqtda oksidlanishli fosforirlanish jarayonining nisbatan tan olingan gipoteza bu angliyalik biokimyogar P.Mitshellga (1961) taalluqlidir. Uning fikricha elektronlarning molekula-tashuvchilar orqali harakatlanishi mitoxondriyalarning ichki membranalarida yuz beruvchi H^+ ionlarining tashiluvi tufayli yuz beradi. Buning natijasida membranalarda o'z ichiga kimyoviy yoki osmotik gradiyent (ΔpH) va elektrik gradiyentni (membrana potensiali) oluvchi H^+ ionlarining elektrokimyoviy potensiali hosil bo'ladi. Bundan kelib chiqadiki, ATF sintezi uchun zarur energiyaning manbasi H^+ ionlarining transmembranali elektrokimyoviy potensialidir. Bu esa proton kanallari orqali H^+ ionlarining membrana ATFazasi tufayli tashiluvi natijasida yuzaga keladi.

Mitshell nazariyasiga asosan tashuvchilar membranani navbat bilan «tikadi» va membrananing bir tomoniga elektronlar ham protonlar ham tashiladi. Ikkinchi tomoniga esa faqat elektronlar tashiladi. Buning natijasida H^+ ionlari faqat membrananing bir tomoniga yig'iladi.

Mitoxondriyalarning ichki membranasi qarama-qarshi tomonlarida protonlarning konsentratsiya gradiyentiga qarshi harakatlanishi natijasida elektrokimyoviy potensial vujudga keladi. Mana shu tarzda, ya'ni membranalarning bo'shalishi – konsentratsiya gradiyenti bo'yicha protonlarning ATFaza orqali tashiluvi natijasida zaxiralangan energiya ATF sintezi uchun foydalaniladi. Bu yerda ATFaza xuddi ATF-sintetaza kabi ishlaydi.

O'tgan davrda Mitshellning kimyoosmotik nazariyasi bir qancha tadqiqotchilarning tajribalari asosida o'z tasdig'ini topmoqda. Masalan,

1973-yilda. amerikalik olim E.Reker tomonidan ho'kiz yuragi mitoxondriyalaridan o'zida qatorlashgan ATFazalarni tutgan lipomomalar (fosfolipidlar vezikulalari) va galofil (Halobasterium halobium) bakteriyalardan yorug'lik energiyasi hisobiga proton gradiyenti hosi qiluvchi xromoprotein-bakteriorodopsin ajratib olingan. Ushbu liposomalarning membranalarini rekonstruktsiyalash (qayta tiklash) uchun zarur fosfolipidlar o'simliklardan (loviyasimon dukkaklilardan) ajratib olingan. Mana shu usulda olingan gibrid pufakchalarda yorug'likda fosforirlanish jarayoni kuzatilgan.

ATF sintezi mexanizmi. Mitoxondriyalarning ichki membranasi orqali ATFaza majmuasi yordamida ATF hosil bo'lishi bilan protonlarning diffuziyasi jarayonining birgalikda borishi shartli ravishda ATF sintezining F_1 omil deyiladi. F_1 5 ta har xil tipli 9 ta subbirlikdan iborat suvda eruvchan oqsildir. F_1 oqsili ATFazani ifodalaydi va u boshqa bir F_0 oqsili majmuasi (membranani «tikuvchi») bilan membranaga bog'langan. Ushbu F_0 oqsil majmuasi katalitik faol emas va u faqatgina H^+ ionlarini membranalar orqali F_1 majmuaga ko'chirilishida kanal sifatida xizmat qiladi.

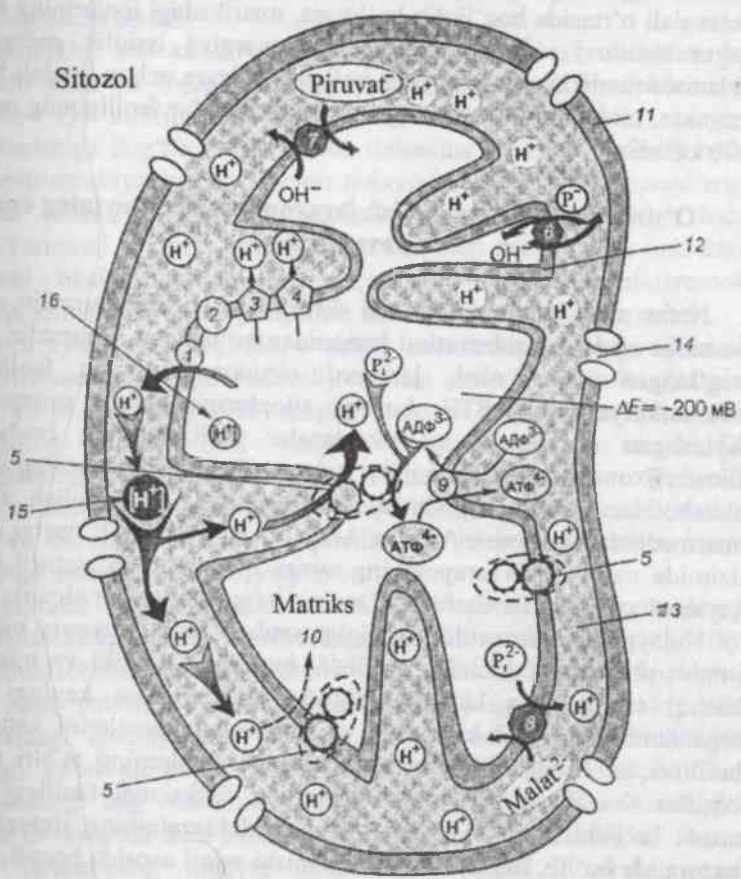
F_1 va F_0 majmualari tufayli ATF sintezlanish jarayonining mexanizmi hozircha oxirigacha o'rganilmagan. Ammo bir nechta gipotezalar mavjud. Biz shulardan ayrimlarini ko'rib chiqamiz.

ATF sintezining «to'g'ridan-to'g'ri sintezi» Mitshell tomonidan taklif qilingan (sxema). Ushbu sxemaga asosan fosforirlanishning birinchi bosqichida ADF ferment majmuasining GVkomponenti bilan bog'lanadi (A). So'ngra protonlar F_0- komponentining kanallari orqali harakatlanadi va fosfatdagi kislorodlarning biriga birikadi va bir molekula suv holatida ajralib chiqadi (B). ADF molekulasidagi kislorod atomi fosfor atomi bilan birikadi va ATF hosil qiladi. So'ngra esa ATF molekulasi ferment molekulasidan ajralib chiqadi (B).

ATF sintezining g'ayri tasviriy mexanizmi bo'yicha ham bir nechta variantlar bor. Ulardan biri sxemada ko'rsatilgan P.Boyer nazariyasidir. Bunda ADF va anorganik fosfat ferment molekulasiga energiya talab qilmasdan birikadi.

Proton kanallari orqali H^+ ionlarining o'z elektrokimyoviy potensiali gradiyentiga asosan harakatlanishi jarayonida ular F_r **majmuaning** ayrim uchastkalariga birikadi. Buning natijasida ferment molekulasida konformatsion o'zgarishlar vujudga keladi va ADF va F_n birikmalaridan ATF sintezlanadi. Matriksga protonlarning chiqishi ATF-sintetaza

majmuasining o'zining birlamchi ko'rinishiga qaytishiga va va ATF moddasining ajralishi bilan birga boradi (VII.8-rasm).



VII.8-rasm. Mitoxondriyalarda ATF sintezi bilan bog'liq bo'lgan protonlar tashiluvining sxemasi (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva bo'yicha, 2005):

1–4-elektron tashiluv kompleksi, 5–ATF-sintaza(«kompleks V»), 6–fosfat ko'chiruvchi, 7–piruvat ko'chiruvchi, 8–dikarbon kislotalari ko'chiruvchisi, 9–adenil nukleotidlari ko'chiruvchilari, 10–parchalovchi, 11–tashqi membrana, 12–ichki membrana, 13–membranalararo bo'shliq, 14–teshikchalar, 15–H^+ ionlarining yuqori konsentratsiyasi, 16–H^+ ionlarining past konsentratsiyasi.

Binobarin G'_1 energiyali holatida xuddi ATF–sintetazaga o'xshab ketadi. Agarda ATF ajralishi va H^+ ionlarining elektrokimyoviy potensiali o'rtasida bog'liqlik bo'lmasa, matriksdagi ionlarining teskari-qayta tashiluvi jarayonida ajraluvchi energiya issiqlik energiyasiga aylanishi mumkin. Bu hol ayrim hollarda hujayra uchun foydali bo'lishi mumkin, muhitdagi haroratning oshishi fermentlar faolligining ortishiga olib keladi.

O'simliklardagi nafas olish jarayoni boshqariluvining endogen mexanizmlari

Nafas olish jarayonining turli darajalarda bo'lishi mumkin. Avvalo bu nafas olishning substratlari tomonidan bo'ladigan nazoratdir. O'zaro bog'langan nafas olish jarayoni oksidoreduktazalar faolligining, mitoxondriyalarning ETZ, boshqa sitoplazma hamda organoidlarda joylashgan oksigenaza va oksidazalar faolliklarining boshqariluvi allosterik omillar sifatida faoliyat ko'rsatadigan birikmalarning umumiy metabolitlar uchun raqobatidan kelib chiqadi. Nafas olish siklining intermediatlari bo'lmish ATF va ADF, NADH va NAD^+ qaytar aloqalar tizimida nafas olish jarayonining ayrim qismlarini to'xtatishi (manfiy qaytar aloqa) yoki faollashtirishi mumkin (musbat qaytar aloqa).

Hujayradagi fermentlar faolligiga undagi fizik-kimyoviy muhitning (muhit pH ko'rsatkichining surilishi, ionlarning tarkibi va miqdori va boshq) ta'siri juda kattadir. Shuning uchun ham keyingi vaqtda organizmlarning fizik-kimyoviy va funksional xossalarini katta etibor berilmoqda. Nafas olish jarayoniga fitogormonlarning ta'siri ularning oqsillar sintezlanishiga yoki hujayraning funksional faolligiga ta'siri orqali bo'lishi mumkin. Ayrim oksidoreduktazalarning sintezi genom nazoratida bo'lib, hujayraning rivojlanishi rejasi asosida boradi. Hozirgi vaqtda olimlarning aniqlashicha, har bir hujayra uchun uning rejalashtirilgan rivojlanishi va o'limi programmasi mavjudligi aniqlangan (V.P.Skulashev, 2003).

Elektronlar va protonlar tashiluvining xilma-xil yo'llari. Ko'pchilik tugallovchi oksidlanish jarayonlarining mohiyati «terminal oksidazalarning» katalizi natijasida elektronlarning kislorodga ko'chirilishidan iboratdir. Ushbu turkumga taalluqli oksidazalar tizimi hujayra mitoxondriyalarida, endoplazmatik retikulumda va sitoplazmada (sitozolda) joylashgan bo'lishi mumkin. Asosiy redoks-tizim hujayra-nafas olish zanjiri mitoxondriyalarning ichki membranasida

joylashgandir. Uning terminal oksidazasi bo'lib sitoxromoksidaza hisoblanadi. Redoks-zanjir bo'ylab ko'chirilishi ATF molekulasida zaxiralangan yuqori energiyali bog'lar tufayli energiyaning ajralishi bilan birgalikda beradi.

O'simliklar mitoxondriyalarida alternativ terminal oksidaza deb ataluvchi yana bir oxirgi ferment faoliyat ko'rsatadi. U elektronlarni koenzim Q birikmasidan oladi va uning faoliyati energiya zaxiralanishiga bog'liq emas. Ushbu tizimning faoliyati o'simlik nafas olish mitoxondriyalarining hayvon hujayralari o'xshash organoidlariga nisbatan sianid moddasiga kuchsiz sezuvchanligi bilan ifodalanadi.Terminal oksidazalarning tabiati haqidagi ma'lumotlar juda kam. Terminal oksidazalarning kislorodga sezuvchanligi sitoxromoksidazalarga nisbatan ancha past, lekin faolligi yetarli darajada yuqori.

Shuni aytib o'tish lozimki, o'simlik mitoxondriyalardagi alternativ nafas olishning (sianidga chidamli) vazifasi noma'lum. Nafas olishning ushbu yo'li hujayrada ATF miqdori yuqori holatida va nafas olish faolligining asosiy ETZ bo'ylab pasayganida, ya'ni NADH birikmasining oksidlanishini yuzaga chiqaruvchi holatda ro'y beradi. Ayrim o'simliklarning so'tasida ushbu tizim termogenezda ishtirok etishi va buning natijasida to'qimalardagi harorat atmosfera havosi haroratiga nisbatan 10-20°C yuqori bo'lishi mumkin.

Hujayralar sitoplazmasida tarkibida mis ionlarini saqlovchi askorbatoksidaza hamda polifenoloksidaza fermentlari faoliyati tufayli piridinnukleotidlarning oksidlanishli qaytarilishini yuzaga chiqaruvchi tizim ham mavjud. Askorbatoksidazaning hujayradagi nafas olish jarayonidagi ahamiyatidan biri bu uning muhim qaytaruvchilardan ekanligi, ya'ni glutation va NAD(P)H tizimlaridan iborat bo'lib, u glutationning eng muhim qaytaruvchisi hisoblanadi. Shuningdek, hujayra devorlarida ham askorbatoksidaza faolligi kuzatilgan. Ammo ushbu fermentning hujayra devoridagi vazifasi hozircha yaxshi o'rganilmagan.

Polifenoloksidazalar o-ikkifenollarni, p-ikkifenollarni, monofenollar va boshqalarni oksidlovchilardir. Fenollarning oksidlanishi NAD(P)H yoki askorbat kislotasining oksidlanishi bilan birga boradi. Shuningdek, Polifenoloksidazalar o'simliklardagi «jarohatlar»ning bitishida ham qatnashadi. Masalan, o'simliklar to'qimalar jarohatlanganda fenollarni xinonlarga aylantiradi. Xinonlar esa o'simlikning jarohatlangan joylariga mikroorganizmlar qarshilik qiladi, ya'ni ular mikroorganizmlar uchun zaharli bo'lganligi uchun infeksiya tushishiga qarshilik qiladi.

Buning natijasida kartoshka, olma va boshqa mevalarning kesilgan joylarida qo'ng'ir rang paydo bo'ladi. Polifenoloksidazalarning faolligi to'qimalarning qarish jarayoni mobaynida ko'payadi.

Sitoplazmada flavoproteinli oksidazalar mavjud bo'lib, ular turli substratlarni oksidlashda qatnashadi. Yuqorida ko'rsatib o'tilgan oksidlanishning oxirgi oksidazalari, masalan, sitoxromoksidaza, polifenoloksidaza, askorbatoksidaza va flavoproteinli oksidazalar kislorodning parsial bosimining va haroratning o'zgarishiga turlicha reaksiya ko'rsatadi. Masalan, sitoxromoksidaza kislorodga nisbatan yuqori moslanganganligi sababli uning faolligi amaliy jihatdan kislorodning parsial bosimiga bog'liq emas. Shuningdek, sitoxromoksidaza haroratning past ko'rsatkichlarida ham bemalol faoliyat ko'rsata oladi. Ammo uning fermentativ faoliyatiga haroratning Q_{10}= 4-6°C ko'rsatkichi juda kuchli ta'sir qilishi mumkin.

Terminal oksidazalarning ayrim xususiyatlari (Bidwell, 1979)

VII.2-jadval

Ferment	Kislorodga nisbatan, xususiyati	ATFsintezi bilan bog'liqligi	Sianidga nisbatan sezgirligi	COga nisbatan sezgirligi
Sitoxromok-sidaza	Juda yuqori	+	+	+
Alternativ oksidaza	Yuqori	-	-	-
Polifenoloksid aza	O'rtacha	-	+	+
Askorbatoksid aza	Past	-	+	-
Glikolatoksida za	Juda past	-	-	-

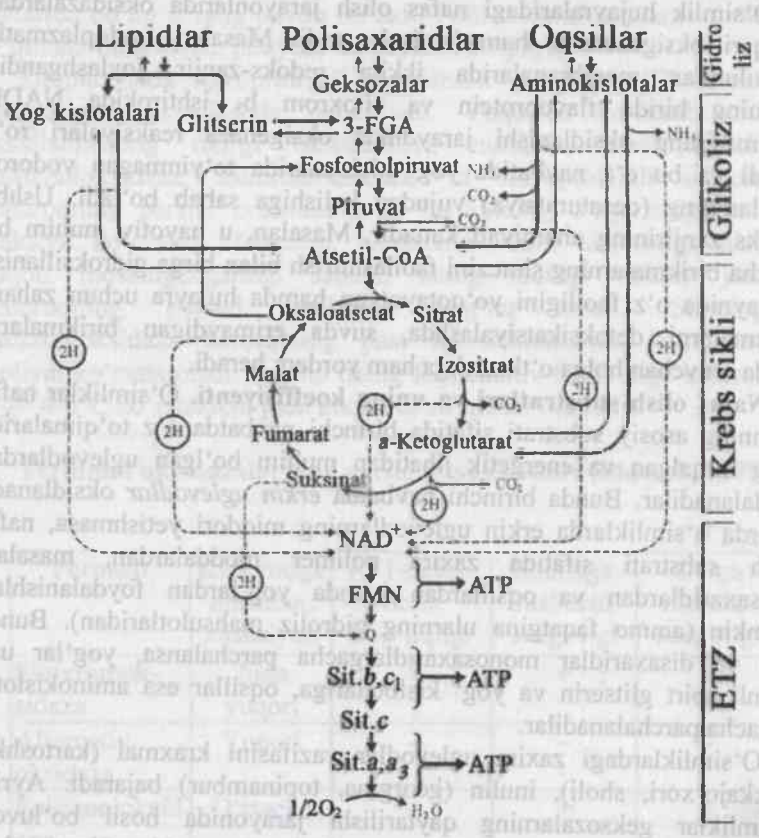
Flavoproteinli oksidazalarning kislorodga nisbatan kam moslikga ega formalari haroratga (Q_{10}~2°C) ham unchalik bog'liq emas. Polifenoloksidazalar va askorbatoksidazalar ushbu ko'rsatkichlar bo'yicha oraliq holni egallaydi. Sitoplazmatik oksidazalar tomonidan faolashadigan oksidlanish jarayonlarida ATF hosil bo'lmaydi.

O‘simlik hujayralaridagi nafas olish jarayonlarida oksidazalardan tashqari oksigenazalar ham ishtirok etadi. Masalan, endoplazmatik retikulumlar membranalarida ikkita redoks-zanjir joylashgandir. Ularning birida flavoprotein va sitoxrom b_5 ishtirokida NADH birikmasining oksidlanishi jarayonida oksigenaza reaksiyalari ro‘y beradi va bu o‘z navbatida yog‘ kislotalarida to‘yinmagan vodorod bog‘lamning (desaturatsiya) vujudga kelishiga sabab bo‘ladi. Ushbu redoks zanjirining ahamiyati kattadir. Masalan, u hayotiy muhim bir qancha birikmalarning sintezini faollashtirish bilan birga gidroksillanish mobaynida o‘z faolligini yo‘qotayotgan hamda hujayra uchun zaharli birikmalarni detoksikatsiyalashda, suvda erimaydigan birikmalarni suvda eruvchan holga o‘tkazishga ham yordam beradi.

Nafas olish substratlari va uning koeffisiyenti. O‘simliklar nafas olishning asosiy substrati sifatida birinchi navbatda o‘z to‘qimalarida keng tarqalgan va energetik jihatidan muhim bo‘lgan uglevodlardan foydalanadilar. Bunda birinchi navbatda *erkin uglevodlar* oksidlanadi. Agarda o‘simliklarda erkin uglevodlarning miqdori yetishmasa, nafas olish substrati sifatida zaxira polimer moddalardan, masalan, polisaxaridlardan va oqsillardan hamda yog‘lardan foydalanishlari mumkin (ammo faqatgina ularning gidroliz mahsulotlaridan). Bunda poli va disaxaridlar monosaxaridlargacha parchalansa, yog‘lar uch atomli spirt glitserin va yog‘ kislotalariga, oqsillar esa aminokislotalargacha parchalanadilar.

O‘simliklardagi zaxira uglevodlar vazifasini kraxmal (kartoshka, makkajo‘xori, sholi), inulin (georgina, topinambur) bajaradi. Ayrim o‘simliklar geksozalarning qaytarilishi jarayonida hosil bo‘luvchi yuqori–ko‘p atomli spirtlarni ham parchalashi mumkin. Shuningdek, nafas olish substratlari bo‘lib, qandlarning birlamchi oksidlanishi mahsulotlari kislotalar ham xizmat qilishi mumkin.

Zaxira oqsillar ko‘proq yog‘larga boy bo‘lgan urug‘lardan unuvchi o‘simtalarning o‘sishi (kungaboqar, g‘o‘za, kenaf, kanakunjut va boshq.) va rivojlanishi mobaynidagi nafas olish jarayonlari substratlari sifatida foydalaniladi. Bunda yog‘larning foydalanilishi ularning lipaza fermenti ta’sirida glitserin va yog‘ kislotalariga parchalanishidan boshlanadi.Ushbu jarayon hujayra organoidlarining yog‘ tomchilari-sferosomalarida yoki oleosomalarda ketadi. Ushbu jarayonda hosil bo‘lgan glitserinning avvalo fosforirlanishi so‘ngra esa oksidlanishi natijasida fosfoglitserinaldegid hosil bo‘ladi va uglevodlar almashinuvining asosiy yo‘liga kiradi (VII.9-rasm).

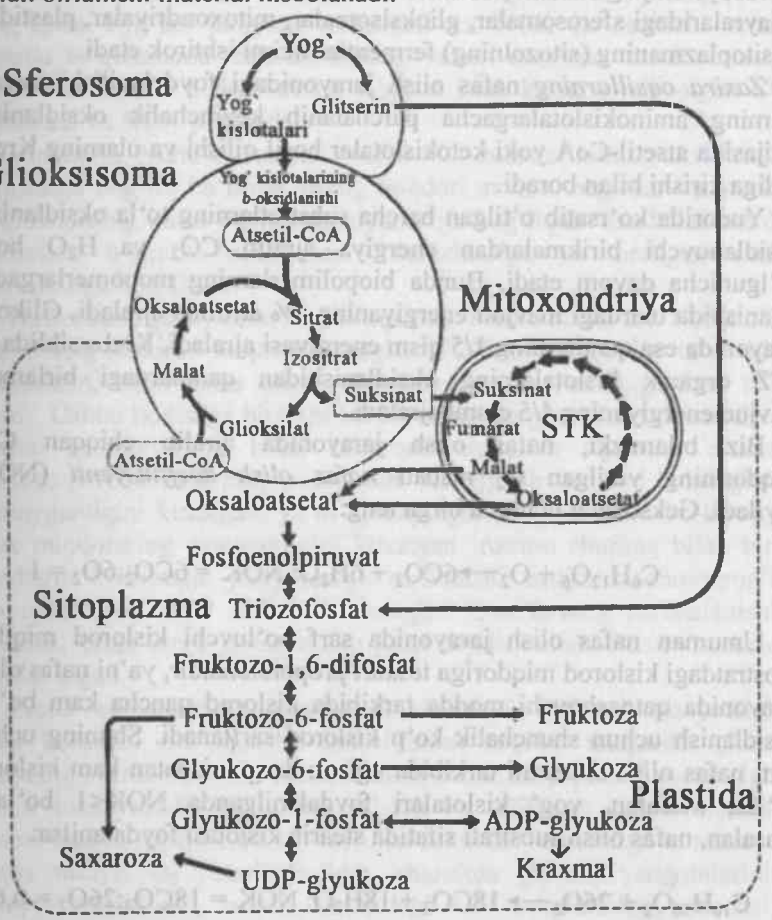


VII.9-rasm. Nafas olish substratlari sifatida polisaxaridlar, oqsillar va lipidlarning foydalanilishi (V.V.Polevoy bo'yicha, 1989).

Yog' kislotalari ß-oksidlanish mexanizmi asosida oksidlanadi va natijada yog' kislotasidan ikki uglerodli atsetil qoldiqlari atsetil-CoA holida ajralib chiqadi. Ushbu ß-oksidlanish jarayoni hujayraning glioksisomalarida ketadi. Shuni aytib o'tish lozimki, ushbu organoidda yog' kislotalaridan tashqari glioksilat siklining fermentlari ham joylashgandir. Hosil bo'lgan atsetil-CoA glioksilat sikliga kiradi va undan ushbu jarayonning oxirgi mahsuloti suktsinat paydo bo'ladi hamda shu ko'rinishda u glioksisomalardan mitoxondriyalarga o'tadi va undagi bizga ma'lum Krebs siklida ishtirok etadi.

Krebs siklida esa suksinatdan malat sintezlanib u o'z navbatida oksaloatsetat kislotasiga aylanadi.

Oksaloatsetat FEP-karboksikinaza fermenti yordamida fosfoenolpiruvatga aylanadi. Fosfoglitserin aldegid va FEP glikolizning qaytar jarayonlarida, glukoza, saxaroza va fruktozalarning biosintezi uchun birlamchi material hisoblanadi.



VII.10-rasm. O'simliklardagi glukoneogenaza jarayonida yog'larning uglevodlarga aylanishi sxemasi (V.V.Polevoy bo'yicha, 1989): *1–oksaloatsetat, 2–sitrat, 3–izotsitrat, 4–glioksilat, 5–malat, 6–suktsinat, 7-fumarat, 8–malat, 9–oksaloatsetat.*

Glukozaning uglevod bo'lmagan boshqa bir moddalardan sintezlanishi jarayoni *glukoneogenez* deb ataladi (VII.10-rasm). Ko'pchilik eksperiment tajribalari natijasida unayotgan urug'lar va o'sayotgan maysalar hamda o'simtalarda yog'lar miqdorining kamayib borishi mobaynida boshqa bir modda qandlarning miqdori ortib boradi. Bunda, ya'ni yog'lardan qandlarning sintezlanishi jarayonida o'simliklar hujayralaridagi sferosomalar, glioksisomalar, mitoxondriyalar, plastidlar va sitoplazmaning (sitozolning) fermentlar tizimi ishtirok etadi.

Zaxira oqsillarning nafas olish jarayonidagi foydalanilishi avvalo ularning aminokislotalargacha parchalanib keyinchalik oksidlanishi natijasida atsetil-CoA yoki ketokislotalar hosil qilishi va ularning Krebs sikliga kirishi bilan boradi.

Yuqorida ko'rsatib o'tilgan barcha substratlarning to'la oksidlanishi oksidlanuvchi birikmalardan energiya ajralib CO_2 va H_2O hosil bo'lgunicha davom etadi. Bunda biopolimerlarning monomerlargacha aylanishida ulardagi mavjud energiyaning 1% atrofida ajraladi. Glikoliz jarayonida esa qandlarning 1/5 qism energiyasi ajraladi. Krebs siklida va ETZ organik kislotalarning oksidlanishidan qandlardagi birlamchi mavjud energiyaning 4/5 qismi ajraladi.

Biz bilamizki, nafas olish jarayonida ajralib chiqqan CO_2 miqdorining yutilgan O_2 nisbati *nafas olish koeffitsiyenti* (NOK) deyiladi. Geksozalar uchun u birga teng:

$$C_6H_{12}O_6 + O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O;\ NOK = 6CO_2:6O_2 = 1$$

Umuman nafas olish jarayonida sarf bo'luvchi kislorod miqdori substratdagi kislorod miqdoriga teskari proporsionaldir, ya'ni nafas olish jarayonida qatnashuvchi modda tarkibida kislorod qancha kam bo'lsa oksidlanish uchun shunchalik ko'p kislorod sarflanadi. Shuning uchun ham nafas olish subatrati tarkibida uglevodlarga nisbatan kam kislorod bo'lsa, masalan, yog' kislotalari foydalanilganda NOK<1 bo'ladi. Masalan, nafas olish substrati sifatida stearin kislotasi foydalanilsa:

$$C_{18}H_{36}O_2 + 26O_2 \longrightarrow 18CO_2 + 18H_2O;\ NOK = 18CO_2:26O_2 = 0{,}69$$

Uglevodlarga nisbatan ko'proq oksidlangan moddalarning oksidlanishiga esa nisbatan kam kislorod ketadi va bu o'z navbatida NOK ko'rsatkichining nisbatan yuqori bo'lishiga olib keladi. Masalan, shavel (otquloq) kislotasining oksidlanishi:

$2C_2H_2O_4 + O_2 \longrightarrow 4CO_2 + 2H_2O$; NOK = $4CO_2:O_2 = 4$

Ammo NOK kattaligi faqatgina substrat tarkibidagi kislorod miqdoriga bog'liq emas. U shuningdek, to'qimalarning kislorod bilan ta'minlanishiga ham bog'liq. To'qimalarda kislorod yetishmagan sharoitda, masalan, ildiz uchlari meristema to'qimalarida, pishiq qobiqli urug'larda bijg'ish jarayoni tezlashadi va NOK ko'rsatkichi ortadi. Agarda to'qimalarda mahsulotlarning yetarli darajada oksidlanmasligi natijasida organik kislotalarning miqdori ortib ketsa, ajralayotgan CO_2 kamayadi va NOK pasayadi.

Binobarin, NOK ko'rsatkichi nafas olish substratlarining oksidlanishi darajasiga bog'liq bo'lsada, uning miqdori avvalo, organlar va mazkur to'qimalarning nafas olishi xususiyatlariga bog'liqdir. Bu holat esa o'z navbatida o'simlik ontogenezi bosqichlariga va berilgan muhit sharoitlariga bog'liqdir.

Nafas olish jarayonlarini boshqarish. *Paster samarasi.* Nafas olish jarayonida, kislorod miqdori faqatgina NOK ko'rsatkichiga ta'sir qilib qolmasdan, balki nafas olish substratlarining sarflanishiga ham ta'sir qiladi. Ushbu hodisaga birinchi bo'lib etibor bergan olim L.Pasterdir. U achitqi zamburug'lari bilan kislorodli sharoitda tajribalar o'tkazib glukoza parchalanishining pasayishini va bijg'ish jarayoni jadalligining kamayganligini kuzatgan, ya'ni ajralayotgan CO_2 va hosil bo'layotgan spirt miqdorining ozayganligini kuzatgan. Ammo shuning bilan birga qandlarni biosintetik jarayonlarga sarflanishi natijasida zamburug'lar biomassasining jadal o'sishini kuzatgan. Qandlarning parchalanishini to'xtashi bilan birga kislorodning jadal foydalanilishi *Paster samarasi* nomini olgan.

Paster samarasining mexanizmi shundaki, kislorod mavjudligida jadal boruvchi oksidlanishli-fosforirlanish raqobat natijasida glikoliz jarayoniga kiruvchi (yoki fosforirlanish uchun zarur) ADF molekulalari sonini kamaytiradi. Mana shu sababli va ATFning (aerob sharoitda sintezi keskin ortib ketuvchi) fosfofruktokinaza fermentiga to'xtatuvchi ta'siri tufayli O_2 yetarli bo'lgan sharoitda glikoliz jarayonlarining pasayib ketishi ro'y beradi. Muhitdagi ATF miqdorining ortiqchaligi glikoliz jarayoni mobaynida pirouzum kislotasi qismlaridan glukozaning resintezlanishiga olib keladi. Kislorodsiz sharoitda Krebs sikli va NOPY ro'y bermaydi va buning natijasida esa hujayra o'z tuzilmalarini qurilishi uchun ishlatadigan bir qancha oraliq moddalarni ola olmaydi. Kislorod mavjud sharoitda esa ushbu sikllarning barchasi ishlaydi.

Shuningdek, aerob sharoitda ATF miqdorining ortishi ham biosintetik jarayonlarning borishiga yordam beradi.

Nafas olish nazorati. Hujayralarning funksional faolligining ortishi nafas olishning kuchayishiga olib keladi. Ushbu holat o'z navbatida nafas olish nazorati mexanizmining yoki nafas olishning akseptor nazorati tufayli yuzaga keladi. Nafas olish nazorati deb mitoxondriyalarning oksidlanishli-fosforirlanish jarayonida akseptor sifatida xizmat qiluvchi ADF miqdoriga bog'liq ravishda kisloroddan foydalanilishiga aytiladi. Nafas olish jarayonidagi ETZ va ATF orasida to'la bog'liqlik ADF miqdoriga aniqrog'i ATF-tizimi moddalari massasiga bog'liq, ya'ni [ATF]/[ADF] [PJ. Bunda anorganik fosfat doimo mavjud bo'lganligi sababli chegaralovshi omil bo'lib hisoblanmaydi. Tinim holatidagi hujayralarda ushbu nisbat yetarli darajada katta, chunki barcha ADF fosforirlangan holatda bo'ladi. Hujayraning funktsional faolligi ortganda esa ATF energiya talab qiluvchi jarayonlar uchun sarflana boshlaydi. Buning natijasida esa ADF miqdori orta boradi va u o'z navbatida elektronlar tashiluvining tezlashishiga hamda oksidlanishli fosforirlanish jarayonlarining jadallashishiga olib keladi. Bu yerda shuni alohida ta'kidlab o'tish lozimki, ADF miqdori oksidlanishli fosforirlanish va elektronlar tashiluvi jadalligiga allosterik omil sifatida emas, balki fosforirlanish substrati sifatida ta'sir qiladi.

Adeninnukleotid tizimning yanada to'liqroq holati quyidagi *energetik zaryad* nomi bilan ataluvchi tenglikdan ham kuzatishimiz mumkin.

$$\frac{[ATF] + 1/2[ADF]}{[ATF] + [ADF] + [AMF]}$$

Ushbu tenglik barcha adenilattizimning yuqori energiyali fosfat guruhlari bilan to'lg'azilishi meyorini ko'rsatadi.

Glikolizning boshqariluvi. Glikoliz jarayonining jadalligi bir necha uchastkalarda nazorat qilinadi. Glukozaning glikoliz jarayoniga jalb qilinishi geksokinaza fermenti darajasida qaytar aloqa tipida boshqariladi, ya'ni jarayonning ortiqcha mahsuloti (glukoza-6-fosfat) ferment faoliyatini allosterik to'xtatadi.

Glikoliz jarayoni boshqaruvining ikkinchi uchastkasi esa fosfofruktokinaza fermenti darajasida joylashgandir. Fosfofruktokinaza ATF birikmasining yuqori miqdori ta'sirida allosterik ingibirlanadi. Ammo anorganik fosfat va ADF birikmalarining yuqori miqdorlari ferment faolligini oshiradi. Fermentning ATF tomonidan ingibirlanishi

jarayonining oldini olinishi fruktoza-6-fosfatning yuqori miqdorlari tufayli ro'y beradi. Bundan tashqari ferment faolligi Krebs siklining mahsuloti sitrat tufayli ingibirlanadi va qaytar musbat aloqa tufayli o'z mahsuloti bo'lmish fruktoza-6-difosfat tufayli faollashadi (o'z-o'zini kuchaytirish).

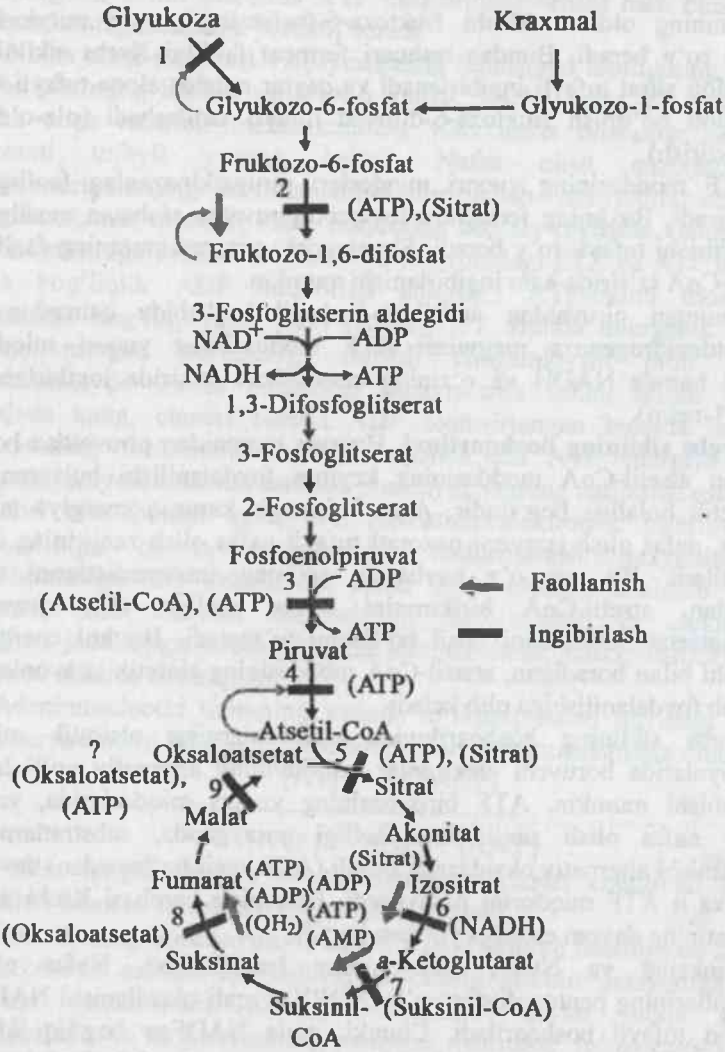
ATF moddasining yuqori miqdorlari piruvatkinazaning faolligini pasaytiradi. Bu uning fermentni fosfoenolpiruvatga nisbatan mosligini kamaytirishi tufayli ro'y beradi. Shuningdek, piruvatkinazaning faolligi atsetil-CoA ta'sirida ham ingibirlanishi mumkin.

Umuman piruvatdan atsetil-CoA hosil bo'lishida qatnashuvchi piruvatdegidrogenaza majmuasi ATF moddasining yuqori miqdori tufayli hamda NADH va o'zining atsetil-CoA ta'sirida ingibirlanadi (VII.11-rasm).

Krebs siklining boshqariluvi. Hujayra tomonidan piruvatdan hosil bo'lgan atsetil-CoA moddasining keyingi foydalanilishi hujayraning energetik holatiga bog'liqdir. Agar hujayraga kamroq energiya talab qilinsa, nafas olish jarayoni nazorati tufayli nafas olish zanjirining ishi to'xtatiladi. Bu esa o'z navbatida siklning intermediatlarini shu jumladan, atsetil-CoA birikmasini Krebs sikliga olib kiruvchi oksaloatsetat birikmasini hosil bo'lishini to'xtatadi. Bu hol energiya yutilishi bilan boradigan, atsetil-CoA moddasining sintetik jarayonlarda ko'plab foydalanilishiga olib keladi.

Krebs siklining boshqariluvida elektronlarning o'simlik mitoxondriyalarida boruvchi elektronlar tashiluvining alternativ yo'li ham qatnashishi mumkin. ATF birikmasining yuqori miqdorlarida, ya'ni asosiy nafas olish zanjirining faolligi pasayganda, substratlarning oksidlanishi alternativ oksidazalar orqali (ATF hosil bo'lmasdan) davom etadi va u ATF miqdorini pasaytiradi. Bularning barchasi Krebs sikli faoliyatining davom etishiga yordam beradi.

Glioksilat va NOPY jarayonining boshqariluvi. Nafas olish substratlarining pentozofosfat yo'li (NOPY) orqali oksidlanishi $NADF^+$ miqdori tufayli boshqariladi. Chunki, unda NADFga bog'liq ikkita degidrogenazalar (glukoza-6-fosfatdegidrogenaza va 6-fosfoglukonat-degidrogenaza) mavjuddir. U shuningdek, hujayrada NADFH foydalanilishi bilan boradigan sintez jarayonlarining (Masalan, aminokislotalar va oqsillar) jadalligi darajasi bilan ham boshqariladi. Ushbu jarayonlarning yuqori darajasi NOPY siklini faollashtiruvshi oksidlangan $NADF^+$ miqdorining oshishiga olib keladi.



VII.11-rasm. Glikoliz jarayoni va ikki- va uchkarbon kislotalari regulatsiyasi jarayonining sxemasi (V.V.Polevoy bo'yicha, 1989): *1–geksokinaza, 2–fosfofruktokinaza, 3–piruvatkinaza, 4–piruvatdegidrogenaza majmuasi, 5–sitratsintetaza, 6–izotsitratdegidrogenaza, 7–a-ketogluta-ratdegidrogenaza, 8–suktsinatdegidrogenaza, 9–malatdegidrogenaza.*

Glikoliz va NOPY nisbatida bir qancha intermediatlar, Masalan, anorganik fosfat, 6-fosfoglukonat kislotasi, eritroza-4-fosfat qatnashadi. Anorganik fosfatning yetishmasligi glikoliz jarayonini sekinlashishiga olib kelsa, NOPY sikli esa aksincha faollashadi. 6-fosfoglukonat kislotasi glikolitik ferment fosfofruktokinazaning (glukozofosfatizomeraza) ingibitori hisoblanib, NOPY faoliyatiga yordamlashadi. Eritroza-4-fosfat transketolaza va transaldolaza reaksiyalarining substrati bo'lganligi sababli glikoliz jarayoni fermentlari faolligini to'xtatishi hamda uglevodlar o'zgarishining glikolitik yo'ldan pentozofosfat yo'lga o'tishiga olib kelishi mumkin.

Glioksilat siklining faolligi suksinatdegidrogenaza fermentini ingibirlovchi oksaloatsetat miqdorining ortishi tufayli ham bo'lishi mumkin. Siklning boshqa bir ingibitori fosfoenolpiruvatdir. Chunki ushbu modda izotsitratliaza fermenti faolligini ingibirlaydi.

VII.4. NAFAS OLISH EKOLOGIYASI

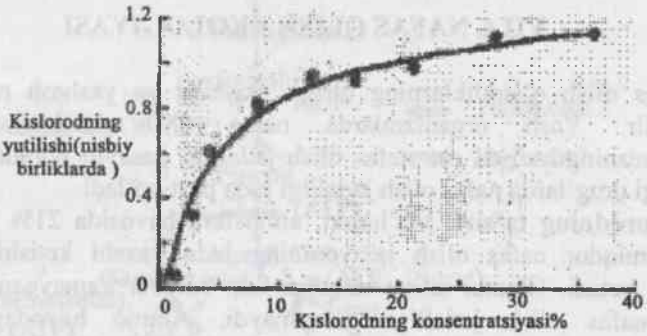
Nafas olish o'simliklarning turiga, yoshiga va yashash muhitiga bog'liqdir. Yosh organizmlarda nafas olish kuchli bo'ladi. Ontogenezning oxirida esa nafas olish jadalligi pasayib boradi. Tinim holatdagi urug'larda nafas olish jadalligi juda past bo'ladi.

Kislorodning ta'siri. Ma'lumki, atmosfera havosida 21% O_2 bor. Ushbu miqdor nafas olish jarayonining juda yaxshi ketishi uchun bemalol yetadi. Chunki uning miqdori ikki baravar kamayganda ham (-9%) nafas olish jadalligi pasaymaydi. Ammo havodagi toza kislorodning miqdori 5% bo'lganda yosh o'simliklarning nafas olish jadalligiga ta'sir qilishi mumkin. Ammo CO_2 birikmasining ajralishi kamaymaydi. Chunki o'simliklarga O_2 yutilishiga ixtisoslashgan sitoxromoksidaza fermenti faolligi kislorod kam bo'lgan sharoitda ham pasaymaydi.

Bularning barchasi o'simliklardagi nafas olish jarayoni evolutsiya mobaynida atmosfera havosida kislorod kam bo'lgan sharoitda vujudga kelganligidan dalolat beradi hamda o'simliklar hujayralari energetik darajasining kislorod kam sharoitda ham yaxshi ketishidan dalolat beradi.

Masalan, qandlavlagi barglari to'qimalaridagi kislorodning miqdori sutka mobaynida 7,1%–17,4% oralig'ida o'zgarib turishi mumkin. Bu yerda shuni ham aytib o'tish lozimki, CO_2 miqdori 0,9–5,1% oralig'ida o'zgarib turishi mumkin. Olma mevasining mag'zida 7,5% CO_2 va

13,9% O_2 bo'lsa limonda ushbu ko'rsatkichlar mos ravishda 8,5% va 11,5% miqdorni tashkil qiladi. O'simlikning rivojlanishida faqatgina uning yer ostki organlarida birmuncha O_2 yetishmasligi sezilib turadi. Tuproqda suv ko'p bo'lgan holatlarda, shuningdek, qatqaloqli sharoitlarida O_2 kam bo'lganligi tufayli bijg'ish jarayoni ustunlik qila boshlaydi. Buning natijasida hujayralarda spirt to'plana boshlaydi. Buning natijasida o'simlik ildizlari chiriydi va u nobud bo'ladi. Doimiy ravishda kislorod yetishmasligi sharoitida o'suvchi o'simliklarda ushbu holga nisbatan birqancha moslanishlar vujudga kelgan (VII.12-rasm). Masalan, ular poyalari va ildizlarida parenximalarning mavjudligi, nitratlar kislorodidan foydalanish (nitratli nafas olish), achish mahsulotlarini (etanol, sut kislotasi) chiqarilishi va ulardan moddalar almashinuvida foydalanish mexanizmlarining mavjudligi shular jumlasidandir.



VII.12-rasm. Suli maysalarining nafas olish jarayonida kislorod yutishiga havodagi kislorod miqdorining ta'siri (V. Djeyms, 1956). *(Havodan kislorod yutilishining jadalligi nisbiy birlik sifatida qabul qilingan).*

Atmosferada faqat toza kislorod bo'lgan holatida o'simliklarning nafas olish jadalligi susayadi va bu holat uzoq davom etsa o'simlik halok bo'ladi. Ushbu holat o'simlik hujayralarida ko'plab erkin radikallarning hosil bo'lishi, membrana lipidlarining jadal oksidlanishi tufayli moddalar almashinuvi jarayonlarining buzilishi natijasida yuzaga keladi.

Qishloq xo'jaligi amaliyotida o'simliklar ildizlariga kislorod yetishmasligining oldini olish uchun doimiy ravishda tuproqlarni

yumshatish tadbirlari o'tkazilib turilishi lozim va bu tadbir yuqori hamda sifatli olishning asosiy garovlaridan biridir.

CO_2 gazining ta'siri. O'simlik hujayralarida oxirgi mahsulot sifatida CO_2 miqdorining ko'payib ketishi nafas olish jadalligini pasaytiradi. Chunki hujayralarda CO_2 miqdorining ko'payib ketishi dekarboksillanish jarayoni to'xtaydi, NOK kamayadi va CO_2 gazining ajralishi kamayib, suksinatdegidrogenaza fermenti faolligi ham keskin pasayib ketadi. Shuningdek, CO_2 yog'larda yaxshi eriganligi uchun uning hujayralarda ko'payib ketishi membranalar o'tkazuvchanligiga salbiy ta'sir qilishi mumkin. O'simliklarga ushbu gazning narkotik ta'siri ham bo'lishi mumkin. Anaerob sharoitda o'simliklar metabolizmi CO_2 tufayli boshqariladi degan fikrlar ham yo'q emas. Barglardagi CO_2 gazining yuqori miqdori uning og'izchalarining yopilishiga olib kelib nafas olish jarayoniga ham ta'sir qilishi mumkin.

Atmosfera havosida ushbu gaz miqdorining ko'payishi o'simlik to'qimalarida nafas olish tezligining pasayishiga olib keladi. Shuning uchun ham urug' po'stida CO_2 qanchalik ko'p bo'lsa, u o'zining unib chiqish qobiliyatini shunchalik yo'qotmaydi. Qishloq xo'jalik mahsulotlari saqlanayotgan omborlarida meva va poliz mahsulotlarining uzoq saqlanishi, muhitdagi CO_2 miqdoriga bog'liq, ya'ni ushbu gaz miqdorining ko'p bo'lishi ularning nisbatan uzoq saqlanishiga olib keladi.

Binobarin to'qimalarda CO_2 miqdorining ko'p bo'lishi urug'larning uzoq vaqt tinim holatida bo'lishiga yordam beradi.

Haroratning ta'siri. Nafas olishga bevosita ta'sir etuvchi omillardan biri bu haroratdir. Nafas olish jadalligida haroratning uch chegarasi mavjud, ya'ni minimal, maksimal va optimal. Ammo bu holat har bir tur o'simlik uchun turlichadir. Masalan, minimal harorat archa va qarag'ayda -25°C bo'lsa, issiqsevar o'simliklarda bu ko'rsatkich 0°C atrofida. Haroratning ma'lum darajasigacha nafas olish jadalligi kimyoviy reakyiyalarning borishiga nisbatan yaratilgan Vant Goff qoidasiga bo'ysunadi ya'ni haroratning har 10°C oshishi jarayon jadalligining ikki marotaba ortishiga olib keladi. Masalan, haroratning 0°-20°C ortishi nafas olish jadalligini ikki-uch baravar oshiradi (Q = 2–3). Ammo bu holning ham chegarasi mavjud, ya'ni harorat 20°C ko'rsatkichdan yuqori bo'lganda Q_{10} ham pasayadi. Ko'pchilik o'simliklarda haroratning 50°C – 55°C darajasi nafas olish jadalligining pasayishiga va o'simlikning qattiq zararlanishiga olib keladi. Buning sabablaridan biri yuqori haroratlarda kislorodning suyuqliklarda yaxshi

erimasligi bo'lishi mumkin. Shuningdek, nafas olishga haroratning ta'siri boshqa ta'sirlar, masalan, atmosfera havosida kislorodning kamayishi yoki karbonat angidrid gazining ortishi bilan borishi mumkin. Har bir tur o'simlik uchun haroratning yuqori pastki chegaralari mavjud. Masalan, sovuq iqlim o'simliklari (ignalilar,yel, qarag'ay) uchun ushbu ko'rsatkichning pastki chegarasi –25°C. Haroratning yuqori chegarasi fotosintez jarayoniga nisbatan 5–10°C yuqori bo'ladi va ko'pchilik hollarda 45–55°C atrofida bo'ladi.

Umuman ko'pchilik o'simliklar uchun nafas olish jadalligi uchun muqobil maksimal harorat, 45–55°C atrofida bo'ladi. Bu ularning oqsillarining xususiyatlariga bog'liqdir. Haroratning ushbu darajasi deyarli barcha biokimyoviy reaksiyalar va fermentlarning eng yuqori faolligi uchun qulaydir.

Haroratning muqobil ta'siri uning ta'sir etish vaqtiga ham bog'liq. Masalan, grechka o'simligida haroratning muqobil ta'siri 116,60°C haroratda 30 davomida bo'lsa, 44°S haroratda 2 soat, 42°C ko'rsatkichda esa 6 soatga teng.

Suv rejimi. O'simlik to'qimalarida suv balansining o'zgarishi nafas olish jadalligiga ta'sir qiluvchi asosiy omillardan biridir. O'simliklarning birlamchi suv tanqisligida to'qimalarda nafas olish tezlashadi, keyinchalik esa pasayadi. O'simliklar maysalariga to'satdan suv yetishmaganda nafas olish jadalligi qisman oshishi mumkin.

To'qimalardagi suv miqdorining nafas olish jadalligiga ta'sirini urug'lar misolida yaqqol ko'rish mumkin. Masalan, quruq urug'larning (10–11% H_2O) nafas olishi deyarli sezilarli emas.

Pishmagan urug'larda suv ko'p bo'lishligi sababli nafas olish kuchli bo'ladi. Pishgan urug'larda suv miqdori –10% bo'ladi. Shuning uchun ham ushbu sharoitda nafas olish jadalligi pasayib, urug' uzoq vaqt o'z unuvchanligini yo'qotmasdan saqlanadi. Ivitilgan urug'larda esa aksincha nafas olish jadalligi oshadi va unish boshlanadi. Masalan, urug'lar namligining 14–15% bo'lishi nafas olish jadalligini quruq urug'lardagiga nisbatan 4–5 marta oshiradi.

Urug'lar namligini 30–35% ga oshirish nafas olish jadalligini 10^3 marotabagacha oshirishi mumkin. Ammo bunda haroratning ta'siri ham kattadir. Masalan, bir xil namlik darajasining 0–10°C haroratdagi nafas olish jadalligiga ta'siri 18–25°C haroratdagiga nisbatan past bo'ladi. Urug'ning unuvchanligini uzoq vaqt saqlash uchun, uning namlik chegarasini oshishiga yo'l qo'ymaslik zarur.

Shuni alohida takidlab o'tish lozimki urug'lar namligining yuqori bo'lishi ularning yonib ketishiga ham olib keladi. Bu ayniqsa moyli o'simliklarda ko'p uchraydi. Shuning uchun ham respublikamiz qishloq xo'jaligining asosiy texnik ekini bo'lgan paxta hosilini xirmonlashdan oldin uning namligi laboratoriyalarda yaxshilab tekshiriladi va namlik chegarasi –10% bo'lgandagina paxta hosilini xirmonlashga (buntlashga) tavsiya qilinadi. Paxta qabul qilish zavodlarida bitta paxta xirmoniga odatda 35–700 t atrofida paxta bosilganligi sababli ularda xirmonning uzunasiga kichkina g'or shaklida yo'lak qilinadi va zarur hollarda shamollatgichlar yordamida havo haydab turiladi.

Shuni aytib o'tish lozimki, qishloq xo'jalik mahsulotlarini saqlashda nafas olish jarayonining ahamiyati juda katta. Chunki yetishtirilgan mahsulotlarni saqlash muddati ulardagi nafas olish tezligiga bog'liq. Nafas olish jadalligi qanchalik past bo'lsa, mahsulotlarning organik moddasi ham shunchalik kam sarf bo'ladi va sifatli saqlanadi. Shuningdek, ushbu jarayon harorat va mahsulotlar tarkibidagi suv miqdoriga bevosita bog'liqdir. Masalan, boshoqdoshlar donlarida 13–14% suv bo'lsa, moyli o'simlik urug'ida 8–9% bo'lishi mumkin. Nafas olish jadalligi 0 °C haroratda o'ta past bo'ladi. Ammo muhitda harorat va namlikning ortishi nafas olish jadalligining tezda ortib ketishiga olib keladi.

Havo namligi 20–25%, harorati 40–45% bo'lsa nafas olish jadalligi keskin oshadi. Buning natijasida urug'lar tarkibidagi organik moddaning sarflanishi ortadi va ko'plab issiqliq ajralib omborxona harorati oshadi. Bu hol o'z navbatida mikroorganizmlarning tez o'sishiga olib keladi.

Ma'lumki, sabzavotlar va poliz ekinlari mevalari suv miqdori anchagina ko'p (70–78%) bo'ladi. Ular tarkibidagi suvning kamayishi esa mahsulotlar sifatining buzilishiga olib keladi. Shuning uchun bu yerda hal qiluvchi omil harorat hisoblanadi. Uzoq vaqtli tajribalar natijalaridan kelib chiqqan holda omborxonalardagi harorat 3–7 °C atrofida bo'lishi tavsiya etiladi. Ammo ushbu ko'rsatkich ham barcha ekinlar uchun bir xii emas. Masalan, muqobil harorat kartoshka uchun 2–4 °C bo'lsa, karam uchun 0°C, boshqa ko'pchilik mevalar uchun esa 0–1 °C eng qulay haroratdir. Shuningdek, qishloq xo'jalik mahsulotlarini saqlashda omborxonalar muhitidagi CO_2 miqdori ham alohida o'rin tutadi, ya'ni uning miqdori qanchalik ko'p bo'lsa, nafas olish jadalligi ham shunchalik past bo'ladi va ushbu mahsulotlar anchagina uzoq saqlanadi.

Yorug'likning ta'siri. Yorug'likning yashil barglar nafas olish jadalligiga ta'siri kam o'rganilgandir. Chunki yorug'likda nafas olish bilan birgalikda fotosintez jarayoni ham ketadi. Nafas olish jarayonida o'simlik tomonidan chiqarilgan CO_2 miqdorining fotosintez jarayonida yutilgan O_2 miqdoriga teng bo'lgan holatidagi yorug'lik miqdori uning ***kompensatsion punkti*** deyiladi. Yorug'lik fotosintez jarayonini tezlashtirgani kabi haroratni oshirishi ham mumkinligi tufayli nafas olish jarayonini ham jadallashtiradi.

Yorug'lik nafas olish jarayoniga fiziologik jarayonlar orqali ta'sir etadi. Yashil bo'lmagan o'simliklarda yorug'lik to'g'ridan-to'g'ri ta'sir etishi kuzatilgan.

Etiollangan barglarda, yorug'lik ta'sirida nafas olish ikki marotaba jadallashishi mumkin. Chunki yashil bo'lmagan o'simlik qismlarining nafas olish jadalligi ultrabinafsha (380 nm), ko'k va yashil nurlar (400–500 nm) ta'sirida faollashadi.

Quyosh nurlarining 380–600 nm qismi karotinoidlar, flavinlar va mitoxondriyalar nafas olish zanjirining barcha sitoxromlari tomonidan yaxshi qabul qilinadi.

Nafas olish jadalligining kuchayishi bu yorug'lik qabul qiluvchi komponentlarga nurlarning to'g'ridan-to'g'ri tushishi bilan ifodalanishi mumkin.

Yorug'likda yashil o'simliklarda nafas olish va fotosintez jarayonlarining bir-biriga munosabati to'la ma'lum emas. Hozirgi vaqtda fotofosforirlanish jarayonida hosil bo'lgan ATF moddasining foydalanilishi haqida ikkita fikr mavjud.

1.Xloroplastlar fotofosforirlanish jarayonida hosil bo'lgan ATF birikmasidan ko'proq uglevodlarning sintezi uchun foydalanadilar va juda oz qismini hujayraning boshqa energetik ehtiyojlari uchun berishi mumkin.

Sitoplazma uchun ATF moddasini mitoxondriyalar beradi. Qorong'ulikda xloroplastlarning o'zi sitoplazmadan energiya kelishiga muhtojdir.

2.Fotosintezdagi ATF faqatgina CO_2 gazini o'zlashtirish uchun emas, balki boshqa energiya talab jarayonlarni ham energiya bilan ta'minlaydi.

Yorug'likda mitoxondriyalardagi oksidlanishli fosforirlanish sekinlashadi. Krebs siklida esa kuchayadi. Chunki uning oraliq mahsulotlari xloroplastlarning faoliyati uchun zarurdir.

Mineral moddalarning ta'siri. O'simliklarning nafas olish jadalligiga mineral moddalarning ta'siri hozircha yaxshi o'rganilmagan

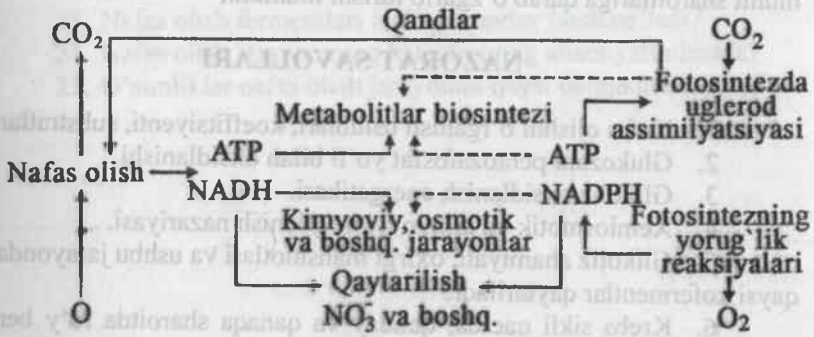
hisoblanadi. Masalan, o'simtalar o'sayotgan muhitga tuz sepish ularning ildizlarida nafas olish jadalligini kuchaytiradi va u *«sho'rli nafas olish»* nomini olgan. Bu holat o'simliklarda moddalar almashinuvining kuchayishi bilan bog'liq deb qaraladi. Ammo bu holat yaxshi o'rganilmagan. Ayrim hollarda eritmadan tuz ajratib olingandan so'ng ham nafas olish jadalligining yuqori darajasi saqlanib qolgan. Shuningdek, o'simlikning boshqa organlari to'qimalarida tuzlarning ushbu samarasi doimo ham kuzatilavermaydi.

Mexanik ta'sirlar va zararlanish. O'simliklar barglariga mexanik ta'sirlar yoki ularning zararlanishi to'qimalar tomonidan O_2 yutilishini qisqa vaqtga (bir necha daqiqadan bir sotgacha) oshishiga olib keladi. Mexanik ta'sirlarning xili ham barglar nafas olish jarayoniga har xil ta'sir qiladi. Biz buni quyidagicha ifodalashimiz mumkin: qirqish>egish>bosish. Barglarni jarohatlangandagi nafas olish jadalligining oshishiga quyidagi uchta hol sababchi bo'lishi mumkin:

1.Zararlangan hujayra vakuolalaridan chiqqan fenol birikmalari va boshqa moddalarning oksidazalar ta'sirida to'la oksidlanishi.

2.Nafas olish uchun zarur substratlar miqdorining oshishi.

3.Zararlangan hujayra tuzilmalarining va membrana potensiallarining tiklanish jarayonlarining faollanishi.



VII.13-rasm. Fotosintez va nafas olish jarayonlarining o'zaro ta'siri yo'llarining taxminiy sxemasi (V.V.Polevoy, 1989).

Ontogenez davomida nafas olish jadalligining o'zgarishi. O'simliklarning nisbatan yosh organlari va to'qimalarida ham faol o'sish bosqichida nafas olish jadalligi yuqori bo'ladi. Yosh barglar yoyilib va kengayib borgan sari ulardagi nafas olish jadalligi (NOJ) ortib boradi.

Qachonki barg o'sishdan to'xtasa, ya'ni hujayralarning umumiy soni va o'lchami o'zgarmas bo'lib qolgan taqdirda NOJ miqdori ham o'sishdan to'xtaydi. So'ngra NOJ maksimal miqdorning deyarli yarmiga kamayadi va uzoq vaqt o'zgarmasdan qoladi. O'simliklarning gullash va meva hosil qilish davri ushbu organlarning NOJ miqdorining ham ko'payishi bilan xarakterlanadi. Bu hol o'z navbatida o'simlikda moddalar almashinuvi juda yuqori darajada bo'lgan yangi organlar hamda to'qimalarning paydo bo'lishi bilan ifodalanadi. Mevalarning pishishi davridagi oxirgi 2–3 kunda (yumshashi davrida) NOJ yanada baland bo'lib so'ngra pasaya boradi. Xuddi shunga o'xshash hol barglarning sarg'ayishi davrida ham kuzatiladi. Yuqorida keltirilgan ikki holatda ham etilen gormonining miqdori ko'payadi va ikki xil ta'sir qilishi mumkin:

Birinchidan–membranalarning o'tkazuvchanligi ortadi va oqsillarning gidrolizi (parchalanishi) tezlashadi. Buning natijasida esa nafas olish substratlarining miqdori ko'payadi;

Ikkinchidan–ehtimol ayrim fermentlar va oqsillarning sintezlanishi jarayoni kuchayadi.

Yuqoridagilardan kelib chiqib aytish mumkinki, nafas olish jarayoni o'simlikning o'sishi, rivojlanishi bosqichlarida uning talabiga va tashqi muhit sharoitlariga qarab o'zgarib turishi mumkin.

NAZORAT SAVOLLARI

1. Nafas olishni o'rganish uslublari, koeffitsiyenti, substratlari.
2. Glukozani pentozafosfat yo'li bilan oksidlanishi.
3. Glikoliz oksidlanish energetikasi.
4. Xemiosmotik va kimyoviy bog'lanish nazariyasi.
5. Glikoliz ahamiyati, oxirgi mahsulotlari va ushbu jarayonda qaysi kofermentlar qaytariladi?
6. Krebs sikli qaerda, qanday va qanaqa sharoitda ro'y beradi hamda uning hujayrasi uchun ahamiyati?
7. Oksidlanishning petozofosfat yo'li qayerda, qanday ro'y beradi va uning hujayrasi uchun ahamiyati nimadan iborat?
8. Glioksilat sikl, uning hujayrasi uchun ahamiyati va ro'y berishi.
9. Anaerob va aerob sharoitlarda nafas olish substratlarining buzilishi qanday ro'y beradi?

10. Nafas olish zanjiri nima va u qanday komponentlardan tuzilgan?

11. Oksidlanish-qaytarilish potensiali nima va O_2 ahamiyati?

12. Mitoxondriyalarning membranasi, vazifalari va ichki membranada proton gradiyentining ro'y berish hollari.

13. Nafas olish samaradorligi fiziologik ko'rsatkichi nima va u qanday omillarga bogliq?

14. Nafas olishni nima uchun moddalar almashinuvining markaziy jarayoni deyiladi?

15. Nafas olishning fotosintez bilan o'xshashlik va farqli tomonlari.

16. Nafas olishga to'qimalar suvlilik darajasining ta'siri va ushbu nafas olishning O_2 va uning to'qimalardagi miqdoriga bog'liqligi.

17. Nafas olishga yorug'lik kuchi va uning spektr tarkibining ta'siri.

18. Nafas olishda qurg'oqchilikning va CO_2 gazi miqdorining ta'siri.

19. Paster effekti nima?

20. Nafas olishda qaysi omillar substrat, qaysilari boshqaruvchi vazifasini bajaradi?

21. Nafas olish genotipga va geografik kelib chiqishga bogliqmi?

22. O'simliklar nafas olishni qanday boshqaradi?

23. Nafas olish fermentlari faolligi qanday boshqariladi?

24. Nafas olish jarayonining halqaligining ahamiyati nimada?

25. O'simliklar nafas olish jarayonini qaysi darajada boshqara oladi?

VIII. O'SIMLIKLARNING GETEROTROF OZIQLANISHI USULLARI

Ma`lumki, avtotrof (autos–grekcha o'zi va trophe–oziq) organizmlar anorganik moddalardan mustaqil ravishda organik oziq moddalarini sintezlash xususiyatiga ega bo'lsa, geterotrof organizmlar tayyor ozuqa moddalari bilan oziqlanadilar. Avtotrof organizmlarga fototroflar, ya`ni fotosintez jarayonida quyosh energiyasidan foydalanuvchi yashil o'simliklar va ayrim bakteriyalar hamda organik birikmalarni moddalarning oksidlanishi hisobiga ajralib chiquvchi energiya hisobiga sintezlovshi (xemosintez) bakteriyalar kiradi.

Yer yuzida yashovchi organizmlarning ko'p qismini yashil o'simliklar-avtotroflar (fototroflar) tashkil qiladi. Geterotrof organizmlar tarkibiga barcha hayvonot olami vakillari, zamburug'lar va ko'pchilik bakteriyalar kiradi. Ammo o'simliklar orasida ham geterotrof oziqlanish xususiyatiga obligat geterotroflar, ya'ni organik oziqni tashqi muhitdan oluvchi–saprofitlar, parazitlar (tekinxo'rlar) va hasharotxo'r turlari ham mavjud.

Saprofitlar o'simliklar va hayvon qoldiqlarining chirishida hosil bo'ladigan organik moddalar bilan oziqlanadilar.

Parazitlar tirik organizmlarning organik moddalari hisobiga yashaydi.

Hasharotxo'r o'simliklar ayrim mayda umurtqasiz hayvonlarni tutib olish va ular organizmidagi organik moddalarni o'z tanalarida hazm qilish xususiyatiga ega.

O'simliklarning hayot mamoti davrida shunday vaqtlar ham borki, unda ular faqat avval sintez qilingan, yig'ilgan organik moddalar hisobiga, ya`ni geterotrof oziqlanadilar. Bunga urug'larning unishi vaqtini va o'simliklarning vegetativ ko'payishi (ildizpoyalardan, piyozchalardan va boshq.) ildizbashkilardan ko'payish, barglarini to'kuvchi daraxtlarda kurtaklar va gullarning rivojlanish, davrini misol qilib ko'rsatish mumkin.

O'simlik organizmining ko'pchilik organlari to'la yoki qisman geterotrof oziqlanadilar. Masalan, ildizlar, kurtaklar, gullar va mevalar hamda shakllanayotgan urug'lar. Shuningdek, o'simlikning barcha organlari va to'qimalari qorong'ulikda geterotrof oziqlanadilar. Mana shu xususiyat tufayli o'simlik organlaridan ajratib olingan hujayralarni tarkibida mineral va organik moddalar tutgan muhitda yorug'liksiz o'stirish mumkin.

Binobarin, o'simliklar organizmlari uchun ular hujayra va to'qimalarining geterotrof oziqlanishi xuddi fotosintez hodisasi kabi tabiiydir. Chunki, ushbu holat barcha hujayralarga xosdir. Shunga qaramasdan o'simliklarning geterotrof oziqlanishi juda ham kam o'rganilgandir. Shuning uchun ham geterotrof oziqlanuvchi o'simliklar fiziologiyasini o'rganish ushbu muammoni bir qadar to'laroq tushunishga, ya`ni hujayralar, to'qimalar, organlar va butun o'simlikning oziqlanish mexanizmlarini bilishga yordam beradi.

O'simlik organizmi yoki uning ma'lum bir organi o'simlik tanasida sintezlangan zaxira moddalardan yoki tashqi muhitdan keluvchi kichik va yuqori molekular moddalarni Masalan, oqsillar, polisaxaridlar hamda yog'larni hazm qilish mumkin. Ammo ushbu biopolimerlar avvalo yengil o'zlashtiruvchan va oson hazm bo'ladigan holga o'tkaziladi. Bu jarayonning keyingisi *oziq hazm qilish* holati, ya`ni makromolekulalarning fermentlar tomonidan butunlay parchalanib o'zining avvalgi ko'rinishini yo'qotishi va yengil o'zlashtiriluvchan formaga o'tishi bilan izohlanadi.

Oziq hazm qilish uch xil ko'rinishda, ya'ni hujayraning ichidi, tashqarisida va membranalarda bo'lishi mumkin. Bulardan oziq hazm qilishning *hujayra ichki formasi* o'simliklar evolutsiyasining anchagina oldingi davrida shakllangan bo'lib faqatgina sitoplazmada emas, balki oqsil tanalarida, sferosomalarda, vakuolalarda hamda plastidalarda ro'y beradi.

Membranalardagi hazm esa, hujayralarning membranalarida joylashgan bir qator fermentlarning ichi tufayli yuzaga chiqadi va organizmda boradigan oziq hazm qilish hamda tashiluv jarayonlarini maksimal darajada bir biriga yaqinlashtiradi. Ushbu jarayon bir qator hayvonlarning qorin-ichak traktlari misolida yaxshi o'rganilgandir. O'simliklar hujayra membranalardagi hazm jarayonlari hozircha o'rganilmagan. Moddalarning *hujayra tashqarisidagi hazmi* maxsus hujayralarda sintezlangan gidrolitik (parchalovchi) fermentlarning hujayra yuzasiga chiqishi tufayli ro'y beradi. Ushbu holat ko'proq hasharotxo'r o'simliklarga va boshqa ayrim hollarga masalan, boshoqlilar doni endospermalari uchun xarakterlidir.

Saprofitlar. O'simliklar dunyosining bir tipi sifatida qarab kelingan zamburug'lar olami hozirgi vaqtda alohida bir tiriklik olami sifatida tan olinmoqda. Zamburug'lar olamining o'simliklar dunyosining bir bo'lagi sifatida qarab kelinishiga boshqa bir qancha sabablar bilan birga ulardagi fiziologik jarayonlarning ko'p tomonlarining o'xshashligi ham

sabab bo'lgan. O'simliklar va zamburug'lar fiziologiyasidagi geterotrof oziqlanish mexanizmlari bir biriga o'xshash bo'lishi ham mumkin. Masalan, zamburug'lar giflari plazmolemmasida, achitqilar hujayralarida H+pompalari faoliyat ko'rsatadi va ularning faoliyati tufayli tashqi muhitga turli xil nordon gidrolazalar ajraladi. Bu o'z navbatida murakkab organik birikmalarning gidrolizlanishiga *(hujayra tashqarisidagi hazm jarayoni)* va hosil bo'lgan moddalarning so'rilishiga olib keladi.

Hujayralarning so'rish mexanizmlari ham plazmolemmalarning H+-pompalari faoliyatiga bog'liqdir. Masalan, membrananing tashqi yuza qismining zangsimonlanishi organik kislotalarining dissotsiyalanishini kamaytiradi va ular neytral molekulalar sifatida hujayraga kiradi. Zamburug' giflari sitoplazmasiga qandlar va aminokislotalarning kirishi ularning H+ ionlari bilan maxsus lipoprotein tashuvchilar yordamidagi importi tufayli ro'y beradi.

Organik moddalarning H+ ionlari bilan simport bo'yicha ko'chirilishida energiya manbayi bo'lib plazmalemma H+ pompasining ishi tufayli yuzaga keladigan va o'z ishiga elektrik membrana potensiali hamda pH ko'rsatkichini oladigan proton harakatlantiruvchi kuch xizmat qiladi.

Saprofit oziqlanish ko'proq o'simliklar olamining suv o'tlariga xarakterlidir. Masalan, okean tublarida quyosh yorug'ligi nurlari yetib bormaydigan o'ta chuqur joylarda o'suvchi diatom suv o'tlari atrof muhitdagi organik moddalarni o'zlashtirishi tufayli oziqlanadilar. Shuningdek, suv havzalarida organik moddalar ko'plab to'planishi natijasida xlorokokklar, evglenalar va boshqa suv o'tlari avtotrof oziqlanishdan geterotrof oziqlanishga o'tishi mumkin. Ammo bu holda ham qandlarning hujayralarga ko'chirilishi H+ ionlari bilan simporti holida ro'y beradi, ya`ni plazmolemmaning proton harakatlantiruvchi kuchidan foydalaniladi.

Yopiq urug'li o'simliklarda saprofit oziqlnish juda kam uchraydi. Bunday o'simliklarda xlorofill umuman yo'q yoki bo'lsa ham juda kam miqdorda bo'lib avtotrof oziqlanish uchun ya`ni fotosintez jarayonining borishiga yetarli emas xolbuki ularning orasida fotosintezlovchi turlari ham bor. Ular o'z tanalarini qurish uchun hayvon va o'simliklarning chiriyotgan qoldiqlaridan foydalanadilar. Masalan, chala butalarga taalluqli *Gidiophytum formisarum* o'simligi poyasi katta ildizpoya shaklida bo'lib uni minglarcha kanalchalar teshib o'tgan va ularda ko'plab chumolilar joylashgandir. Ushbu tur o'simliklari ildizpoyalarda

joylashgan chumolilarning hayot faoliyati mahsulotlari evaziga oziqlanadilar. Bu hol nishonlangan tajribalar quyish orqali isbotlangan. Bunda pashshalarning lichinkalarining chumolilar tufayli ushbu o'simlik tanasiga ko'chirilishi va ularning bir oydan so'ng batamom o'simliklar tomonidan hazm qilinishi hamda barglari va yer ostki qismlarda uchrashi tasdiqlangan.

O'simliklarning ayrim xlorofillsiz turlari o'zlarini organik oziq bilan ta'minlash uchun zamburug'lar bilan simbioz holatida yashashadi. Ular *mikotrof o'simliklar* deyiladi va orxideyalar oilasining ko'pchilik turlari ushbu oziqlanish tipiga mansubdir. Bu o'simliklar urug'larida ularning unishi uchun nihoyatda kam oziq moddasi bo'lganligi sababli rivojlanishning boshlang'ish davridayoq zamburug'lar bilan simbioz holatiga o'tishadi. Zamburug' giflari urug'lar qobig'ini teshib kirishi tufayli o'sayotgan murtakka turli organik moddalarni va bijg'ib chirigan muhitdan mineral tuzlarni yetkazib beradi.

Mikotrof tip oziqlanishli orxideyalarning yetuk o'simliklarida zamburug' giflari ildizlarning yuza qismlarigacha kirishi mumkin, ammo chuqur kiraolmaydi. Chunki, zamburug' giflarining keyingi o'sishi nisbatan ichkarilikda joylashgan ildiz to'qimalaridan ajraladigan fungitsidlarning ta`siri va fagotsitlarga o'xshash yirik yadroli katta hujayralar qarshilik qiladilar. Ushbu hujayralar zamburug' giflarini hazm qilish va ajraladigan energiya`ni o'zlashtirish xususiyatiga egadirlar. Ammo giflarning tashqi membranasi orqali ro'y berishi mumkin bo'lgan o'simlik va zamburug'lar orasidagi moddalar almashinuvi jarayoni ham ehtimoldan xoli emas.

Xlorofillsiz bo'lgan *Monotropa* o'simligi ham an'anaviy holda saprofitlarga talluqli deb qaraladi. Ammo bu holda saprofit oziqlanish usuli bevosita emas, balki mikoriz holatida zamburug' bilan simbioz ko'rinishida bo'ladi va ko'pchilik hollarda tekinxo'rlik deb qaraladi. Chunki, ushbu o'simlik uning ildizlariga o'sib kirgan zamburug' giflarini o'zlashtirib hazm qiladi.

Binobarin zamburug', xususan, saprofit bo'lib, o'simlik esa tekinxo'r hisobidadir. Zamburug' giflari tufayli ushbu o'simlik ildizlari boshqa avtotrof o'simliklarning xususan, daraxtlarning ildizlari bilan bog'lanishi va ulardan tekinxo'r sifatida organik oziq moddalarni olishi mumkin.

Mikoriz holati ko'pchilik o'simliklarda mineral tuzlar va suv yutilishini ko'paytirish uchun xizmat qiladi.

Tekinxo'rlar. Yuqoridagi va *Monotropa* o'simliklari misolida yuksak o'simliklarning oziqlanishi tekinxo'rligi holatining namunasidir. Ammo mikoriz zamburug'lari ham o'zaro yoki yakka holda tekinxo'r holatida yashashadi.

Zamburug'lar ildizlar hujayralariga qattiq yopishgan yoki ildizlarga kiruvchi o'simta-hosilalarni, ya`ni *guastoriyalar* hosil qilish xususiyatiga ega. Guastoriyalar o'simliklardan oziqa moddalarni, avvalo uglevodlarni so'rib oladi. Ushbu holning mexanizmi o'z navbatida H+-pompalar faoliyati asosida bo'lishi mumkin.

Asosiy tekinxo'r yuksak o'simliklar odatda tayyor organik moddalar bilan oziqlanuvchi va ushbu sharoitga o'ta yuqori darajada moslashgan hamda evolutsiya mobaynida barglari redutsirlangan yoki to'la yo'qolgan bir va ikki yillik o'simliklardir. Ular o'rtasida barglarini batamom yo'qotgan va fotosintez jarayonini amalga oshira olmaydigan turlari ham mavjud. Masalan, ko'pchilik qishloq xo'jalik o'simliklarining ildizlarida tekinxo'rlik qilib yashovchi *Orabanshe* shular jumlasidandir. Uning urug'lari faqatgina u tekinxo'rlik qiluvchi o'simlik ildizlarining ajratmalari ta`siridagina unish va o'sish xususiyatiga ega. O'simtalar murtak ildiz qinchalarining uchi xo'jayin-o'simlik ildizlariga tegishi bilan ularda gidrolazalar ajratish xususiyati tufayli hujayra devorlarini erituvchi va ildizlarga faol kiruvchi guastoriyalar (suruvchilar) hosil bo'la boshlaydi. Ushbu o'simlik o'zining o'sishi va rivojlanichi mobaynida xo'jayin-o'simlik ildizlaridan ko'p miqdorda azotli birikmalarni, uglevodlarni, mineral tuzlarni, ayniqsa, fosforli birikmalarni va suvni o'zlashtiradi. Masalan, **zarazixa** bilan zararlangan pomidor o'simligida azotli oqsillarning miqdori 3 marta, qanlar esa 16 marta kamayib ketishi kuzatilgan. Ildizlarda tekinxo'rlik qiluvchilarga butalar va daraxtlarda tekinxo'rlik qiluvchi – Lathraea sguamaria o'simligini ham kiritish mumkin.

Tekinxo'r o'simliklar orasida faqatgina ildizlarda emas balki boshqa xo'jayin-o'simliklar tanasiga chirmashib o'suvchi turlar ham mavjud. Masalan, o'tsimon *Sussuta* ipsimon tanasi bilan xo'jayin-o'simlikning tanasiga o'ralib olib o'zining redutsirlangan likopchasimon barglaridan o'sib chiqqan guastoriyalari bilan oziq moddalarni so'radi. Povilikaning guastoriyalari ko'rinishi o'zgargan ildiz yon hosilalaridir. Guastoriyalar xo'jayin-o'simlik po'stlog'iga qattiq yopishgan halqa-belbog' ko'rinishiga ega bo'ladi.

Halqaning markazidagi bir guruh hujayralar xo'jayin-o'simlikning po'stlog'iga teshib kirib uning o'zagidagi naychalargacha yetib boradi

va ulardan suv organik moddalar hamda mineral tuzlarni so'rib ola boshlaydi. Povilikaning o'simtalarida o'simlik-xo'jayinning ildiz ajratmalari va namlikka nisbatan aylanma o'sish harakatlari mavjud (xemotropizm) va ular shu tufayli tekinxo'rlik qiluvchi o'simligini topadi.

Tekinxo'r o'simliklarning boshqa bir vakili **rafleziya** tropik muhitda o'suvchi **liana** daraxtining ildizlari shirasi bilan oziqlanadi. Uning guastoriyasi o'simlik hujayra devorini buzuvchi selluloza va boshqa fermentlarni ajratadi va shu tufayli o'z qurbonining tanasiga botib kirib u yerda (yer ostida) deyarli butun ontogenizini o'tkazadi. Faqatgina uning gullari yer o'stiga chiqadi. Radiofaol nishonlash orqali rafleziyaning xo'jayin-o'simlikdan, asosan, saxaroza va glutamin, asparagin kislotalari va ularning amidlarini olishi ko'rsatilgan.

Hasharotxo'r o'simliklar va ularning ahamiyati. Hozirgi vaqtda fanda kichik hasharotlar va boshqa mayda umurtqasiz hayvonlarni tutib ulardagi organik moddalarni qo'shimcha oziq sifatida foydalanuvchi 400 va undan ortiq o'simlik turlari mavjud. Ularning ko'pchiligi azotga kambag'al botqoq tuproqlarda uchraydi. Ammo ularning epifit va suv o'tlari formalari ham bor. Umuman ko'pchilik hasharotxo'r o'simliklar mineral elementlar juda kam bo'lgan tuproqlarda yashaydi. Ularning ildizlari kuchsiz rivojlangan va boshqa botqoq o'simliklaridan farqli o'laroq, ularda mikoriz yo'q. Shuning uchun ham ularning o'sishi va rivojlanichida tutib olingan (ovlangan) narsaning ahamiyati kattadir. Hasharotxo'r o'simliklar o'z qurbonining tanasidan azot, fosfor, kaliy va oltingugurt elementlarini oladi. Shuningdek, aminokislotalar va boshqa parchalanuvchi birikmalar tarkibidagi uglerod ham hasharotxo'r o'simliklar metabolizmida qatnashadi. Masalan, **rosyanka** o'simligi go'sht parchalari bilan oziqlantirilganda nazorat varianti o'simliklariga nisbatan bir qancha ko'rsatkichlari–xususan, ko'payish organlarining yaxshi rivojlanishi bilan farqlangan. Shuningdek, **puzirshatka** o'simligi faqatgina hayvonlar bilan oziqlangandan so'ngina gullash xususiyatiga ega.

VIII.1. HASHAROTXO'R O'SIMLIKLARNING OZIQLANISHI

Hozirgi vaqtda mayda hasharotlar va boshqa kichik organizmlarni tutuvchi va hazm qiluvchi ya`ni ulardan qo'shimcha oziq sifatida foydalanuvchi 400 tadan ortiq yopiq urug'li o'simliklar vakillari aniqlangan. Ularning ko'pchiligi tarkibida azotli birikmalar kam bo'lgan

botqoqli joylarda uchraydi. Hasharotxo'r o'simliklarning epifit va suv o'tlari formalari mavjud ammo ularning barchasining ovlovchi mexanizmlari o'xshashdir.

Ovlovchi mexanizmlar. Hasharotxo'r o'simliklarning barglari o'zgarib maxsus «*qopqonlarni*» tashkil qiladi va fotosintez bilan birga o'ljani tutish uchun ham xizmat qiladi. Umuman hasharotxo'r o'simliklarning ulardagi ovlash mexanizmlariga qarab ikki guruhga bo'lib qarash mumkin.

O'ljani loqayd ovlash tipi. Bunda ikki xil holat kuzatiladi:

a) mayda hayvonlar hasharotxo'r o'simliklar barglari maxsus bezli tukchalaridan ajralgan tarkibida nordon polisaxaridlar ko'p bo'lgan yopishqoq quyuq shiraga yopishib qolishi **(biblis, rosolist);**

b) hasharotxo'r o'simliklardagi yorqin rangga ega bo'lgan va xushbo'y hid qismi hujayralarida plazmolemmalaridagi H+-pompalarining faoliyati tufayli bo'ladi. Oshqozon muhitiga H+-ionlaridan sung protonlarning chiqishini almashtira oluvchi xlor ionlarining chiqishi boshlanadi. O'simliklar uchun xlor makroelementining ahamiyati unchalik kuchli emas va shuning uchun ham hujayralarda u ko'plab to'planmaydi. Shuning uchun ham hasharotxo'r o'simliklar ovqat hazm qilish tizimi shira ajratuvchi hujayralardan H+-sung xlor ionlari emas, balki, organik kislotalarning ionlari, avvalo chumoli kislotasi anioni chiqadi. Hasharotxo'r o'simliklardagi nordon proteazaning xossalari maksimal faolligi pH 1-2 atrofida buluvchi oshqozon pepsiniga o'xshashdir.

VIII.2. ORGANIK MODDALAR HISOBIGA GETEROTROF OZIQLANISH

Hasharotxo'r o'simliklarning hayvon qoldiqlari bilan ovqatlanishi xususiyatlari asosida ular hujayralarining boshqa organlardan oqib keluvchi yoki zaxira birikmalardan ajraluvchi organik moddalar bilan oziqlanishi yotadi. O'simliklar organizmi avtotroflardir, ammo ularning barglarida fotosintez jarayonida CO_2 va H_2O birikmalaridan hosil bo'lgan uglerodli moddalar boshqa organlar va qismlarga o'tib u yerda ular tomonidan geterotrof foydalaniladi. Ammo o'simlik organizmi tomonidan zaxira uglevodlar, oqsillar, yog'lar yoki qariyotgan barglardagi kabi bo'ladigan sitoplazmaning biopolimerlaridan foydalanilsa, ushbu moddalar avvalo, nisbatan kichik holdagi birikmalarga gidrolizlanishi, ya`ni tashish va o'zlashtirish mumkin

bo'lgan holga o'tishi lozim. Bu hol hasharotxo'r o'simliklardagi hayvon qoldiqlari bilan oziqlanish jarayonidan tubdan farq qilmaydi.

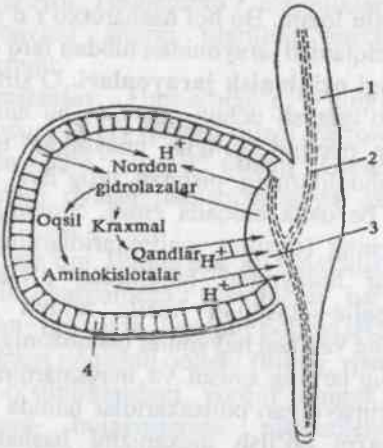
Endospermdagi oziqlanish jarayonlari. O'simliklarda ovqat hazm qilish jarayonini o'rganish uchun mos hol bu endospermasi tarkibida organik moddalar mavjud bo'lgan unayotgan urug'lar va ularning maysalaridir. Boshoqlilarning pishgan urug'lari murtagi endosperm to'qimalari bilan bevosita aloqada emas. Shuning uchun ham zaxira organik moddalarning (oqsillar, polisaxaridlarning) parchalanishi va boshqa to'qimalar hujayralari tomonidan o'zlashtirilishi ko'rinishi o'zgargan urug'palla-sutasimon *hosila* tufayli ro'y beradi. Qoida jihatidan hosilaning vazifasi hayvonlar oshqozoniga o'xshashdir.

Binobarin, urug'larning unishi va maysalarning o'sishi mobaynida endospermdagi erimaydigan polisaxaridlar hamda oqsillar kabi organik birikmalarning hazm bo'lish mexanizmi hasharotxo'r o'simliklarda ovqat hazm bo'lishidagi hayvonlardagiga o'xshash to'qimalari va hayvonlar oshqozonidagi jarayonlarga o'xshash bo'lishi mumkin.

Haqiqatdan ham hosilaning epitelial hujayralarida H+-pompalar mavjud bo'lib, hosila endospermga organik kislotalarni (limon kislotasi va boshq.) ajratadi. Endospermning yarim o'lik holatida (donlarning pishishi vaqtida endosperm hujayralarining yadrosi va ko'pchilik organoidlari yemirilib ketadi) nordon gidrolazalar faollashadi. Masalan, α–amilazaning faollashishi tufayli avvalo kraxmal maltoza va glukozaga parchalanadi. Kislotalar chiqarish bilan birga hosilaning epitelial hujayralari endospermga nordon gidrolazalar Masalan, α– va β–amilazalar, sellyulaza, proteaza, har xil glyukanazalar, fosfatazalar, RNK azalar va boshqalarni ajrata boshlaydi.

Urug' unishining 3–4 kuni hosilaning oziq hazm qilish tizimiga endospermning birdan bir tirik hujayralar qavati ya'ni atrof aleyron qavati hujayralari kirishadi. Aleyron hujayralar ham endospermga organik kislotalar va nordon gidrolazalarni (α-amilazalarni, proteazalar, RNKazalar va boshqa.) ajrata boshlaydi. Mana shu hosilaning va aleyron qavatning birgalikdagi ishi tufayli endospermdagi zaxira moddalarning parchalanishi ro'y beradi (VIII.1-rasm).

Hosila suruvchi organ ham hisoblanadi. Hosilaning endosperm bilan o'rtasidagi epitelial hujayralarining plazmolemmasida qandlar, aminokislotalar, anorganik ionlar va anionlarning endospermdan hosila sitoplazmasiga tashiluvi ro'y beradi. Hosila sitoplazmasidan oziq birikmalari avvalo, o'tkazuvchi to'qima-bog'larga so'ngra esa o'suvchi murtakka yetkazib beriladi.



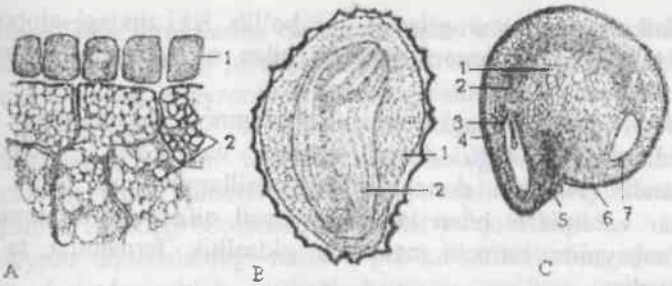
VIII.1-rasm. Makkajo'xori donchalarining endospermasi hujayra tashqi nordon oziq hazm qiluvchi tizimi sxemasi (V.V.Polevoy, 1989)
1–maysa, 2–o'tqazuvchi tutam, 3–qobiq, 4–aleyron qavat.

Ushbu jarayon proton harakatlantiruvchi kuchni hosil qiluvchi membranalar H+-pompalarining ishi bilan bog'liqdir. Hosilaning epitelial hujayralar plazmalemmalari orqali organik moddalarning tashiluvi H+-ionlari bilan simport holida amalga oshiriladi.

Bu yerda shuni ta'kidlab o'tish lozimki, endospermdagi oziq moddalarning ishlatilishi doimiy ravishda gormonlar nazorati ostida bo'ladi. Masalan, hosilaning sekretorlik faoliyati sitokinin va auksin tomonidan faollansa, aleyron hujayralardagi gidrolazalarning sintezi va sekretsiyasi murtak va hosiladan aleyron hujayralarga keluvchi gibberellin gormonining doimiy nazoratida bo'ladi.

Shuni aytib o'tish kerakki, ko'pchilik o'simliklar urug'larida zaxira moddalar to'planadi, bu ularning oziqlanishiga va himoyalanishiga yordam beradi (VIII.2-rasm).

Unuvchi urug'larda zaxira oqsillarning foydalanilishi. O'simliklarning mavsumiy rivojlanishi tinchlik davrlarini ham o'z ichiga oladi. Tinchlik davridan oldin barglardan oqib kelayotgan assimilatlar zaxira holatiga o'tkaziladi. Bu zaxiralangan oziq moddalari o'simlikning keyingi o'sish vegetatsiyasi davri uchun zarurdir.



VIII.2-rasm. Turli o'simliklar urug'laridagi zaxira moddalar: A–*Bug'doy (Triticum vulgare) endospermasidagi zaxiralovchi to'qima: 1–aleyro qavati, 2–kraxmal saqlovchi to'qima: B–Tamaki (Nisotiana) urug'i-ko'ndalang kesimda: 1–endosperma, 2–murtak: C–Lavlagi (Beta vulgaris) urug'i: 1–perisperm, 2–endosperm, 3–nutselyar perisperm, 5–urug'oyoqcha, 6–xalaza, 1–urug' qobig'i.* 7– (A va B–V.G. Aleksandrov, 1966, B–N.S.Kiseleva, N.V.Sheluxina, 1969)

Urug'larning, ildizlar, poyalar va mevalarning zaxiralovchi to'qimalari zaxira oziq moddalar to'planadigan idishni tashkil qiladi. Hujayralarda azot, uglerod va shu kabi boshqa elementlarining ko'plab to'planishi osmotik jihatidan kuchsiz faollikka yoki umuman osmotik faol emas birikmalar yig'ilishiga olib keladi. Hujayralarda yig'iladigan makromolekulyar zaxira moddalar, Masalan, oqsillar, polisaxaridlar va yog'lar xuddi shunday osmotik faollikga ega emas moddalar hisoblanadi.

Uruglardagi oqsillarning miqdori anchaginadir. Masalan, quruq moddaga nisbatan dukkakli o'simliklar donlaridagi umumiy oqsilning miqdori 20–30% bo'lsa moyli urug'lar va boshoqdoshlar donlarida ushbu ko'rsatkich mos ravishda 17–42% va 7–14% atrofidadir.

Aleyron donchalarda va oqsil tanachalarida yig'ilgan zaxira oqsillar asosan globulinlar (ikkipallalilardagi asosiy forma) va albuminlar holatida bo'ladi. Shuningdek, o'simliklar urug'lardagi zaxira oqsillar glutelinlar prolaminlar holatida ham bo'lishi mumkin.

Aleyron donchalar-hujayraning asosiy zaxiralovchi organellalaridan hisoblanadi 0,1–25 mkm kattalikda bo'lishi mumkin. Aleyron donchalar bir qavatli membrana bilan o'ralgan bo'lib tarkibining 70–80%(quruq og'irlikga nisbatan) oqsillardan iboratdir. Shuningdek, aleyron donchalar tarkibiga oqsillardan tashqari fosfolipidlar, uglevodlar, fitin, RNK va shavel (otquloq) kislotasi kiradi.

Aleyron donchalar tarkibi va tuzilishiga qarab ikkiga, ya'ni oddiy va murakkab guruhlarga bo'linadi. Murakkab aleyron donchalar ayrim ikki

urug'pallali o'simliklar urug'lariga xos bo'lib, ikki tipdagi–globoid va kristalloid tipidagi va amorf material bilan o'ralgan hosilalarni o'z ichiga oladi.

Aleyron donchalardagi mavjud umumiy oqsillarning 60% kristalloidlarda, 35–40% amorf zonada va 3–5% globoidlarda joylashgandir. Aleyron donchalardagi oqsillarning bir qismi fitin, uglevodlar va lipidlar bilan kompleks hosil qilgan bo'lib urug'ning unishi mobaynida birinchi navbatda gidrolitik fermentlar ta`sirida parchalanadi.

Globoidlarda inozitfosfat kislotasining kalsiyli, magniyli, kaliyli tuzi joylashgandir. Urug'laridagi endospermasi tarkibida kraxmali ko'p bo'lgan donli o'simliklar donlaridagi aleyron donchalari nisbatan oddiy tuzilishga ega. Oddiy aleyron donchalarning ulchami murakkab donchaldarga nisbatan kichikroq bo'lib, tarkibida hosilalar yo'q. Ulardagi fitin oqsilli amorf matriksda joylashgandir. Aleyron donchalarda ayrim nordon gidrolazalar ham mavjud.

Oqsilli tanachalar. Ular boshoqdoshlarning donlarining kraxmali ko'p bo'lgan endosperm qismida joylashgandir. Ular bir necha mikrometr o'lchamga ega bo'lib, geterogen tuzilishga ega, ya`ni tarkibida zaxira oqsillardan tashqari kraxmal, lipidlar va bir qancha nordan gidrolazalar mavjud.

Urug'lardagi oqsillarning parchalanishi urug'larning bo'kish davrining boshidayoq ro'y beradi va uchbu jarayon bir nechta proteazalar faoliyati tufayli amalga oshadi. Gidrolizning birlamchi bosqichida oqsillar zaxirasining juda kam ma'lum bir miqdori proteoliz natijasida parchalanadi xolos. Bunda murtakning o'q organlaridagi, aleyron donchalarning aleyron qavatidagi albuminlar va globulinlar parchalanadi. Oqsillarning eruvchanligi va harakatchanligi ortadi. Oqsillar gidrolizining ushbu bosqichi davomida, asosan, urug' unishining keyingi davrlari metabolizmida ishlatiladigan yangi ferment oqsillarning sintezi uchun zarur bo'lgan aminokislotalar hosil bo'ladi.

Oqsillar parchalanishining ikkinchi bosqichi urug' unishining keyingi 5–10 kuni mobaynida davom etib zaxira organlaridagi oqsillar tezlikda aminokislotalarga gidrolizlana boshlaydi. Ushbu aminokislotalar o'suvchi murtakga tashilib uning geterotrof oziqlanishi uchun foydalaniladi. Oqsilli tanachalar gidrolizining oxirgi bosqichda, zaxira organlaridagi murtak hujayralarini geterotrof oziq hazm qilishni ta`minlagan tuzilma va ferment oqsillari to'la degradatsiyaga uchrab yo'qolib ketadi.

Ikkipallalilar urug'larida oqsillar asosan hujayra ichkarisida hazm bo'ladi, ya`ni ularning parchalanishi ular zaxiralangan hujayralarning o'zida ro'y beradi. Aleyron donchalar tuzilishidagi sezilarli o'zgarishlar urug' bukishining 3–5 kunida sodir bo'ladi. Ularda fosfataza va proteazalarning nordon formalarining faolligi keskin oshib ketadi. Birinchi navbatda amorf matriksning oqsillari, keyinchalik oqsil kristlloidlar va oxirgi bosqichda globoidlar yo'qolib ketadi.

Aleyron donchalardagi muhit pH ko'rsatkichining qanday qilib nordon holatda ushlab turilishi hozircha ma`lum emas. Aleyron donchalardagi mavjud oqsillarning to'la parchalanishi uchun undagi proteazalar yetarli emas. Qo'shimcha endopeptidazlar aleyron donchalarga tegib turgan endoplazmatik retikulumda sintezlanadi va ularning faoliyati tufayli qolgan oqsil parchalanadi. Aleyron donchalaridagi oqsilli tanachalar tugab borishi bilan ular vakuolalarga aylanadi. Ammo aleyron donchalarni qurib qolgan vakuolalar sifatida qarash to'g'ri emas. Chunki, har bir hujayra uchun hujayralarning rejalashtirilgan o'limi dasturi (HRO'D) mavjuddir.

Boshoqdoshlar donlari aleyron qavatida, hosilada va murtakda oqsilli tanachalar hujayraning ichkarisida hazm bo'lishi bilan birga, hujayra tashqarisida, ya`ni endospermning kraxmal qavati o'lik hujayralarida ham ro'y beradi. Oqsilli tayanchalarning hujayra tashqarisida hazm bo'lishi endospermga hosila va aleyron tanachalaridan ajraluvshi kislotalar, keyinchalik esa nordon gidrolazalar, jumladan proteazalar ta`sirida ro'y beradi.

Endospermga kislotalarning chiqishi uning muhit pH ni nordonlashtirib optimum ko'rsatkichi pH 4–6 bo'lgan nordon gidrolazalar faolligiga yaxshi sharoit yaratish bilan birga hosilaning epitelial hujayralari tashuvchilik faoliyatiga ijobiy ta`sir ko'rsatadi. Ushbu endosperm bilan chegaradosh epitelial hujayralar orqali gidroliz mahsulotining endospermdan hosilaning o'tkazuvchi to'qimalarga yetkazib berilishi amalga oshadi.

Olimlarning tadqiqotlari natijasida hujayra tashqi muhitida aminokislotalar va dipeptidlarning tashiluvi nordon pH muhitlarida anchagina samarador ekanligi kuzatilgan. Shuningdek, makkajo'xori murtagi hosilasi tomonidan gidrolazalarining chiqarilishi ham nordan muhitda ya`ni pH 5,4–6,0 bo'lganda yuqori bo'lgan.

Binobarin, endospermning nordonlashishi donlarning unishi va o'sishida muhim bosqichdir. Chunki, shu holat tufayli hujayra tashqarisidagi oziq hazm qilish tizimining ichi yo'lga solinib, ular

tashiluvi ro'y berib turadi. Oqsillarning gidrolizlanishidan aminokislotalar bilan birga hosil bo'lgan peptidlar hosila tomonidan yutiladi va u yerdagi ishqoriy endopeptidazalarning faoliyati tufayli aminokislotalargacha parchalanadi.

Qovoqsimonlar va dukkaklilar urug'pallalari aleyron donchalaridagi oqsil tanachalarining parchalanishi epidermisning yaqinida va o'tkazuvchi to'qimalar tutamlari yonida ro'y beradi. Oqsillarning parchalanishi, keyinchalik tayoqsimon parenximalarda ro'y berib qalin g'ovaksimon (gubkasimon) parenximalarda tugallanadi.

Boshoqdoshlar donlari endospermasi tarkibidagi oqsil tanachalarning gidrolizi avvalo hosila yaqinida boshlanib, so'ngra aleyron qavatida davom etadi. Kraxmalli endosperm tarkibidan azotni sezilarli darajada kamayishi urug' unishining ikkinchi sutkasidayoq ro'y beradi. Aleyron qavat hujayralarida esa oqsillarning gidrolizi nisbatan keyinroq, ya'ni urug' unishining 3–5 kunidan boshlanadi.

Zaxira uglevodlarning sarflanishi. Ma'lumki, uglevodlar urug'lar zaxira oziq moddasining eng muhim birikmalaridir. Ammo ayrim urug'larning zaxiralari tarkibida saxaroza juda oz miqdorda bo'lib o'simliklarning turiga qarab, qisman staxiozalar, maltozalar, galaktozalar, ribozalar, fruktoza va glukozalar bo'lishi mumkin. Ko'pchilik hollarda bu qandlar oqsillar bilan birikib glikoprotein komplekslar hosil qilgandir. Ammo polisaxaridlarning urug'lardagi asosiy zaxira birikmasi bo'lib kraxmal xizmat qiladi. Masalan, kraxmalning miqdori urug'lar quruq massasiga nisbatan boshoqdoshlar vakillari donlarida 50–76% (makkajo'xori va javdar donlarida) bo'lsa, bug'doy va suli donlarida 70% atrofida, dukkaklilar donlarida nisbatan kamroq–50–60% bo'ladi.

Kraxmal asosan urug'larning pishishi davrida plastidalarda yig'iladi. Plastidalardagi kraxmal donchalari yiriklasha borib eng katta o'lchamga yetganda plastidalarning lamelyar tuzilishi buziladi.

Urug'lardagi kraxmal donchalarining o'lchamlari diametris o'simliklarning turiga qarab 15–50 mkm atrofida bo'lishi mumkin. Urug'larda qandlar va kraxmaldan tashqari uning hujayralari devori tarkibidagi polisaxaridlar ham zaxira birikmalar sifatida xizmat qilishi mumkin. Bular avvalo hujayra devorlari tarkibida ko'plab uchraydigan galaktomannanlar, glukofruktanlar va boshqa polisaxarid birikmalardir.

Urug'larning unishi va o'sishi davomida zaxira polisaxarid birikmalarning sarflanishi o'ta tez ro'y beradi. Chunki, sitoplazma bilan bevosita bog'liq bo'lgan kraxmal granulalari urug' bukishining birinchi

soatlaridayoq parchaiana boshlaydi, ya`ni ularning yuza qismida kraxmal granulalarining parchalanishidan darak beruvchi tilimlar paydo bo'la boshlaydi. Urug'lar unishining eng birinchi dastlabki davrlaridagi kraxmalning bir qism parchalanishi fosforilazalar ta`sirida ham bo'lishi mumkin. Keyinchalik fosforilazalar tezligi kamaya boradi va kraxmalning gidrolizlanishi metabolizmiga boshqa bir kuchli ferment-amilaza qo'shiladi. Ammo kraxmalning glukozagacha to'la parchalanishi uning metabolizmida boshqa bir qancha fermentlar, xususan, α– va β–amilazalar, α–glukozidaza va to'yingan dekstrinazalarning qatnashishi tufayli bo'ladi.

Kraxmalning hazm bo'lishi hujayra ichkarisida yoki uning tashqarisida bo'lishi mumkin. Kraxmalning hujayra ichkarisida hazm bo'lishi ikki pallalilarning urug'lariga xos bo'lib murtakning o'q organlarida urug' unishining birinchi soatlaridayoq ro'y beradi, ammo urug'pallalardagi kraxmal miqdori ushbu jarayoning 4–5 sutkalaridan boshlab kamaya boradi.

Urug'lardagi kraxmalning gidrolizlanish jarayoni ko'proq non mahsulotlari donli o'simliklari misolida o'rganilgandir. Ushbu o'simliklar donlari tarkibidagi kraxmalning asosiy qismi hujayra tashqarisida ro'y beradigan metabolizm jarayonlarida sarflanadi. Kraxmalning gidrolizlanishi jarayoni hosiladan boshlanib keyinchalik endospermning distal qismiga tarqaladi.

Endospermning hosilaga tegib turgan qismidagi kraxmal donchalarining parchalanishi urug' bo'kishining birinchi 20-soatidayoq boshlanadi. Bunda avvalo hosilaning epitelial hujayralari α va β–amilazaning zaxira formalarini, so'ngra esa yangidan sintezlangan formalarini ajrata boshlaydi. Hosila endosperm butun amilaza faolligining 17% gacha bo'lgan qismini ta'minlashi mumkin.

Aleyron qavati hujayralari tomonidan α -amilazaning ajratilishi urug' unishining 3–4 sutkasida kuzatiladi. Bu davrgacha endosperm tarkibidagi kraxmal qisman foydalanilgan bo'lib, hujayra devorining qayta tuzilishi kuzatiladi. Bu esa o'z navbatida fermentlar ajralishi va uglevodlarning foydalanilishi jarayoninj yengillashtiradi.

Urug'larning unishi va geterotrof oziqlanishi davrida lipidlarning foydalanilishi. Gulli o'simliklarning 75% qismining urug'larida ularning unishi uchun zarur bo'lgan yog'lar va yog'simon moddalar to'planadi. O'simliklar urug'laridagi mavjud zaxira neytral va qutbli yog'larning asosiy qismi sferosomalarda yig'ilgan bo'ladi. Ushbu yog' tomchilari 0,5 mkm diametrdagi, ayrim hollarda esa undan kattaroq

sferik ko'rinishga ega bo'lib bir qavatli membrana bilan o'ralgandir. Sferasomalar asosan yog'larni yig'ilishi va foydalanilishi uchun xizmat qiladi. Ularda nordan lipaza faolligi mavjuddir.

Boshoqdoshlar urug'larida yog'larning foydalanilishi urug' ivitilishi yoki ekilganidan so'ng nam tortishi tufayli bukish jarayoni bilan boshlanadi. Ammo urug'lar unishining boshlang'ish 1–2 kunida yog'larning foydalanilishi jadalligi juda kam bo'ladi. Lipidlarning urug'lar tomonidan jadal geterotrof foydalanilishi unishning 3–4 sutkasida ro'y beradi.

Moyli o'simliklar urug'laridagi lipidlarning parchalanishi, bukishning 2-3 sutkasidan boshlab ro'y berib xuddi boshqa o'simliklar urug'laridagi kabi ush bosqichdan iborat bo'ladi. Yog'lar parchalanishining birinchi bosqichida lipaza fermenti ta`sirida yog' kislotalari va uch atomli spirt gletsirin hosil bo'ladi. Ikkinchi bosqich esa yog' kislotalari oksidlanishi natijasida hujayralar energetik metabolizmida markaziy o'rinni tutuvchi atsetil–CoA hosil bo'ladi. Ushbu birikma yog'lar parchalanishining Uchinchi bosqichda boshqa birikmalarga aylanishi yoki keyingi oksidlanish jarayonlarida qatnashishi mumkin.

Urug'larning geterotrof oziqlanishi davrida yog'larning parchalanichida asosiy o'rinni lipidlarga nisbatan unchalik katta spetsifiklikga ega bo'lmagan, ammo ularni gletsiridlargacha parchalovchi nordon lipazalar tutadi. Lipazalar pishayotgan urug'larda avvaldan yig'ilgan bo'lishi yoki endoplazmatik retikulumda yangidan sintezlanishi va hujayra sferosomalariga tashiluvi mumkin.Urug'larning unishi va o'sishi jarayoni mobaynida sferosomalar hujayraning boshqa bir organoidi glioksisomalar bilan uzviy bog'liqlikda bo'ladi. Lipidlarning parchalanishi mahsuloti bo'lgan monoglitseridlarning keyingi parchalanishi glioksisomalardagi ishqoriy lipazalar ta`sirida ro'y beradi. Yog' kislotalarining β–oksidlanishi ham glioksisomalarda ro'y beradi. Shuningdek, glioksisomalarda glioksalat siklining reaksiyalari ro'y berib atsetil–CoA qahrabo va shavelsirka kislotalariga aylanishi mumkin.

O'simlik urug'laridagi yog'larning gidrolizi mahsuloti bo'lgan uch atomli spirt glitserin fosfodioksiatsetongacha qaytarilishi va keyinchalik glukogenaza yo'li bilan har xil formadagi qandlargacha o'zgarishi mumkin.

Umuman olganda o'simliklarning geterotrof oziqlanishini o'rganish alohida ahamiyatga ega. Chunki, o'simlikning barcha hujayralari va

yashil bo'lmagan organlari, Masalan, ildizlar, gullar, mevalari qorong'ulikda geterotrof oziqlanadilar.

O'simliklar olamiga talluqli o'simlik-saprofitlar, parazitlar va hasharotxo'r o'simliklar geterotrof oziqlanish qobiliyatiga ega. Hasharotxor o'simliklarning oziq hazm qilish bezlari kislotalar (chumoli kislotasi), nordon gidrolazalar (proteazalar va boshq.) ajratadi va hujayra tashqarisida hazm qilish jarayonini amalga oshiradi. Endospermdagi zaxira moddalarning sarflanishi ham xuddi shu kabi ro`y beradi, ya`ni aleyron donchalardan endospermga organik kislotalar va nordon gidrolazalar kelib zaxira moddalarning parchalanishini sodir qiladi.

Geterotrof oziqlanish jarayonini o'rganishning mohiyati shundaki, o'simlikning deyarli barcha yashil emas organlari masalan, ildiz, gullar, mevalar va o'simlikning barcha hujayralari qorong'ulikda geterotrof oziqlanadilar.

NAZORAT SAVOLLARI

1.Saprofit o'simliklar.
2.Tekinxo'r o'simliklar.
3.Hasharotxo'r o'simliklarning oziqlanishi, ovlovchi mehanizmlari.
7.Unuvchi urug'larda zaxira oqsillarning sarflanishi.
8.Unuvchi urug'larda zaxira qandlarning sarflanishi.
9.Zaxira yog'larning o'zlashtirilishi.
10.Geterotrof organizmlardagi oxirgi mahsulotlar.

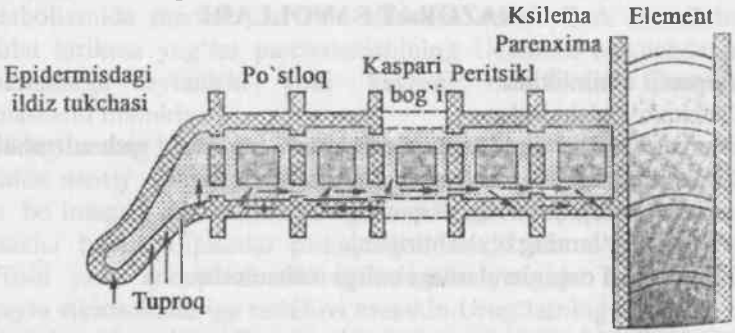
IX. O'SIMLIKLARDA MODDALARNING UZOQQA TASHILUVI

O'simliklarda moddalarning tashiluvini ikkita asosiy jarayon ta'minlaydi. Bulardan birinchisi transpiratsion oqim, ya`ni suv va unda erigan moddalarning ildizdan o'simlikning yer ustki qismlariga tashilishi. Ikkinchisi esa assimilatlar oqimi bo'lib bu fotosintez jarayonida barglarda hosil bo'lgan moddalarning o'simlikning yer ostki va yer usti vegetativ hamda generativ organlariga tashilishidir.

Moddalarning o'simlik tanasi bo'ylab tashilishi ikki bo'limga bo'lib qaraladi, ya'ni yaqinga va uzoqqa tashish.

Yaqinga tashish – bu hujayra va to'qimalar o'rtasida bo'lib, ionlar, metabolitlar va suvning harakatlanishidir (IX.1-rasm).

Uzoqga tashish – bu butun o'simlik organizm bo'ylab uning organlari o'rtasidagi moddalarning tashilishidir.



IX.1-rasm. Idizlarda moddalarning yaqinga tashiluvi yo'llari (simplest-nuqtalar bilan, opoplast shtrixlar bilan ifodalangan) (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva, 2005).

O'z navbatida suv va unda erigan moddalarning harakati bir to'qimalarda apoplast bo'yicha, ya`ni hujayra devorlari orqali hamda simplast bo'yicha, ya`ni plazmodesmalar bilan bog'langan hujayralar sitoplazmalari orqali bo'lishi mumkin. Shuningdek, moddalarning tashilishi plazmodesmalar ishtirokida endoplazmatik retikulum bo'yicha ham sodir bo'lishi mumkin.

Shuni aytib o'tish lozimki, simplast tashiluv bo'yicha mineral va organik moddalarning harakati, apoplast tashilishda esa suv va

anorganik ionlar tashiluvi ustunlik qiladi. Vakuolalar sistemasida faqatgina suv tashilishi ro'y beradi.

Simplast bo'yicha moddalarning tashilishi diffuziyaga nisbatan jadalroq bo'ladi va uning tezligi 1-6 sm/soat atrofida bo'ladi. Moddalarning tashilishining ushbu tipi energiya sarflanishini talab qilmaydi.

Moddalarning uzoq masofalarga tashilishi uchun evolutsiya jarayonida o'simliklarda maxsus o'tkazuvchi to'qimalar shakllangandir. Masalan, transpiratsion oqim uchun ksilemadagi nay va traxeidlar, assimilatlar oqimi uchun esa floemadagi elaksimon naychalardir.

Elaksimon naychalar sitoplazmaga boy bo'lgan metabolitik faol, yo'ldosh hujayra bilan tutashgan bo'ladi. Yo'ldosh hujayralar elaksimon naychalar bilan ko'p sonli plazmodesmalar yordamida bog'lagandir. Oqsillar va ATF sintezi mana shu yo'ldosh hujayralarda bo'ladi deb taxmin qilinadi.

Elaksimon naychalardan ajratilgan shiraning kontsetratsiyasi 10–25% atrofida bo'lib deyarli konsentrlangan eritmani tashkil qiladi. O'simlik hujayrasi shirasining miqdori va konsentratsiyasi sutkaning kunduzgi qismida kechasiga nisbatan yuqori bo'ladi.

Hujayra shirasida erigan moddalarning –90% uglevodlardan iborat bo'lib, tashiluvchi qand asosan saxaroza holatida bo'ladi. Ammo ayrim o'simliklarda saxarozaga nisbatan, rafinoza miqdor jihatidan ustunlik qilishi mumkin. Bundan tashqari shirada turli xil aminokislotalar, nukleotidlar, organik kislotalar, gormonlar va boshqa moddalar uchraydi. Shuningdek, shirada qisman bo'lsada ATF mavjud.

O'simlik barglaridagi fotosintezlovchi hujayralarning xloroplastlaridagi birlamchi assimilatlar tezlikda barglardan o'simlikning boshqa organlariga uzatiladi. Assimilatlarning harakati xloroplastlarda boshlanib, floemaning maxsus o'tkazuvchi hujayralarida davom etadi.

Bargning mayda tomirlarining uchki qismlarini floema tufayli doimiy ravishda fotosintez mahsulotlari bilan to'ldirilib turiladi.

Fotosintez natijasida, barglarda sintezlangan organik moddalar floema orqali to'qimalarga yetib borib metabolizm jarayonlariga sarf bo'ladi yoki zaxiraga yig'iladi. Organik moddalar poya bo'ylab yuqori o'suvchi qismlarga, pishayotgan mevalarga va bargdan poyaga, u yerdan o'suvchi ildizlarga va yer ostki zaxiralovshi organlarga tashiladi.

Barg plastikasining fotosintezlovchi va o'tkazuvchi hujayralari orasidagi erkin bo'shliq assimilatlar oqimidagi oraliq zonani egallaydi. Barg plastinkasining mezofilida hosil bo'luvchi assimilatlar tezda erkin

bo'shliqda paydo bo'ladi. Ularning harakatlanishi o'tkazuvchi tutamlar to'ri orqali amalga oshiriladi.

Xloroplastlarda hosil bo'luvchi triozofosfatlar sitoplazmaga o'tganidan so'ng ulardan saxaroza sintezlanadi va shu ko'rinishda o'simlikning barcha organlariga tashiladi. O'simlikning boshqa barcha organlarda bargga nisbatan saxarozaning miqdori kam bo'ladi. Ushbu tashiluv hamma moddalar uchun xos emas. Masalan, azotli birikmalar asosan aminokislotalar va amid formasida konsentratsiyalar gradiyenti bo'yicha tashiladi.

O'simliklar mevalarining pishishi davrida oziqa moddalarning vegetativ organlardan reproduktiv organlarga tashilishi kuzatiladi. Zaxiralovchi organlarda qand va aminokislotalardan **biopolimerlar,** ya`ni polisaxaridlar, yog'lar va oqsillar hosil bo'ladi.

Yuqoridagilardan kelib chiqadiki, floema bo'yicha eritmalarning harakati donordan akseptorga qarab yo'nalgandir.

Floemali tashish mexanizmi nemis olimi Myunx tomonidan taklif qilingan bo'lib, uning asosida oqimni bosim ostidagi harakatlanishi nazariyasi yotadi. Bu nazariya o'simliklarda moddalarning harakatlanishi haqidagi ta'limotning rivojlanichida muhim ahamiyatga ega bo'ldi.

Myunx nazariyasiga asosan, floemada tashiluvchi moddalarning harakatlantiruvchi kuchning kattaligi o'tkazuvchi to'qimalarning qarama-qarshi tomonlarining uchlaridagi osmotik va turgor bosimlarining farqi bilan o'lchanadi. Myunx fikriga ko'ra, qandlar va boshqa harakatlanuvchi moddalarning eritmasi elaksimon naychalar bo'ylab tashiladi va plazmodesmadan o'tib, simplastning plazmodesma kanallarini to'ldiruvchi sitoplazma orqali filtrlanadi.

Fandagi keyingi izlanishlar shuni ko'rsatadiki, o'simliklarda fotosintez jarayonida hosil bo'lgan qandlar, mayda barg tomirlarining elaksimon naylariga faol beriladi. Ushbu *jarayonni floemani to'ldirish* deb ataladi va u konsentratsiyalar gradiyentiga qarama qarshi ravishda sodir bo'ladi. Floema bo'yicha saxarozaning tashilishi hujayraning faol metabolizmi bilan bog'langan. Chunki, saxaroza bilan birga vodorod ionlari ham harakatlanadi. Ularning harakatlanishi elaksimon naylarning plazmolemmasidagi maxsus ferment orqali hamda pH gradiyenti va elektrokimyoviy gradiyent bo'yicha bo'ladi.

Plazmodesmalarning soni turlicha bo'lishi mumkin. Masalan, bug'doyning 1 sm^2 barg plastinkasida mezofill hujayralari bilan floema o'rtasida $2–10^8$ dona atrofida plazmodesmalar bo'ladi va barglardagi

assimilatlarning tashilishi plazmodesmalar orqali diffuziya yo'li bilan sodir bo'ladi.

Plastik moddalarining floemaning o'tkazuvchi to'qimalarida harakatlanishi, sitoplazmada, molekulalarning tashilishi natijasida amalga oshiriladi va ular plazmodesmalar orqali uzluksiz oqimni hosil qiladi.

Akademik A.L. Kursanovning. nazariyasiga ko'ra, floemada organik moddalarning harakatlanishi nafas olish energiyasining (ATF) sarflanishi bilan bog'liq. Bunda isbotlanganki, elaksimon naychalar orqali organik moddalarning tez tashilishi jadal nafas olish bilan kuzatiladi.

Masalan, qand lavlagining qand moddasi, bargning mezofill hujayralaridan apoplastning erkin bo'shlig'iga harakatlanadi va undan keyin fosforirlanish energiyasi hisobiga o'tkazuvchi tutamlar uchiga o'tadi.

Erigan moddalarning, konsentratsiyasi past, tashqi eritmadan, konsentratsiyasi yuqori bo'lgan hujayra shirasiga tashish uchun zarur bo'lgan erkin energiyaning miqdorini quyidagi formula bo'yicha hisoblash mumkin.

$$\Delta G=RT\ln C_1/C_0,$$

bu yerda, ΔG–erkin energiya, J/mol; R–gaz konstantasi; T–absolyut harorat (t°+°C); C_1–hujayra ichida erigan moddalarning konsentratsiyasi; C_0–tashqi eritmaning konsentratsiyasi; In–natural logarifm belgisi.

O'simliklar ontogenezida, o'suvchi va g'amlovchi to'qimalar, assimilatlarning barglardagi oqimini yo'naltirishda muhim o'rin tutadi. Shuni aytib o'tish lozimki, o'simliklarda bir qancha iste`mol qiluvchi (attragirlovchi) zonalar ham mavjud. Masalan, novdaning uchki meristemasi, ildiz uchiari, interkalyar o'sishning qismlari, mevalar va g'amlovchi parenximatik to'qimalar shular jumlasidandir. Yuqoridagi zonalar, o'simliklar ontogenezida ma`lum bir ketma-ketlikda paydo bo'ladi va ularda assimilatlarga bo'lgan talab ham har xildir.

Yog'ochli o'simliklarda g'amlovchi zona bo'lib poya va ildizning kambial qatlami hisoblanadi. Daraxtlarning har yilgi qalinlashishi bunga misol bo'ladi. Reproduktiv organlarni hosil bo'lishi va rivojlanishida assimilatlarga bo'lgan talab kuchsiz bo'ladi, ammo o'simlik guli changlangandan keyin ya`ni zigota hosil bo'lganidan so'ng assimilatlarga bo'lgan talab keskin kuchayadi. Go'zadagi ayrim mevalarda attragirlovchi kuchning yetarli bo'lmasligi natijasida gullarning to'kilib ketishi yuz beradi.

G'o'za poyasi yog'ochligi va po'stlog'ida o'simlik to'qimalarini tuzlar bilan to'yingan holatining nishonlangan fosforning (^{32}P) po'stloq va yog'ochlik o'rtasida taqsimlanishiga ta'siri (Ratner, 1958; V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva bo'yicha, 2005).

IX.1-jadval

Poya qismi	^{32}P tashiluv yo'li	Mineral moddalar bilan to'yinganlik darajasi	
		past	yuqori
Pastki	Po'stloq	124	150
	Yog'ochlik	116	395
O'rta	Po'stloq	170	131
	Yog'ochlik	131	571
Yuqorigi	Po'stloq	373	218
	Yog'ochlik	235	692
Po'stloqning yog'ochlikka nisbati	Poya qismi		
	Pastki	1.07	0.38
	O'rta	1.30	0.31
	Yuqorigi	1.59	0.32

O'simlik to'qimalarini sitokinin va auksinlar bilan boyishi natijasida nuklein-oqsilli almashinuvini tezlashtiradi. Buning natijasida esa to'qimalarning o'sishi tezlashadi va assimilatlarning oqib kelishi yanada jadallashadi. Shuningdek, floema hujayralarining hamda meristema to'qimalarining qarish jarayoni sekinlashadi. Ushbu hol qishloq xo'jalik amaliyotida ham keng qo'llaniladi. Masalan, iyul-avgust oylarida g'o'za novdalarining uchki o'suvchi qismlari uzib tashlanadi ya`ni chekanka qilinadi. Bu bilan yosh oziq uchun raqobatchi novdalar yo'qotiladi va buning natijasida generativ organlarga assimilatlarning oqib kelishi ortadi.

Assimilatlarning harakati yorug'lik miqdoriga ham bog'liqdir. Masalan, loviya o'simligi kunduzgi to'la yorug'likning 30% miqdoridagi yorug'lik intensivligida o'stirilganda, assimilatlarning o'simlikning uchki novdalariga oqib kelishi kuchayadi, ammo ularning ildizlarga harakatining pasayishi ro'y beradi. Agarda ushbu o'simliklarga tabiiy to'la yorug'lik miqdori (100%) yaratilsa 1–1,5 soatlardan keyin assimilatlarnining uchki novdalar va ildizlarga oqimi muqobillashadi. Bu hol assimilatlar oqimiga tashqi omillarning ta`siridan va ushbu jarayonning endogen boshqariluvidan dalolat beradi.

O'simliklarda assimilatlarning yo'nalgan harakatlanishida asosan, uchta sistema ishtirok etadi:

1. O'simlik barglaridagi itaruvchi;
2. Floema faoliyati bilan bog'liq, o'tkazuvchi;
3. Attragirlovchi-meristematik va g'amlovchi to'qimalar. Assimilatlarning yo'nalgan harakatlanishi sistemasida uchinchisi, ya`ni floema bo'ylab assimilatlarni maqsadli tashilishi asosiy ahamiyatga ega.

Organik moddalarning tashilishi ksilema to'qimalari bo'ylab sodir bo'lishi ham mumkin. Ksilemada to'qimalari shirasida ko'proq aminokislotalar va organik kislotalar uchraydi. Bu moddalar ildiz metabolizmining va birlamchi sintez uchun zarur birikmalardir. Masalan, aminokislotalar novdalardagi oqsil sinteziga, organik kislotalar esa nafas olish va qayta aminlanishga sarf bo'ladi. Ildiz sistemalari to'qimalarida glikoliz va uch karbon kislotalari sikli orqali uglevodlardan uglevodli akseptorlar hosil bo'ladi.

Uglevodli akseptorlar mineral elementlarni ildizlarga birlamchi assimilatsiyasi va tashilishida ishtirok etadi. Shuni aytib o'tish lozimki mineral moddalarning tashilishi ularni qayta ishlatilishi floema to'qimalari orqali bo'lishi nishonlangan atomlar xususan, kaliy va fosfor (^{40}K, ^{32}P) elementlari misolida isbotlangan.

Umuman organik moddalarning o'simlikda tashilishi murakkab holat bo'lib, keynchalik ham doimiy ravishda chuqur o'rganishni talab qiladigan biokimyoviy-fiziologik jarayondir.

Moddalarning o'simliklarda tashiluvi ulardagi maxsus to'qimalar o'tkazuvchi suv naychalari tutamlari orqali ro'y beradi. O'z navbatida barcha to'qimalardagi suv va unda erigan moddalarning harakati ikki tipda, ya`ni hujayra devorlari orqali (apoplast bo'yicha) hamda bir biri bilan plazmodesmalar orqali tutashgan hujayra sitoplazmalari orqali (simplast bo'yicha) bo'lishi mumkin. Suv va unda erigan moddalarning o'tkazuvchi naychalar tutamlari orqali tashiluvi ham ikki tipda, ya`ni ksilema to'qimalari bo'ylab (ildizlardan poya organlarigacha bo'lgan «yuqoriga ko'tariluvchi oqim») va floema to'qimalari bo'ylab tashiluv (barglarda biosintez bo'lgan organik birikmalarning o'simlikning geterotrof oziqlanuvchi boshqa organlariga yoki zaxiralovchi qismiga tashiluvi «pastga harakatlanuvchi oqim») ko'rinishida bo'ladi. Shuningdek, floema bo'ylab zaxira moddalar metabolitlari ham tashilishi mumkin.

Ko'p hujayrali suv o'tlarida metabolitlarning harakati simplast orqali ro'y beradi. Faqatgina qo'ng'ir suv o'tlaridan bo'lgan laminariyalarda

ularning tallomlari to'qimalarga ajralganligi sababli suv o'tkazuvchi naychalar tutamlari poyaning o'rtasida shakllangandir. Suv va unda erigan moddalarning butun o'simlik tanasi bo'ylab harakati moxlarga ham xosdir. Ammo qolgan barcha yer o'stki yuksak o'simliklarida trexeidlardan yoki ksilema naychalaridan tashkil topgan o'tqazuvchi to'qimalar hamda elaksimon to'qimalar va yo'ldosh hujayra floemalari mavjud. Shuningdek, suv va unda erigan moddalarni o'tkazishga moslashgan parenxima va boshqa maxsus hujayralar mavjud. O'tkazuvchi nay tutamlari suv va unda erigan moddalarni bir necha ditsemetrdan bir necha o'n metrgacha tashishi tufayli o'simlikning barcha organlarini tutashtirib turadi.

Yuksak o'simliklarda o'tkazuvchi to'qimalar mavjudligi sababli moddalarning hujayra devorlari va sitoplazma bo'ylab tashiluvi bir necha millimetr atrofida bo'ladi xolos. Ildizlar va poyadagi moddalarning radial tashiluvi va barg mezofili bo'ylab moddalarning harakati bunga yaqqol misoldir.

IX. 1. KSILEMALARDAGI TASHILUV

Ksilemaning tuzilishi va suv va mineral moddalarning ksilema tashiluvining mexanizmi botanika kursidan va ushbu qo'llanmaning avvalgi boblarida keng yoritilgandir. Shuning uchun ushbu qismda umumiy hollar va ayrim qo'shimcha ma`lumotlar beriladi xolos.

Ksilema shirasining tarkibi. Ksilema shirasining tarkibini asosan anorganik moddalar tashkil qiladi. Ammo ayrim hollarda ksilema shirasi tarkibida aminokislotalar, amidlar va alkaloidlar hamda shu kabi azotli birikmalar, organik kislotalar, fosfororganik efirlar, tarkibida oltingugurt saqlovchi birikmalar, ayrim miqdorda qand moddalari va ko'p atomli spirtlar hamda fitogormonlari ham uchraydi.

Ksilema shirasida o'z rivojlanishini tugatayotgan traxeidlar vakuolalari hamda sitoplazmasidan o'tgan anchagina murakkab moddalar ham uchrashi mumkin. Ammo ksilema shirasida saxaroza deyarli uchramagani holda floemadagi uning miqdori 450–470 mM/l bo'lishi mumkin.

Aminokislotalarning ham ksilema shirasidagi miqdori ham juda kam–0,7–2,6 mg/ml bo'lgani holda floema shirasidagi miqdori anchagina ko'p 13–15 mg/ml atrofida. Shuningdek, magniy va kaliy elementining ksilema shirasidagi miqdori mos ravishda 0,3–1,1 va 2,4–

4,4 mM/l bo'lgani holda floema shirasidagi ushbu ko'rsatkichlar 3,5–5,8 hamda 39–46 mM/l atrofida.

Ksilema shirasidagi organik moddalarning tarkibi o'simlikning turiga, tashqi muhit eritmasi tarkibidagi ionlarning miqdoriga va tabiatiga qarab o'zgarib to'radi. Masalan, o'simlik ildizlarini tarkibida anionlarga nisbatan o'zlashtirilishi yengil kationlar ko'p bo'lgan tuzli eritmaga joylashtirsak, unda o'simlik tomonidan anionlarga nisbatan kationlarni ko'proq o'zlashtirganligini ko'rishimiz mumkin.

Ushbu holda o'simliklar o'zlaridagi anionlar yetishmasligini organik anionlar, masalan, suksinat, malat, sitrat va boshqa shu kabi karbon kislotalarini sintezlash tufayli bartaraf etishadi. Agarda o'simlik o'sayotgan muhitda yuqori nitratreduktaza faolligiga olib keluvchi hollar ko'p bo'lsa, ksilema shirasining tarkibida lizin, aspartat, glutamat va boshqa shu kabi aminokislotalarning miqdori ko'p bo'ladi.

Ksilema shirasining o'ziga xos xususiyatlaridan biri bu uning tarkibining vakuolalar shirasi tarkibidan keskin farq qilishidir. Masalan, no'xot epikotili vakuolasidagi kaliy ionlarining miqdori 55–78 mM/l bo'lgani holda uning ksilema shirasidagi miqdori bor yo'g'i 2–4 mM/l atrofidadir.

Ksilema tashiluvining mexanizmi. Ushbu tashiluvda asosan ikkita hol, ya'ni ksilemaning to'lishi va uni bo'shashi alohida o'rin tutadi.

Ksilema shirasining to'lishi.. *Bu hol ayniqsa ildiz tukchalari zonasida* jadal ketadi.

Hozirgi tasavvurlarga qaraganda ildiz tukchalari zonasida ksilemaning suv va unda erigan moddalar bilan boyishida bir yoki ikkita nasos qatnashadi. Asosiy nasos ildiz qobig'i parenximalari va rizoderma hujayralari plazmolemmasida joylashgandir. Uning ichi H+–sifatida ish ko'rsatuvchi H+–ATF azalar tufayli, ehtimol proton ko'chiruvchi redoks zanjirining faoliyati tufayli idora qilinishi mumkin. Ildizning ushbu qismi hujayralari devoridan kationlar va anionlar uning sitoplazma qismiga o'tadi.

Suv va unda erigan moddalarning Kaspari bog'lari mavjud bo'lgan endoderma hujayralari orqali tashiluvi faqatgina simplast orqali bo'ladi. Traxeidlar yoki o'tqazuvchi naylarga bevosita tutashgan hujayraning parexima tutamlarida, traxeal elementlar devorlaridagi teshikchalar orqali moddalarning uning ichiga chiqaruvchi ikkinchi bir nasos ham ishlashi mumkin.

Ushbu ikkala nasosning faol ishlashi tufayli o'tkazuychi to'qimalar va traxeidlarda osmotik potensial va buning natijasida esa so'rish kuchi

oshishi mumkin.Ushbu hollarning barchasi o'tkazuvchi to'qimalar va traxeidlarda gidrostatik bosimning ortishiga bu esa o'z navbatida suv va erigan moddalarning ildizdan o'simlikning yer ustki qismlariga ko'tarilishiga sababchi bo'ladi.

Suv va unda erigan moddalarning transpiratsiya natijasida o'simlik tanasi bo'ylab yuqoriga ko'tarilishi (yuqorigi harakatlantiruvchi kuch V bob ma'lumotlariga qarang) passiv holatda fizik-kimyo qonunlariga asosan metabolik energiya sarflanmasdan ro'y beradi. Ammo ushbu holda, barglar og'izchalarini ochiq holatda ushlab turish uchun sarflangan energiya miqdori mustasnodir, chunki bunda, qisman bo'lsada, metabolik energiya sarflanadi.

Ksilema to'qimalari bo'ylab suv va unda erigan moddalarning harakati juda yuqori bo'lib ayrim hollarda uning tezligi soatiga bir necha o'n metr bo'lishi mumkin. Ammo traxeidlar bo'yicha tashiluvning tezligi anchagina kam. Chunki, bunda suvda erigan moddalarga traxeid naylari devorlariga yopishib turgan birlamchi hujayralar devorlaridan o'tishga to'g'ri keladi.

Ksilema shirasining bo'shashi, ya'ni undan chiqishi. O'simlikning turiga va uning mineral oziqlanishi sharoitiga qarab, yuqoriga ko'tariluvchi oqimning harakatlanishi jarayoni mobaynida ksilema shirasining tarkibidagi moddalar, xususan, amidlar, aminokislotalar, organik kislotalar va boshqalarning miqdori son va sifat jihatidan o'zgarib boradi. Masalan, makkajo'xori va loviya o'simligi ildizlarining o'suvchi qismlariga muhitdan o'tgan natriy ionlari ksilema shirasidan ildizning boshqa yetuk qismlaridagi nisbatan katta hujayralarga o'tishi natijasida ushbu ionning ildiz bo'yinchasi ksilema shirasidagi miqdori ikki va undan ortiq marotaba kamayib ketishi mumkin. Shuningdek, natriy ionlarining ksilema shirasi tarkibidan chiqishi poya to'qimalarida ham davom etadi.

Ksilemaning boshqa bir ioni bo'lgan nishonlangan ^{42}K kationlari anchagina suv yutuvchi poya qobig'i ksilema parinxemalari to'qimalari hujayralarida ham ko'plab uchraydi. Shuningdek, baqlajon o'simtalari barglari ksilema shirasi tarkibida ham kaliy, kalsiy, fosfor va nitrat ionlarining miqdori poya shirasidagiga nisbatan ko'pligi aniqlangan. Barg hujayralari ksilema shirasi tarkibida o'simlikning boshqa qismidagiga nisbatan ionlar miqdorining ko'p bo'lishligini ksilema to'qimalarining oxiri bo'lgan barg tishchalari-gidatodlaridan ajraluvchi shira miqdorini aniqlash orqali ham bilish mumkin. Chunki, ushbu ksilema shirasi tashiluv orqali ildiz hujayralariga surilgandan boshlab,

barglardan chiqqanigacha bo'lgan yo'lni bosib o'tgan hamda barglarga kiruvchi shiraga nisbatan ham kambag'alroqdir.

G'o'zaning halqalangan poyasida qandlarning (g) va mineral oziqlanish elementlarining miqdori (mg) (bitta halqalangan qism uchun hisoblangan) (Meson va boshq., 1940, V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva bo'yicha, 2005)

IX.2-jadval

Moddalar va kimyoviy elementlar	Normal o'simlik	Halqalangan o'simlik	Normal va halqalangan o'simlik o'rtasidagi farq
Halqa ustida			
Qandlar	1.675	1.858	+0.183
Azot	95.60	100.50	+4.90
Fosfor	30.76	32.84	+2.08
Kaliy	97.50	98.95	+1.45
Kalsiy	43.20	40.40	-2.80
Halqa ostida			
Qandlar	2.255	1.900	-0.355
Azot	119.10	110.50	-8.60
Fosfor	39.35	38.70	-0.65
Kaliy	138.40	132.25	-6.15
Kalsiy	59.98	57.05	-2.93

Ksilema shirasining bo'shashi ya`ni ksilema to'qimalaridan suv va ionlarning chiqishi ksilema to'qimalari tomirlarining gidrostatik bosimi, transpiratsiyalovshi kuchi va atrof muhit hujayralarining ta`siri bilan izohlanadi. Ksilema tomirlaridan, suv va unda erigan moddalar, hujayra devoriga (apoplast) hamda obklad hujayralari yoki barg mezofill hujayralari sitoplazmasiga ham o'tadi. Mineral elementlarning apoplastdan barg hujayralariga o'tishi H+–pompasining faol ishlashi tufayli ro'y beradi.

Ksilema shirasi bilan birga bargga keluvchi anorganik ionlar, azot va fosforning har xil birikmalari bargning o'sishi hamda hujayra hajmining o'zgarishi davrida ular osmotik potensialining ushlab turishi uchun zarurdir. Ksilema komponentlari uchun o'sayotgan barglar eng kuchli akseptorlar hisoblanadi. Ammo ksilema to'qimalari bo'ylab barglarga

kelayotgan va transpiratsiyalanayotgan suvning miqdori hujayralar hajmidan 5–10 marotaba kattadir.

Binobarin barg hujayralariga ksilema shirasi bilan birga ionlar ham tashilishi tufayli, xlorenxima hujayralarining tuzlar bilan to'yinishi ham ro'y berishi mumkin. Barg to'qimalarida ortiqcha ionlardan qutulish yo'llari uch xil bo'lishi mumkin:

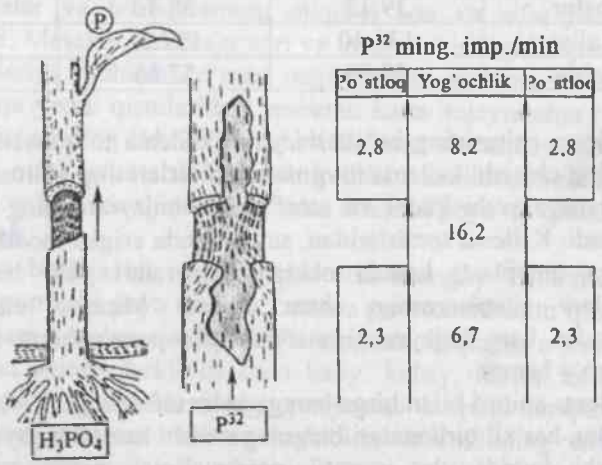
a) hujayra devorlarida, vakuolalarda, mitoxondriyalarda tuzlarning qiyin eruvchi cho'kmalarining paydo bo'lishi;

b) barglardan floema to'qimalari orqali tuzlarning chiqishi;

d) sho'rlangan tuproqlarda o'sayotgan o'simliklarda maxsus hosilalar masalan, tuz bezchalari va tukchalarida tuzlaming yig'ilishi va ular tufayli ajralishi.

Ksilema tashiluvining boshqariluvi. Ksilema to'qimalari shirasining suv va unda erigan moddalarga to'lishi avvalo H+-pompasining va boshqa ildiz zonasida joylashgan hujayra membranalarining ionlar nasoslari faolligi bilan bog'liq. Bu faollik birinchi navbatda nafas olish jarayonining energetikasi bilan bog'liqligi tufayli ildizning assimilatlar va kislorod bilan ta'minlanganligiga bevosita bog'liqdir. Ushbu jarayonda fitogormonlaning qatnashishi hozircha to'la o'rganilmagan.

Ksilema tashiluvining boshqa bir boshqaruvchisi transpiratsiya jarayoni bo'lib uning jadalligi barg labchalari tufayli boshqariladi.



IX.2-rasm. Fosforning yog'ochlik va po'stloq bo'ylab harakatlanish sxemasi (Rubin, 1966).

IX.2. FLOEMADAGI TASHILUV

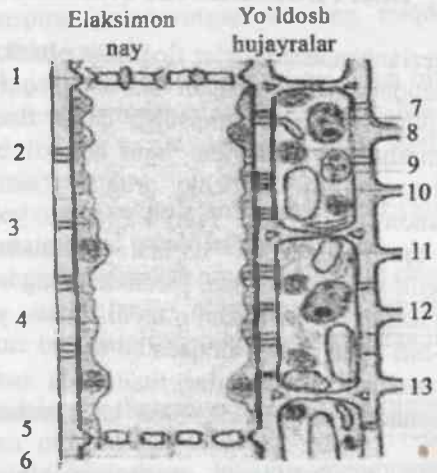
Barglarda sintezlangan assimilatlar floemaga o'tadi. Floema tuzilishi va metabolik jihatidan maxsuslashgan bir necha qavat hujayralardan iboratdir. O'simliklarning kelib chiqishiga qarab floemadagi tashiluv jarayonlarida qatnashuvchi hujayralar ham har xil bo'ladi. Masalan, tuban o'tkazuvchan tomirli va ochiq urug'li o'simliklarda tashiluv jarayonlari tursimon hujayralar tufayli bo'lsa yopiq urug'lilarda elaksimon nay tomirlari orqali bo'ladi. Parenximaning yo'ldosh hujayralari energetik vazifani bajarsa, parenximaning boshqa hujayralari zaxiralovchi yoki uzatuvchi vazifasini o'taydi. Ammo yuqoridagi barcha tip hujayralar bir-biri bilan o'zaro aloqada bo'ladi.

Floemaning tuzilishi. Floemaning tuzilishida asosan, ikki tipdagi elementlar qatnashadi. Bular elaksimon elementlar va kuzatuvchi hujayralardir.

Elaksimon elementlar. Elaksimon naylarda tarkibida kichik sondagi mitoxondriyalar va plastidalar hamda nodonador endoplazmatik retikulum tutgan protoplast har tomondan plazmolemma bilan o'ralgan bo'ladi. Elaksimon naylarda tonoplast yemirilgan bo'ladi. Shuningdek, yetuk to'rsimon naylarda yadro ham bo'lmaydi. Ko'ndalang hujayra devorlari– *tursimon plastinkalar* plazmalemmadan chiqqan hosilalar bo'lib ular o'z navbatida kalloza polisaxaridi va ko'ndalangiga joylashgan aktinsimon F–oqsillarining fibrillari bilan to'lgan bo'ladi (IX.3-rasm).

Elaksimon naylar yo'ldosh hujayralar bilan bir qancha plazmodesmalar tufayli bog'langan bo'ladi.

Kuzatuvchi hujayralar. Yo'ldosh hujayralar yoki kuzatuvchi hujayralar elaksimon naylar bo'ylab joylashgan yirik yadroli parenxima hujayralaridan iboratdir. Bu hujayralar ko'p miqdorda ribosomalar va mitoxondriyalar tutishi bilan ham xarakterlanadi. Ayrim hollarda ushbu mitoxondriyalar to'plamini mitoxondriyalar retikulumi ham deb ataladi. Ushbu hujayralarning devorlarini ko'p sonli plazmodesmalar bilan teshib o'tgandir. Shuning uchun ham floemaning kuzatuvchi hujayralarini teshib o'tgan plazmodesmalarning soni, barg mezofili hujayralarinikiga nisbatan 3–10 marotaba ko'pdir. Masalan, yasen barglari barcha mezofil hujayralaridagi plazmodesmalarning umumiy soni 800–3000 dona bo'lsa, yo'ldosh-hujayralar uchun bu ko'rsatkich 8–30 baravar ko'pdir. Yo'ldosh-hujayralar hujayra devorining boshqa bir o'ziga xos tomoni bu ularda plazmalemma hisobiga juda ko'p labirintlar hosil qilganligidir. Bu esa o'z navbatida ular yuzasining keng bo'lishiga olib keladi.



IX.3-rasm. Yo'ldosh hujayralar va elaksimon naylarning tuzilishi (V.V. Polevoy, 1989): 1–elaksimon plastinka, 2–plazmodesma, 3–sitoplazma, 4–plazmalemma, 5–elaksimon plastinka g'ovaklaridagi kalloza, 6–F–oqsil, 7–yadro, 8-mitoxondriya, 9–plastida, 10–vakuola, 11–Goldji apparati, 12–ribosoma, 13–endoplazmatik to'r.

Barg plastinkasida o'tqazuvchi tizimning tashkillanishi. Barglardagi mavjud umumiy to'qimalarning 25% o'tkazuvchi tizim hissasiga to'g'ri keladi. O'tkazuvchi tizimning uzunligi 1 sm yuzaga nisbatan 20–100 sm atrofida bo'lishi mumkin. Ammo ushbu ko'rsatkichning faqatgina 5% yirik o'tkazuvchi to'qimalar hissasiga to'g'ri keladi. Qolgan 95% ingichka o'tkazuvchi to'qimalardir.

O'tkazuvchi to'qimalar tutamlariga kiruvchi nisbatan qattiq tomirlar ksilema va yaxshi rivojlangan floemadan iboratdir. Eng kichik tutamlar tarkibiga bir-uchta traxeal elementlar kirib floema esa kuzatuvchi hujayra bilan bitta tursimon naydan iboratdir. Floema tutamlarining oxirgi qismi faqat parenxima hujayralarini tutadi.

Binobarin barglarda sintezlangan assimilatlarning floemaning o'tkazuvchi tizimiga o'tishi avvalo kuzatuvchi hujayralar va parenxima hujayralariga o'tishidan, so'ngra esa uzoqqa tashishga moslashgan maxsus elaksimon elementlarga o'tishi tufayli bo'ladi.

Barglardagi assimilatlarning tashiluvi qattiq tartiblashgandir, ya`ni mezofil hujayralaridagi bar qaysi mikrozonada (70–130 mkm radiusdagi) sintezlangan fotosintez mahsulotlari eng yaqin va kichik tutam-o'tqazuvchi to'qimaga, so'ngra esa floema hujayralari orqali yirik

tomirlar tomonga qarab harakatlanadi. Shunday qilib har bir mikrozona tarkibiga bor-yo'g'i bir nechta mezofill hujayralari kiradi xolos.

Floema shirasining tarkibi. Floema shirasidagi qandlarning tashiluvchi asosiy formasi bu saxarozadir. Shu sababli floema shirasi tarkibida saxarozani glukoza va fruktozaga parchalovchi ferment invertaza fermentining faolligi juda ham kam. Floema shirasidagi saxarozaning miqdori barg mezofill hujayralaridagiga nisbatan 10–30 marotaba ortiq bo'lib quruq moddaga nisbatan 80–85% yoki 0,8–1,0 mol/l atrofidadir. Floemaning to'rsimon naylarida boshqa qandlar, Masalan, rafnoza va saxioza, spirtlar (sorbit) ham tashilishi mumkin. Floema shirasi tarkibidagi azotli birikmalar masalan, oqsillar, amidlar, aminokislotalarning miqdori 0,5% atrofida bo'ladi.

Floema shirasi tarkibida organik kislotalar, vita'minlar, fitogormonlar masalan, auksin, gibberellinlar, sitokininlar va anorganik tuzlar (1–3% atrofida) ham uchraydi. Fitogormonlarning miqdori juda ham kam bo'lib 5–50 nmol/l atrofidadir. Floema shirasining o'ziga xos tomonlaridan biri bu unda K^+ ionlarining ko'pligi (50–200 mmol/l) va pH ko'rsatkichining balandligidir (8,0–8,5) hamda yo'ldosh-hujayralar faoliyati tufayli bo'ladigan ATF miqdorining 0,4–0,6 mM/l atrofida bo'lishligidir.

Floemadagi tashiluv mexanizmlari. Floemaning to'rsimon naylaridagi assimilatlarning harakatlanish tezligi 50–100 sm/s bo'lib asosan uchta bir-biriga bog'liq jarayonlardan iboratdir. Bular floema shirasining to'lishi, assimilatlarning to'rsimon elementlarda tashiluvi va floemadan shiraning chiqishi.

Floema shirasining to'lishi. Hujayra devorlarining erkin bo'shlig'ida (apoplastda) barglardagi umumiy qandlarning 20% qismiga yaqini bo'lishi mumkin. Ushbu qandlar asosan saxarozadan iborat bo'lib barg mezofill hujayralarining fotosintezi natijasida hosil bo'ladi. Hozirgi vaqtgacha mezofill hujayralaridan floemaga qandlarning tashiluvi jarayoni yaxshi o'rganilmagan va turli tur o'simliklarida har xil kechadi deb faraz qilinadi.

Qandlarning osmotik konsentratsiyasining miqdori, ingichka o'tkazuvchi tutamlardagiga qaraganda, mezofill hujayralarida, nisbatan, kam bo'ladi. Qandlarning keyingi tashiluv jarayonlarida ham qandlarning miqdori bir muncha orta boradi. Masalan, ingichka tutamlardan o'rtacha tutamlarga undan esa barg tutamlariga o'tgan sari qandlarning miqdori orta boradi, ammo mezofill hujayralaridan ingichka tutamlarga o'tganidagiga nisbatan ancha kam o'zgaradi.

Binobarin bargdagi o'tkazuvchi tizimning assimilatlar bilan to'lishi qandlarning konsentratsiyasi gradiyentiga qarama-qarshi rayishda, energiya sarflanishi bilan boradi. Bu yerda ATF manbayi bo'lib qo'shni parenxima hujayralariga nisbatan nafas olish jadalligi 3–4 marotaba yuqori bo'lgan, mitoxondriyalarga juda boy yo'ldosh-hujayralar xizmat qiladi.

Hozirgi zamon adabiyotlar ma'lumotlariga qaraganda yo'ldosh-hujayralar plazmalemmasida ya'ni floemaning boshlang'ich parenxima hujayralari membranalarida tashqariga ishlaydigan H+-pompalari mavjud. Apoplastdagi ushbu H+–pompalarining ishi tufayli K^+ ionlari va saxaroza xlorenxima hujayralariga o'tadi. Shuning bilan bir vaqtda floemaning boshlang'ish hujayralari plazmolemmalarida vujudga kelgan pH(ΔpH) gradiyenti ushbu hujayralarga saxarozaning H+–ionlari simporti bilan birgalikda ko'chirilishiga olib keladi.

Membranalar orqali H+ ionlarining ko'chirilishi ushbu holda gradiyent konsentratsiyasi bo'yicha ketsa, qandlarning tashiluvi uning teskarisi bo'ladi. Ushbu jarayon plazmalemmadagi oqsil-tashuvchilar ishi tufayli ro'y berib ularning protonlashishi saxarozaning ko'chirilishiga ijobiy ta'sir ko'rsatadi.

Hujayraga kirgan H+ ionlari faoliyati K^+ ionlariga bog'liq bo'lgan H+–pompasining ishi tufayli yana tashqariga chiqariladi. Saxaroza va K^+ ionlari ko'p sonli plazmodesmalar orqali to'rsimon naylar bo'shlig'iga o'tkaziladi.

Floema to'qimalariga mezofilldan aminokislotalar va boshqa metabolitlar ham yuqoridagi kabi o'tadi.

Yuqorida keltirilgan mexanizm faqatgina to'rsimon naylarda saxarozaning yig'ilishini tuchuntirib qolmasdan, balki, nima sababdan to'rsimon naylarda protonlar konsentratsiyasining kam, ammo kaliy miqdorining esa ko'pligi sababining ham izohidir. To'rsimon naylarda osmotik faol moddalar miqdorining ortishi unga atrof muhitdan suvning kelishiga, avvalo ksilema to'qimalaridan o'tishiga sababchi bo'ladi.

Floema shirasida bir qancha ionlar ham mavjud. Nishonlangan izotoplar uslubida shu narsa aniqlanganki, ksilema shirasi tarkibidan floema tarkibiga natriy, kaliy, magniy, fosfor va azot juda yengil o'tadi. Shuningdek, floema orqali temir, marganes, rux, molibden kabi elementlarning yetuk barglardan yosh barglarga oqishi kuzatilgan.

Floema va ksilema shiralaridagi ionlarning bir biriga o'tishi o'simliklar poyasi misolida ham bo'lishi mumkin.

To'rsimon naylarda moddalarning tashiluvi. Assimilatlarning to'rsimon elementlarda harakatlanishi simplast tashiluvning o'ziga xos tomonlari bo'lib uning mexanizmi hozircha aniqlangan emas.

Hozirgi vaqtda birmuncha asoslangan deb E.Myunxenning (1926) *bosim ostida oqish gipotezasi* qaraladi. Ushbu gipotezaga, asosan, sipmlast asosida fotosintezlovchi hujayralarda to'planuvchi saxaroza tufayli va assimilatlardan foydalanuvchi to'qimalar o'rtasida (masalan, ildiz hujayralari) osmotik gradiyent vujudga keladi va u to'rsimon naylarda gidrostatik bosim gradiyentiga aylanadi. Buning natijasida floemada barglardan ildizlarga yo'nalgan suyuqlik harakati yo'nalishi hosil bo'ladi. Hozirgi vaqtda ushbu gipoteza assimilatlarning uzoqga tashiluvi omili bo'lgan floemaning to'lishi va bo'shashishi mexanizmlarini o'rganish tufayli birmuncha tasdiqlangan. To'rsimon naylar plazmalemmasida saqlanib qolgan tanlab o'tkazuvchanlik xossasi bosim ostida floema shirasining harakatlanishining asosiy omilidir.

Yuqorida ko'rsatib o'tilgan floema shirasining tashiluvi mexanizmi qaysidir jihatlaridan ksilema shirasining ildiz bosimi natijasida ildizlardan barglarga tashiluvi jarayoniga o'xshab ketadi. Ushbu o'xshashlik ayniqsa bahor vaqtlarida jarohatlangan daraxtlar va toklarning *«yig'lashi»* misolida shira tarkibida qandlarning anchagina ko'pligi jihati bilan yanada yaqqol tasdiqlanadi.

Floemaning bo'shalishi. Floemaning bo'shalishi uchun asosiy hol bu to'rsimon naylardagi gidrostatik bosimning oshishidir. Bundan tashqari jadal o'suvchi va zaxiralovchi organlarlarning floemadan assimilatlarni tortishi ham alohida o'rin tutadi. Akseptor zona hujayralarining plazmolemmasida H+–pompalari ishlaydi. U bir tomondan to'rsimon naylarga ta'sir qilib apoplastning hujayra devorlariga K^+ ionlari va saxarozaning berilishini amalga oshirsa, ikkinchi tomondan kaliy ionlari va saxarozani akseptor to'qimalarining simplastiga o'tishini amalga oshiradi. Saxarozaning yutilishi protonlar simporti bilan membrana tashuvchilari orqali amalga oshsa, kaliy ionlarining yutilishi elektrik gradiyent asosida bo'ladi.

Zaxiralovchi organlar hujayralarida, masalan, qand lavlagi ildizmevalarida saxaroza vakuolalarda yig'iladi. Bunda apoplast orqali K^+ ionlari faol ko'chiriladi va bu hol saxarozaning tashiluviga yordam beradi deb faraz qilinadi. Vakuolaga K^+ ionlarining yoki saxarozaning tashiluvi mexanizmi haqida aniq bir fikr yo'q.

Floemali tashiluvning boshqariluvi. Assimilatlarning mezofill hujayralari sitoplazmasidan *(donor) akseptor-organlar* hujayralariga

tashiluvi, masalan, ildizga tashiluvi o'z mexanizmlariga ega bo'lgan bir qancha tashiluv tizimlarini o'z ichiga oladi. Masalan, donor darajasida bu xloroplastlarda fotosintez jadalligini boshqarish, triozofosfatlarning sitoplazmaga kirishi va ularning saxaroza sintezi uchun ishlatilishidir. Fotosintez shuningdek, assimilatlarning membranalar orqali faol tashiluvi uchun energiya manbayi bo'lib ham xizmat qiladi.

Floemali tashilish mexanizmida asosiy o'rinni floemaning boshlang'ich qismlarining bo'shalishi tutadi. Ushbu floema hujayralarining bo'shalishi asosida fitogormonlar, xususan, auksin tufayli faollanuvchi H+–pompalarining ishi yotadi. Abstsizat kislotasi esa $H+/K^+$ almashinuvni to'xtatadi. Avval aytib o'tganimizdek, hujayralardagi ABK miqdori noqulay muhit omillari ta`sirida masalan, suv yetishmasligida ortadi.

Floemali tashiluvning boshqarilishida yana bir asosiy hol bu assimilatlarning foydalanilishi zonasidagi floemaning bo'shalishi jadalligidir. ABK gormonining atroflicha ta`siri bo'shalish zonasidagi assimilatlarning berilishini yengillashtiradi.

Floemali tashiluvning boshqariluvi saxarozaning membrana tashuvchilari tufayli ham bo'lishi mumkin. Masalan, xloroplastlardagi jadal fotosintez jarayonining borishi tufayli to'rsimon naylarda assimilatlarning miqdori ortadi. Ushbu assimilatlardan foydalanuvchi organlar to'rsimon naylarida esa turgor bosimi ortadi va bu ikki hol qandlar tashuvchilari ishini ingibirlaydi.

Floema bo'ylab assimilatlar tashiluvining faollashishi o'tkazuvchi tutamlar orqali elektrik impulsning o'tishi tufayli ham bo'lishi mumkin. Shuningdek, floemali tashiluv o'simlik organizmining yetarli miqdorda kaliy bilan ta'minlanganligi hamda haroratga ham bog'liqdir. Chunki, assimilatlar harakatlanishining mexanizmi fermentlar va ion nasoslari ishiga tubdan bog'liqdir. Shuningdek, membranalar tashiluvida qatnashuvchi nasoslarning energiya bilan ta'minlanishi uchun kislorod ham zarurdir.

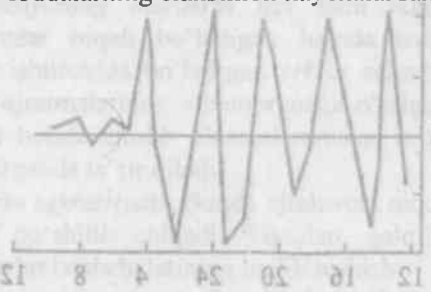
O'simlik bo'ylab moddalarning uzoq masofaga tashiluvi o'tkazuvchi to'qimalar bo`ylab amalga oshiriladi, Ksilema traxeidlari va naylar bo'ylab suv va unda erigan moddalar ildizdan poyaning yuqorigi uchiga tashiladi.

Ksilema tashiluvida harakatlantiruvchi kuch bo'lib ildiz bosimi va transpiratsiya xizmat qiladi. Barglardan va zaxiralovchi organlardan assimilatlarning chiqishi floemaning to'rsimon naylari orqali amalga oshadi.

Ksilema (ildizlarda) va floema (barglarda) to'qimalarining to'lishi H+–pompalarining, ya'ni membrana nasoslarining faol faoliyati tufayli ro'y beradi. Ushbu nasoslar to'rsimon naylar va tutamlar atrofidagi tirik hujayralar plazmalemmasida faoliyat ko'rsatadi. To'rsimon naylar va tutamlarga osmotik faol moddalarning kirishi bilan osmos qonuni asosida suv ham kiradi va moddalarning to'qimalar bo'ylab keyingi harakati gidrostatik bosimning ortib borishi natijasida bo'ladi.

NAZORAT SAVOLLARI

1. Ionlarning yaqinga tashiluvi.
2. Moddalar tashiluvining hujayra ichki mexanizmlari.
3. Moddalar simplastga qanday tushadi?
4. Ionlar tashiluvining xususiyatlari.
5. Ionlarning apoplast bo'yicha tashiluvi xususiyatlari.
6. Ionlarning tashiluvi yo'llari, unga ta'sir qiluvchi omillar.
7. Barglar va poyalarda ionlarning yaqinga tashiluvi.
8. Ionlarning uzoqga tashiluvi yo'llarnini tanlashga qaysi tashqi va ichki omillar ta'sir qiladi va yo'nalishi nimaga boqliq?
9. Ksilema orqali tashiluv.
10. Ksilema shirasining tarkibi.
11. Ksilemali tashiluvning boshqarilishi.
12. Ionlarning ksilema to'qimalaridan floemaning to'rsimon naylariga o'tishi qaerda ro'y beradi?
13. Moddalarning elaksimon naychalardan tashiluvi.

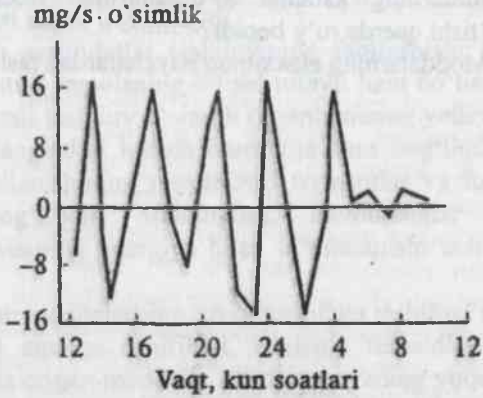


X. MODDALARNING AJRALISHI

O'simliklardan moddalar ajralishi jarayoni keng tarqalgan bo'lib bir xil vazifalarni bajarishi mumkin. Masalan, zararlanishdan va hujayraga infeksiya kirishidan hujayra devori himoya qiladi. Hujayra devorining o'zi esa sitoplazmadan kelayotgan polisaxaridlar va boshqa birikmalardan sintezlanadi. Shuningdek, shilimshiq polisaxaridlar tufayli bir qancha organlar masalan, ildiz tukchalari changchi naychalar va boshqalar himoyalanadilar.

Barglar yuzasida himoya vazifasini bajaruvchi mumli ajratmalarning ham o'simliklarning o'sishi va rivojlanishidagi ahamiyati katta. Sho'rlangan muhitlarda o'suvchi galofit o'simliklar hujayralarida ionlar nisbatining doimiyligini ham hujayralarning ajratmalari asosida faoliyat ko'rsatadigan tuz bezchalari va tuz tukchaiari ta'minlaydi. Avval aytib o'tganimizdek, hasharotxo'r o'simliklarda oziqning hujayra tashqarisida hazm bo'lishi ham hujayra ajratmalari-fermentlar faoliyatiga bog'liqdir. Nektarning ajralishi esa gullarning changlanishiga va boshqa hollarga sababchi bo'ladi.

O'simliklar metabolizmining mahsulotlari atrof muhitga kuchli ta'sir ko'rsatadi. Masalan, ildiz ajratmalari tuproqning faqatgina fizik-kimyoviy xossalariga ta'sir etib qolmasdan, balki unda yashayotgan organizmlar avvalo mikrofloraga katta ta'sir qiladi (X.1-rasm).



X.1-rasm. O'simlik ildizlaridan moddalarning chiqishi va unga kirishining ritmi (Gunar, 1957; V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitrieva, 2005 bo'yicha).

O'simliklarning hayot faoliyati natijasida har yili atmosfera havosiga 175 mln tonna uchuvchan uglevodorodlar, terpenoidlar va shu jumladan, o'simliklar tomonidan ajratiladigan efir moylari ajraladi. Suv o'tlari tomonidan gidrosferaga ajratiladigan ajratmalar ular tomonidan o'zlashtirilayotgan umumiy uglerodning 20–40% qismini tashkil qiladi. Efir moylari kabi kuchli qaytarilgan uchuvchi metabolitlarning chiqarilishi o'simliklarning modda almashinuvini muvofiqlashishiga olib keladi.

Evolutsiya davomida uchuvchan moddalarning ajralishi xususiyatlarini saqlanib va mustahkamlanib borishi boshqa hollar uchun ham foydalidir. Masalan, ayrim organizmlardan saqlanish yoki ayrimlarini chaqirishda ajratmalarning o'rni beqiyosdir. Shuningdek, hujayra ajratmalari tufayli atrof muhit o'simliklarini ayrimlarining o'sishi va rivojlanishini kuchayishi yoki susayishi fitogenozdagi o'simliklarning o'zaro munosabatlarini belgilaydi. O'simliklar jamoasidagi bunday kimyoviy munosabatlar *allelopatiya* deyiladi.

Moddalar ajratishning uslublari. O'simliklarda ham xuddi hayvonlardagi kabi moddalarning ajralishi faol yoki kuchsiz bo'lishi mumkin. Modda almashinuvi mahsulotlarining konsentratsiya gradiyenti bo'yicha kuchsiz ajralishi *eksretsiya* faol ajralishi esa *sekretsiya* deyiladi. Sekretsiya jarayonida moddalarning faol tashiluvi ro'y berib metabolik energiya sarflanishi bilan boradi.

O'simliklarda ham xuddi hayvonlardagi kabi moddalar ajralishining 3ta, ya`ni merokrin, apokrin va galokrin tiplari kuzatiladi.

1. *Sekretsiyaning merokrin tipi* ham ikki xil bo'ladi. Bular: a) membranalar orqali bo'ladigan hamda ionlar nasosi yoki faol tashuvchilar ishtirokida bo'ladigan *erkrin* sekretsiyasi. b) *granulokrin sekretsiyasi*–ajratmalarning «membranaga o'ralgan», ya`ni pufakchalar (vezikulalar) holida ajralib plazmalemmalar bilan uchrashganda yoki vakuolaga kirganda ta`sir qiladi.

2. *Apokrin sekretsiyasi.* Bunda ajraluvchi modda sitoplazmaning bir qismi bilan qo'shilib chiqadi. Masalan, galofit o'simliklardagi tuz ajratuvchi bezlar boshchalarining uzilib tushishi.

3. *Galokrin sekretsiyasi.* Bunday holda hujayradagi sekretsiyaning o'ta faolligi tufayli butun hujayra ajratmaga aylanadi. Masalan, ildiz qinchalari yuzasida shilimshiq massaning hosil bo'lishi va ildiz tukchalarining harakatlanishini yengillashtirishi.

Sekretsiya jarayoni maxsus hujayralar yoki to'qimalar faoliyati tufayli ro'y beradi. Ammo shuning bilan birga sekretsiya hodisasi har bir

o'simlik hujayrasi uchun xosdir. Masalan, barcha hujayralarning devorida ion nasoslari (H^+–pompalari va boshq.) va ikkilamchi tashiluv mexanizmlari faoliyat ko'rsatadi.

O'simliklar organizmida hayvonlardan farqli o'laroq yagona sekretsiya ajratuvchi organ yo'q. Shuning uchun ham ajratma hujayraning ichida, Masalan, vakuolada, maxsus zaxiralovchi tuzilmalarda, masalan, mumlarning yig'ilishi yoki bo'lmasa o'simlik yuzasiga chiqarilishi mumkin.

Ekrin sekretsiyasining nisbatan o'rganilgan mexanizmi ionlar nasosi, avvalo H^+–pompalaridir. Granulokrin yoki vezikular sekretsiyasining fiziologiyasi kamroq o'rganilgandir. Vezikular sekretsiyasning molekular mexanizmi o'simlik organlarida umuman o'rganilmagan. Ammo bu holatda ham Ca^{2+} ionlarining zarurligi aniqlangan.

Binobarin, Ca^{2+} o'simlik hujayralaridagi sekretsiya jarayonlari ham xuddi hayvon hujayralaridagi kabi bo'lishi mumkin.

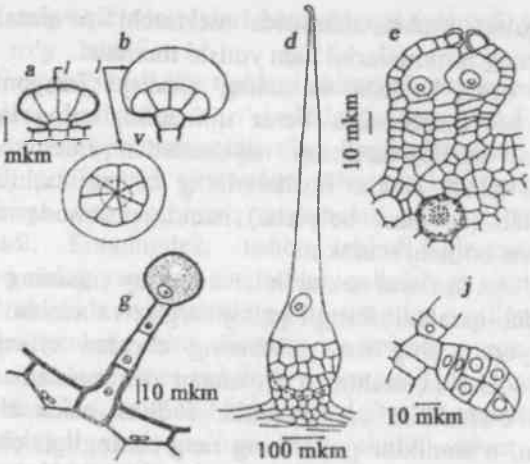
X.1. O'SIMLIKLARDA MAXSUS AJRATMALAR TIZIMINING FAOLIYATI

Maxsus ajratmalar ajratuvchi tuzilmalar asosan ikki xil tipda tashqi va ichki bo'ladi.

Tashqi sekretor tuzilmalarga temirsimon tukchalar (trixomalar), bezchalar (tuzli, hasharotxo'r o'simliklar), nektarchilar, osmoforlar, ya'ni gulning har xil qismlarida joylashgan va ularga turli xushbo'y hidlarni beruvchi bezchalar, va gidatodlar misol bo'ladi (X.2-rasm).

Ichki sekretor tuzilmalarga kiruvchi-idioblastlar g'aroyib hujayralar bo'lib, ayrim moddalarning yigilishiga xizmat qiladi va boshqa hugayralardan o'zlarining o'lchamlari va k o'rinishi bilan farq qiladi.

Oqsilli shira ajratuvchi hujayralarning o'ziga xos xususiyatlaridan biri bu ularda ajraluvshi oqsillarni sintezlovshi donador ER va ko'plab mitoxondriyalarning bo'lishligidir. Shuningdek, ushbu hujayralarda GA faol holda bo'lishi ham oqsillarning qandlashishiga va glikoproteinlar hosil bo'lishiga olib keladi. *Nektar* ko'p komponentli mahsulotdir. Ammo uning asosini bir muncha o'zgargan floema shirasi tashkil qiladi. Ammo floema shirasida saxaroza ko'p bo'lsa, nektar tarkibida odatda glukoza, fruktoza va saxaroza ko'p bo'ladi. Shuningdek, kichik miqdorda bo'lsa ham nektar tarkibida K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, PO_4^{3-} kabi ionlar, ikki va ush karbon organik kislotalar, vita'minlar (askorbat, nikotinat kislotalari va boshq.), oqsillar, ayrim hollarda lipidlar ham uchraydi.



X.2-rasm. Tashqi chiqaruvchi tuzilmlar (Ezau, 1980).
a, b, v– Lavandura vera o'simligi barglarining chiqaruvchi tukchalari; *b, v–* ajratma yig'ilayotgan kutikulaning cho'zilishi(1); *g–Pelargonium* o'simligining bir hujayrali boshchali ajratma tukchasi; *d–Urtisa urens* o'simligining kuydiruvchi tukchasi; *e–Vitis vinifera* uzum barglarining ajratuvchi tukchalari; *j–Gossipium arboreum* g'o'za barglarining ajratuvchi tukchalari.

Nektarchilardagi qandlarning miqdori nektarchilarning tipiga, o'simliklarning turiga, namlikga va haroratga qarab 7–87 % atrofida bo'lishi mumkin. Floral nektarniklar hasharotlarning reproduktiv ko'payishi uchun zarur bo'lgan steroid gormonlar tipidagi moddalar ham bo'lishi mumkin.

Nektarning chiqishiga fotosintez mahsuldorligi katta ta`sir qiladi. Nektarning ajralishi uchun shu nektarchiga yaqin bo'lgan bargga assimilatlarning tashiluvi muhimdir. Nektarchi to'qimalarida floema shirasi tarkibidagi qandlar glukoza, fruktoza va boshqalarga aylanadi va ularga nektarchining kraxmalidan hosil bo'lgan qandlar qo'shiladi. Nektarchidan nektarning ajralishi ular to'qimalarining jadal kislorod yutilishi bilan borib, haroratga bog'liqdir. Nektarchidan nektarning chiqishi kislorod yetishmasligi, nafas olish zanjirining va oksidlanishli fosforlanishning ihgibitorlari tufayli to'xtashi yoki sekinlashishi

mumkin. Noqulay muhit sharoitida nektarchi to'qimalari nektar moddalari va uning birikmalarini ham yutishi mumkin.

Nektarning hosil bo'lishi va uning ajralishi jarayonlari yaxshi o'rganilmagan hol hisoblanadi. Faraz qilinadiki, uning tashiluvining birinchi halqasi bo'lib tursimon naychalardan floema shirasining chiqishi xizmat qiladi. Nektar hosilalarining keyingi tashiluvi hujayra devorlari bo'ylab (apoplast bo'yicha) hamda plazmodesmalar orqali simplast bo'yicha bo'lishi mumkin.

Yopiq urug'lilarda floral nektarchilar mezozoy erasining bur davrida hosil bo'lgan deb qaraladi. Rangli gultojibarglar va xushbo'y hid bilan birga nektar yopiq urug'lilar gullarining chetdan changlanishidagi entomofiliya hodisasida muhim o'rin tutgan deb qaraladi. Nektarning paydo bo'lishi o'simliklar va hayvonlar evolutsiyasida alohida o'rin tutadi. Masalan, o'simliklar gullarining rang-barangligi, changlatuvchi hasharotlarning oziqlanish apparatining o'zgarishi va ularda ma'lum bir oziqlanish rejimining paydo bo'lishi shular jumlasidandir. O'simliklar gullaridan ajraluvchi nektar bilan bir qancha umurtqasiz hayvonlar vakillari, masalan, chumolilar, arilar va boshqa hasharotlar oziqlanadilar.

Nektar o'z tarkibida fitonuidlar tutgani va bakteriostatik xossasiga ega bo'lgani uchun zigota va uning hosilasini mikroorganizmlardan himoya qiladi.

Polisaxaridlarning ajralishi. O'simliklarda polisaxarid shirasini ajratuvchi maxsus tuzilmalar ham mavjud. Shira hujayra devori va plazmolemma o'rtasidagi idioblastlarda hosil bo'ladi.

Ajratilayotgan polisaxarid shira nordan va neytral polisaxaridlardan tashkil topgan bo'lib xususiyatlari jihatidan pektin moddalariga nordon mukopolisaxaridlarga o'xshashdir. Suv o'tlarining shirasi sulfatlangandir. O'simliklarning barcha polisaxarid shiralari kuchli darajada suvlidir. Polisaxarid shiralarini ajratuvchi hujayralarning o'ziga xos tomonlari bu o'zlarida ko'p sonli pufakchali diktiosomalarga ega Golldji apparatining miqdorining odatdagidan ko'pligidir. Shiraning ajralishi granulokrin tipida bo'ladi.

Ildiz tukchalari qinchalari hujayralarida shira avvalo hujayra devori va plazmalemma orasida yig'iladi va so'ngra hujayra devorini teshib tashqariga chiqadi. Goldji apparatining har bir vezikulasidan 30 soniyada polisaxarid ajralib turadi. Hujayralarning sekretorlik faolligi esa davriy ravishda har bir uch soatda ro'y berib turadi. Shira-polisaxarid ajralishi davrida hujayraning o'zi vakuolaga aylana

boshlaydi va oxir-oqibatda o'zlari ham shiraga aylanadi, ya`ni golokrin sekretsiyasi ro'y beradi.

Hujayraning polisaxaridlar tipidagi shirali ajratmalarining ahamiyati katta. Masalan, hasharotxo'r o'simliklarda ov shirasi, moxlarning arxegoniyasida esa spermatozoidlarning harakatlanuvchi muhiti. Ildiz qinchalarining polisaxarid ajratmalari ildiz tukchasi yuzasini himoya qilish bilan birga ularning tuproq zarrachalari orasidagi harakatini ham yengillashtiradi. Shuningdek, ushbu shirali ajratmalar o'simlik to'qimalari va uning yuzasida suv ushlab qolinishiga yordam beradi va urug'larning unishida qatnashadi ya`ni urug'lar ivitilganda ularning epidermial hujayralari shira ajratish xususiyatiga ega. O'simliklar hujayralaridan ajralgan shira tarkibida ayrim oqsillar, Masalan, lektinlar ham bo'lishi mumkin. Lektinlar hujayra, to'qima va organlarni infeksiya kirishidan saqlaydi yoki ma'lum bir o'simlik uchun xos bo'lgan mikrofloraning shakllanishiga yordam beradi.

Oqsillarning ajralishi. O'simliklarning oqsilli ajratmalaridan nisbatan keng ma`lum bo'lgani bu hasharotxo'r o'simliklarning umurtqasiz hayvonlarni oziq sifatida ajratgan hazm suyuqligidir. Ammo oqsilli ajratmalar boshqa o'simliklar barglaridan ham ajralichi mumkin. Masalan, terak va tol o'simliklari barglaridan ajraluvchi shiralarning tarkibi ontogenez davomida terpenoidlardan glikoproteinlargacha o'zgarishi mumkin (X.3-rasm). Shuningdek, oqsilli shira ajratuvchilarga boshoqdoshlar aleyron qavati hujayralaridan ajraluvchi shirani ham misol qilish mumkin.

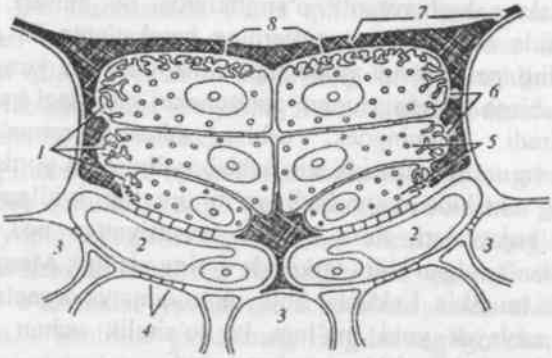
Proteinlar maxsus aleyron vakuolalarda yig'ilishi va ichki muhitga ajralishi mumkin. Masalan, boshoqdoshlar va dukkaklilar aleyron hujayralaridagi zaxira oqsillar hamda boshoqdoshlar endospermidagi gidrolitik fermentlar.

Hasharotxo'r o'simliklarda shira ajralishi azot va fosforning mavjudligiga sezgir kimyoviy retseptorlarning ishi tufayli indutsirlanadi. Boshoqdoshlar aleyron hujayralaridan shira ajralishi gibberellin gormoni nazorati ostida bo'ladi.

Tuzlarning ajralishi. O'simliklarda mineral moddalarni ajralishida uch guruh sekretor hujayralar qatnashadi.

1.Galofit o'simliklarning barglari va poyalaridan tuz ajralihini ta'minlovchi bezchalar. Ushbu bezchalar galofit o'simliklrning tuzlar miqdori yuqori bo'lgan sharoitda o'sishi va rivojlanishi davomida olgan tuzlarning ajralishini ta'minlaydi va tuzlar bilan birgalikda ko'p miqdorda suvning ham yo'qolishiga olib keladi. Tuzlar barg va

poyalarning yuzasidagi kutikulalarda yig'ilishi yoki yomg'ir suvlari bilan yuvilib ketishi mumkin (X.3-rasm).



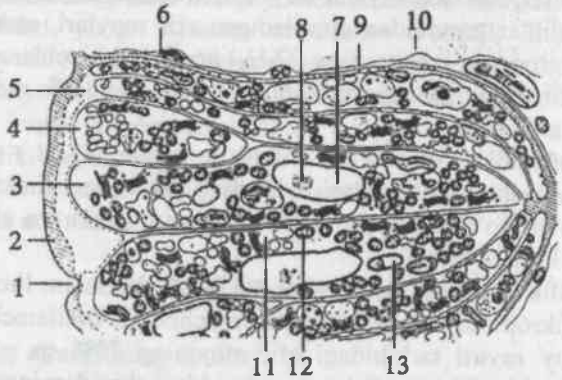
X.3-rasm. *Tamarix aphylla* o'simligining tuz ajratuvchi bezchalarini tuzilish sxemasi (Thomson va b., 1960): *1–ajratuvchi hujayralar; 2–yig'uvshi hujayralar; 3–mezofill hujayralar; 4–plazmodesmalar; 5–mikrovakuolalar; 6–ajratma yig'ilgan hujayra devori oraliqlari; 7–kutikula va kutinlashgan hujayra devoir; 8–teshikchalar.*

2.O'simliklarning barglaridagi ikki qismdan, ya'ni boshcha va oyoqchadan iborat. ikkita hujayradan tashkil topgan tuz ajratuvchi tukchalar. Boshcha hujayrasi vakuolasida ko'p miqdorda tuz to'planganidan so'ng u oyoqchadan uziladi (apokrin sekreujyasi) va o'simlik shu yo'l bilan ortiqcha tuzdan qutiladi. O'simlik vegetatsiyasi davrida uning o'rnida bir necha marotaba yangi boshcha hosil bo'lib uzilib turadi. Tuzli tukchalar bilan juda kam miqdorda suv yo'qotiladi va u sho'rlangan tuproqlarda o'suvchi o'simliklar orasida keng tarqalgandir.

3.Hasharotxo'r o'simliklarning ionlar, suv va gidrolitik fermentlar ajratuvchi bezchalari.

Tuz ajratuvchi sistemalarning o'simlikning boshqa o'tkazuvchan tizimi bilan bevosita aloqasi yo'q. Bezchalardagi va tukchalardagi ionlar simplast bo'yicha tashiladi. Chunki, ushbu hujayralarning yon devorlari suberin va lignin bilan to'yingan bo'ladi. Tuzlarning chiqarilishi membrananing tashuvchi pompalari yoki vezikulalarning ishi tufayli ro'y beradi. Masalan, limonnium o'simligining tuz bezchalarining tashqi hujayralarining plazmalemmasida xlor ionlarini tashqariga yo'nalti-

ruvchi elektrogen nasoslari mavjud. Xlor bilan birgalikda esa natriy ionlarining ham passiv tashiluvi ro'y beradi (X.4-rasm).



X.4-rasm. Kermak *(Limonium latifolium)* barglarining tuz ajratuvchi bezchalari: *1–ko'ndalang qobiq, 2–kutikula, 3–bezshali hujayra, 4–qo'shimcha hujayra, 5–bokalsimon hujayra, 6–yig'uvchi hujayra, 1–yadro, 8–yadrocha, 9–tonoplast, 10-markaziy vakuola, 11–diktiosomalar, 12–mitoxondriyalar, 13–vakuolacha, 14–lipid tomchilari.*

Xlor tashuvchi nasosning ishi esa tashqi eritmadagi tuzlar miqdori bilan boshqarilib turadi va o'simlikning tashqi tuzli sharoitga moslashishi mexanizmining ajralmas qismi hisoblanadi. Tuz yig'uvchi tukchalar boshchalarida tuzning yig'ilishi ham xuddi shunday tashqi muhitda faqatgina NaCl oshsagina ro'y beradi. Bezchalar va tukchalarga ionlarning tashiluvi og'irlik tufayli boshqariladi va ATF energiyasining sarflanishi bilan boradi.

Terpenoidlarning ajralishi. Ushbu ikkilamchi metabolitlarning ajralishi bir hujayrali hosilalar yoki ko'p hujayrali tuzilmalar tufayli ro'y beradi. Bir hujayrali hosilalarga yog' hujayralari, sekretor idioblastlar misol bo'ladi. Ko'p hujayrali terpenoid ajratuvchilarga bez tukchalari, bezchalar, bezli epidermis, osmoforlar va boshqalar misol bo'lib terpenoidlarning asosiy qismi hujayradan tashqariga chiqariladi. Idioblastlarda esa terpenoidlar asosan vakuolalarda yig'iladi.

Terpenoidlar ajratuvchi hujayralarning o'ziga xos tomonlaridan biri bu ularda silliq ER nisbatan rivojlanganligidir va ushbu tuzilma hozirgi vaqtda terpenoidlarning sintezida qatnashadi deb qaraladi. Shuningdek,

terpenoidlar ajratuvchi hujayralarda nisbatan ko'p miqdorda leykoplastlar, mitoxondriyalar va yog' tomchilari uchraydi.

O'simliklar tomonidan ajratiladigan efir moylari, mumlar, kauchuk va gutta terpenoid-izoprenning (C_5H_8) hosilalari hisoblanadilar va auetil CoA ishtirokida turli hujayralarda sintezlanadilar. Efir moylari tarkibiga quyidagilar kiradi:

a) aldegidlar, spirtlar va alifatik terpenlar ($C_{10}H_6$) va spirtlarning efirlari. Masalan, lenaleol spirti **landish** gullaridan ajraladi. **L**[1] apelsin moyida ham ko'p uchraydi. Geraniol atirgul, **geran va ekvalipt** gullari tarkibida ko'p uchraydi;

b) uiklik terpenlar va ularning hosilalari. Masalan, limonen skipidar, tmin va ukrop moylari tarkibida ko'p uchraydi. Ikkilamchi spirt mentol **perechnoy myati** tarkibidagi efir moyining 70% ga yaqinini tashkil qilishi mumkin. Shuningdek, pinen moddasi skipidarning asosiy qismini tashkil qiladi.

Kauchuk va gutta esa izoprenning polimer hosilalaridir. Ammo ularning tarkibidagi izopren qoldiqlarining soni har xildir. Masalan, gutto tarkibida 100 dona atrofida izopren qoldig'i bo'lsa kauchuk tarkibida 500–5000 dona bo'lishi mumkin. Kauchukning asosiy manbayi braziliya **gevcya** o'simligidir. Markaziy Osiyo sharoitida kauchuk **ko'k-sag'iz va to'q-sag'iz** o'simliklari tarkibida ko'p bo'ladi. Ushbu o'simliklarda kauchuk ildizlarning sut ajratuvchi qismlarida yig'iladi. Gutta moddasi esa subtropik o'simlik **evkomiya** barglarida ko'p uchraydi.

O'simliklarning ekskretor tizimlari. Yuqorida aytib o'tilganidek, ajratmalar-sekretlar (polisaxaridlar, terpenoidlar, mumlar va boshq.) maxsus bo'shliqlarda, va sut shirali ko'rinishda yig'ilishi mumkin. Sekretor hosila-bo'shliqlar o'simlikning barcha qismlarida uchrashi mumkin. Ular avval bir-biriga qattiq yopishgan hujayralarni orasini ajralishi yoki ayrim hujayralarning erib ketishi tufayli hosil bo'lishi mumkin. Keyingi holda ajratma hujayra erib ketgunicha ajralishi mumkin deb hisoblanadi. Ushbu maxsus bo'shliqlar va sut shirali hosilalardan shiraning ajralishi faqatgina ushbu to'qimalar zararlanganda ajralganligi tufayli ular o'simliklarning ekskretor tizimlari deyiladi.

O'simliklar ko'pchillk moddalarni passiv ravishda va faol tipda, ya'ni metabrolik energiya sarflash orqall ajralishi mumkin. Sekreifiya jarayoni maxsus to'qimalar faoliyati tufayli bo'ladi. Ammo bu barcha hujayralar uchun xosdir. Masalan, hujayra devorining shakllanishi, membrananing ion nasoslari, ikkilamchi faol tashiluv shular

jumlasidandir. O'simlik hujayrasi ajratmalari mexanizmi asosida xuddi hayvon hujayralaridagi kabi hollar yotadi. Ammo o'simliklarda yagona ajratuvchi tizim yo'q. Ajratma moddalar o'simlik hujayrasining vakuolasida yoki maxsus hosila-joylarda yig'ilishi, ayrim hollarda esa tashqariga chiqarilishi mumkin. O'simlik ajratmalari avvalo uning o'zi uchun, ya`ni ionlar gomeostazini ushlab turish uchun katta ahamiyatga ega. O'simlik ajratmalari tuproq va yer usti fitoitenozini shakllantirishda hamda hasharotxor o'simliklar bilan hasharotlarning evolutsiyasida muhim o'rin tutadi.

NAZORAT SAVOLLARI

1.Moddalar ajralishining usullari.
2.O'simliklarda maxsus sekretsiya tuzilmalarining ishlashi.
3.Nektarning ajralishi.
4.Polisaxaridlarning ajralishi.
5.Oqsillarning ajralishi.
6.Tuzlarning ajralishi.
7.Terpenoidlarning ajralishi.
8.O'simliklarning ekskretor tizimlari.

XI. O'SIMLIK HUJAYRALARINING ONTOGENEZI VA HUJAYRA TUZILMALARINING BIOGENEZI

O'tkazuvchi to'qimalar orqali hujayraga kiruvchi suv va ozuqa moddalar, ya`ni saxaroza, amidlar, aminokislotalar va boshqa organik birikmalar, mineral kationlar va anionlar hujayrani o'zini tashkillashtiruvchi moddalarning sintezi uchun, xususan, oqsillar, nuklein kislotalar va boshqa azot saqlovchi birikmalar, qandlar va polisaxaridlar, lipidlar, ikkilamchi metabolizm moddalari, ya`ni vita`minlar, fitogormonlar, polifenollar, terpenoidlar, alkaloidlar va boshqalarning biosintezi uchun ishlatiladi.

Ushbu jarayonlarda asosiy o'rinni informatsiyani saqlovchi va beruvchi nuklein kislotalar hamda tuzilishi nuklein kislotalar tomonidan kodlanuvshi oqsillar tutadi. Oqsillar hujayra hayot faoliyatining va tuzilmalari biogenezining asosini tashkil qiladi. Hujayra tuzilmalari biogenezining asosiy prinsiplaridan biri, bu, molekulalardan yuqori turuvchi komplekslarning o'z-o'zidan yig'ilishidir.

XI.1. OQSILLAR VA NUKLEIN KISLOTALARNING SINTEZI

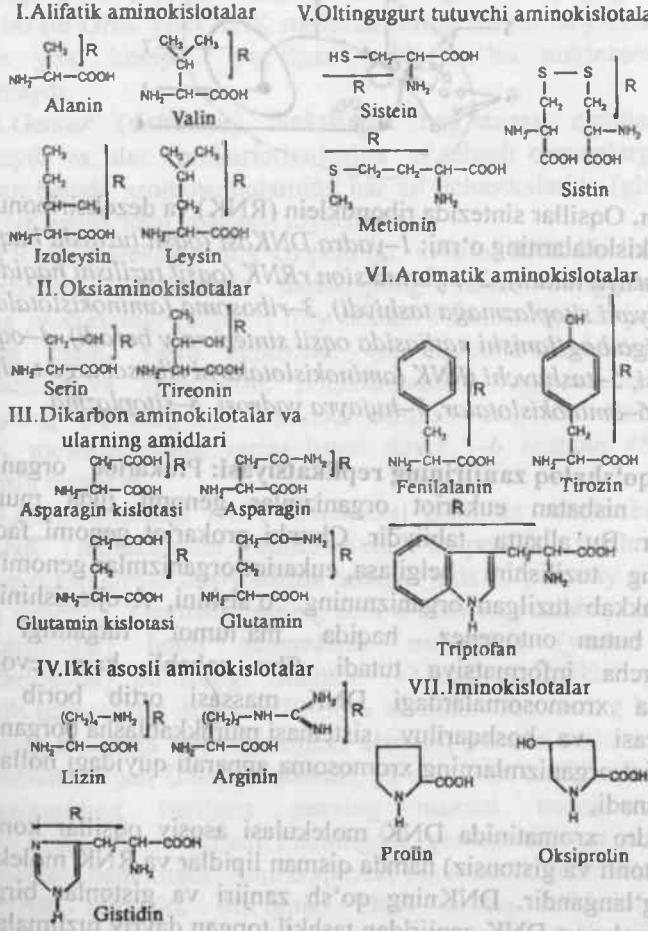
Ma`lumki har bir hujayra ikki tipdagi nuklein kislotalarni ya`ni dezoksiribonuklein (DNK) va ribonuklein (RNK) kislotalarini tutadi. Eukariot hujayralarda DNK yadroda joylashgan bo'lib xromosomalarning asosiy komponentini tashkil qiladi. Mitoxondriyalar va xloroplastlarda prokariot tipdagi DNK bo'lib ko'rinishi jihatidan halqaga o'xshaydi. Ribonuklein kislotasining barcha uchta tipi ya`ni mRNK, rRNK va tRNK DNK matritsasi asosida sintezlanadi (transkripisiya). Ammo yadro DNKasi asosida sintezlangan RNK molekulalari o'zlarining sedimentatsiya koeffitsienti bo'yicha xloroplastlar va mitoxondriyalar DNKalari asosida sintezlangan RNK molekulalaridan farq qiladi.

Polisomalardagi oqsil sintezida RNK molekulalarining barcha tiplari qatnashadi (translatsiya) va ushbu jarayonning borishi sitoplazma, mitoxondriya va xloroplastlarda deyarli bir xil bo'ladi.

DNK molekulasida o'simlikning o'sishi, rivojlanishi va hayot faoliyatiga oid barcha informatsiyalar to'rtta nukleotidning navbatlashishi ko'rinishida yig'ilgan bo'ladi. Ushbu informatsiya DNK (triplet kodi) molekulasining qo'sh zanjiri bo'ylab ushbu tur organizmiga mos

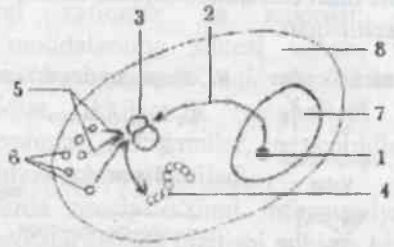
ravishda uchta azotli birikma ko'rinishida yig'ilgan bo'ladi. DNK molekulasidan chiquvchi informatsiya sintezlanuvchi oqsil molekulasini kodlaydi.

XI.1-rasmda polipeptid zanjirlarga xos xususiyatlar beruvchi alifatik, aromatik, oltingugurt tutuvchi, dikarbon, ikki asosli, oksiaminokislotalar va iminokislotalar keltirilgan.



XI.1-rasm. Polipeptid zanjirlarga xos xususiyatlar beruvchi aminokislotalar klassifikatsiyasi; R–radikal (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva, 2005).

O'z navbatida aminokislotalarning navbatlanishi oqsil molekulasining tuzilishini va xususiyatlarini belgilaydi. DNK molekulasidan oqsil molekulasiga informatsiyaning berilishida RNK molekulalari qatnashadi (XI.2-rasm).



XI.2-rasm. Oqsillar sintezida ribonuklein (RNK) va dezoksiribonuklein (DNK) kislotalarning o'rni: *1–yadro DNKasi (oqsil tuzilishi haqida informatsiya tutadi), 2–informatsion rRNK (oqsil tuzilishi haqidagi informatsiyani sitoplazmaga tashiydi), 3–ribosoma (aminokislotalarning bir biriga bog'lanishi natijasida oqsil sintezi ro'y beradi), 4–oqsil molekulasi, 5–tashuvchi tRNK (aminokislotalarni ribosomaga tashiydi), 6–aminokislotalar, 7–hujayra yadrosi, 8–sitoplazma.*

DNK qo'shaloq zanjirining replikatsiyasi: Prokariot organizmlar genomiga nisbatan eukariot organizmlar genomi juda murakkab tuzilgandir. Bu albatta tabiiydir. Chunki prokariot genomi faqat bir hujayraning tuzilishini belgilasa, eukariot organizmlar genomi butun bir murakkab tuzilgan organizmning o'sishini, rivojlanishini va umuman butun ontogenez haqida ma'lumot tutganligi tufayli milliardlarcha informatsiya tutadi. Shu sababli ham evolutsiya mobaynida xromosomalardagi DNK massasi ortib borib genlar ekspretsiyasi va boshqariluv sistemasi murakkablasha borgan.

Eukariot organizmlarning xromosoma apparati quyidagi hollar bilan xarakterlanadi,

1. Yadro xromatinida DNK molekulasi asosiy oqsillar kompleksi bilan (gistonli va gistonsiz) hamda qisman lipidlar va RNK molekulalari bilan bog'langandir. DNKning qo'sh zanjiri va gistonlar birgalikda nukleosomalar va DNK zanjiridan tashkil topgan davriy tuzilmalar hosil qilgan.

Nukleosoma sakkiz juft giston oqsillaridan, tashkil topgan bo'lib ularga 140–200 juft nukleotidlardan tashkil topgan. Nukleosomalarning diametri 10 nm atrofida bo'lib har bir nukleosoma oralig'ida 30–50 juft

nukleotidlardan iborat va uzunligi 10–20 nm bo'lgan DNK molekulasi joylashgandir.

Xromatindagi DNK molekulasining mana shunday joylashishi unga yanada murakkabroq halqalar hosil qilishiga va juda ko'p informatsiya saqlashiga yordam beradi. Nukleosomalar tarkibidagi DNK molekulasi nukleosomalar oraliqlaridagi DNK molekulasiga nisbatan nukleazalar ta`siriga qiyin beriladi. Nukleosomalarning zanjiri yoyilgan holatda u faol bo'lib DNK yoki RNK molekulasining sintezi ro'y beradi. Agarda halqa yoki kompakt yig'ilgan holda bo'lsa nukleosomalar faol bo'lmaydi.

2.*Genlar* (sistronlar) funktsional bog'langan oqsillar sintezini kodlaydi va ular prokariotlardagiga o'xshash operonlarga birlashmagan hamda xromosomalarning har xil uchastkalarida (giston genlari va RNK genlaridan tashqari) joylashgan.

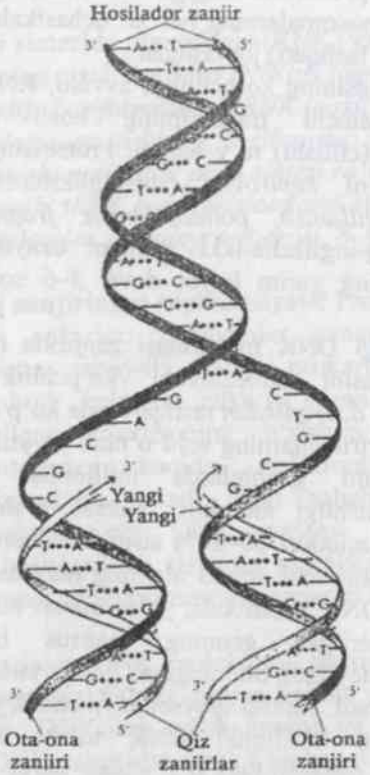
3.RNK molekulasining ko'pchiligi, avvalo, RNK hosilalari holida sintezlanadi. Birlamchi transkripting hosil bo'lganidan so'ng uning *protsessingi* (etilishi) ro'y beradi. Protsessing ikki jarayonni o'z ichiga oladi, ya`ni *kepirovka* (sar-inglizsha-shapkasha manosini anglatadi) va *metillanish, poliadinlanish, fragmentatsiyalanish va splaysing* (splising-inglizcha-ikki uchidan uzayish). Eukariotlardagi RNK molekulasining yarim hayot davri 3–6 soatdan 48 soatgacha bo'lishi mumkin.

4.Eukariotlardagi DNK molekulasi zanjirida odatda bir marotaba (mRNK molekulasini sintezlovchi ko'pchilik tuzilma genlari) uchraydigan *ajoyib davriylikdan* tashqari juda ko'p davriy *qaytarilishlar* ham uchraydi. Qaytrilishlarning soni o'nlab va yuzlab (o'rta chastotali qaytarilishlar) hatto genomlarda millionlab (yuqori chastotali qaytarilishlar) bo'lishligi mumkin. Yuksak o'simliklar genomlarida ajoyib uchastkalar miqdori 20–30% atrofida. Genomning katta qismini genning tarkibiga kiruvchi ammo ularning maxsus mahsuloti sintezida qatnashmaydigan DNK uchastkasi, ya`ni *intron* tashkil qiladi. DNK uchastkasining berilgan genning maxsus transkripti sintezlanadigan qismi *ekzon* deyiladi. Shuningdek, genlar tarkibiga *speyser* («o'rta plastinka») ham kiradi. Ammo speyser keyinchalik yemirilib ketadi.

DNK tuzilishi. Ma`lumki DNK to'rtta nukletidning yuqori polimeridir. DNK nukleotidlari o'z ichiga purin (adenin, guanin) va pirimidin (sitozin, timin) azotli asoslarini, qand-dizoksiriboza va fosfat kislotasi qoldig'ini oladi. DNK molekulasi qo'sh zanjir holatida bo'lib uning har bir zanjiri o'zaro bir-biri bilan fosfat kislotasining

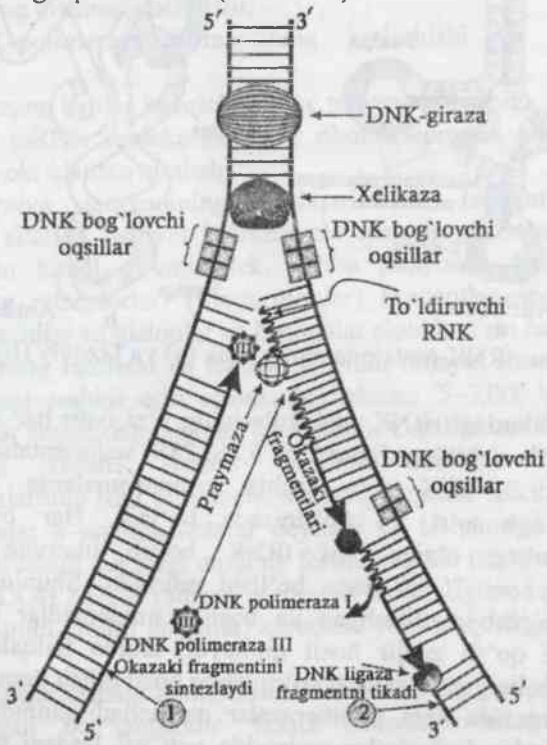
dizoksiribozadagi 3–5 holatida kovalent bog'langan nukleotidlar polimeridan iboratdir. DNK molekulasining ikkala zanjiri bir-biri bilan purin va pirimidin asoslarining ichkariga qaragan tomonlari hisobiga hosil bo'luvchi vodorod bog'lari bilan bog'langandir. Azotli asoslarning o'zaro ta'sirida adenin doimo timin bilan guanin esa sitozin (5–metiltsitozin) bilan o'zaro ta'sirda bo'ldi (XI.3-rasm).

Binobarin azotli asoslarning bir-biri bilan birikishida to'rtta variant bo'lishi mumkin, ya'ni **A-T, T-A, G-S,** S-G. Mana shu o'zaro ta'sir yoki *komplementarnost* DNK molekulasining o'z-o'zini tuzishida RNK molekulasining DNK asosida sintezlanishida va hujayradagi barcha oqsillar sintezida ham yotadi. Eukariotlar DNK molekulasida 10^9–10^U juft asoslar bo'lishligi mumkin.



XI.3-rasm. Uotson va Krik tomonidan tavsiya qilingan DNK replikatsiyasi moduli (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva, 2005).

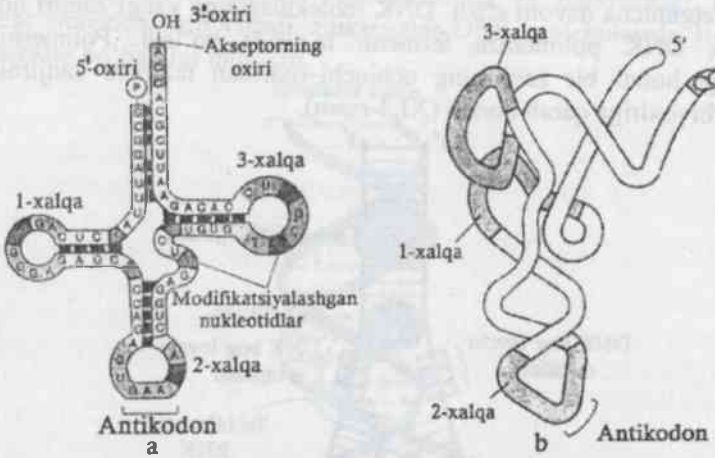
DNK sintezi. DNK sintezi, ya`ni replikatsiyasi hujayra mitotik davrining ma'lum bir vaqtida to'rttala azotli asoslar, DNK–to'lg'azuvchi va DNK polimeraza hamda $Mg^{2+}$ ionlari ishtirokida yadroda ro'y beradi. DNK replikatsiyasi yarim konservativ holatida ro'y beradi, ya`ni uning molekulasining har bir zanjiri o'z-o'ziga o'xshagan yangi zanjir hosil qiladi va buning natijasida hosil bo'lgan DNK zanjirining har biri «yangi» va «eski» zanjirdan iborat bo'ladi. Bu yerda shuni aytib o'tish lozimki, DNK replikatsiyasida uning ikki spiralli zanjiri bir vaqtning o'zida bir necha joyidan tarqaladi va shu yerdan ikki tomonga qarab replikatsiya boshlanib to u keyingi yoki oldingi replikatsiyalanuvchi joyga yetgunicha davom etadi. DNK molekulasining yangi zanjiri hosil bo'lishi, DNK polimeraza fermenti ta`sirida bo'ladi. Polimerning qutbliligi holati bir zanjirning uchinchi–oxiridan ikkinchi zanjirning beshinchi–oxiriga qarab boradi (XI.4-rasm).



XI.4-rasm. DNK replikatsiyasining asosiy bosqichlari (DNK polimeraza I– to'ldiruvchi RNK ni uzadi va uni o'rniga dezoksiribonukleotidlarni kiritadi): 1– yetakshi zanjir, 2–ortda qoluvchi zanjir.

DNK replikatsiyasi asosan DNK–polimeraza, va DNK zanjirining tarqalishiga va replikatsiyaning boshlanishiga yordam beruvchi omillarning o'zaro bir-biri bilan aloqadagi ta'siri natijasida ro'y beradi.

RNK tuzilishi va sintezi. Barcha RNK molekulalari ham to'rtta azotli asoslardan tuzilgandir. Ammo ularda pirimidin asosi bo'lgan timin o'rnini uratsil egallagan. Shuningdek, pentozalar shaklida dezoksiriboza emas, balki riboza mavjuddir. RNK molekulasining o'lchamlari har xildir (XI.5-rasm). Masalan: mRNK 1000–10000 atrofidagi nukleotidlar ketma ketligidan iborat bo'lib hujayradagi barcha RNK miqdorining 1–3% foizini tashkil qilishi mumkin .



XI.5-rasm. tRNK molekulasining tipik (a) va fazoviy (b) tuzilishi.

Ribosomalardagi rRNK molekulasining o'zi ham har xil Svedberg (yadrochalarda sintezlanadigan 18S, 5,8S, 28S) sedimentatsiyalariga ega bo'lgan va 5S–PHK (bir nechta xromosomalarda sintezlanadi) tuzilishiga ega to'rt xil ko'rinishda bo'ladi. Har bir 20 dona aminokislotaning o'ziga xos tRNK bo'lib ularning tarkibidagi nukleotidlar soni 75–80 dona bo'lishi mumkin. Shuningdek, tRNK tarkibiga ko'plab metillashgan va boshqa nukleozidlar kiradi. RNK molekulalari qo'sh zanjir hosil qilmaydi, ammo halqalar va ayrim hollarda beda bargiga o'xshash ko'rinishlar hosil qilish mumkin.

RNK sintezida ham polimerazalar qatnashadi ammo ular RNK–polimerazalardir. Eukariotlar yadrosida uch xil tipdagi polimerazalar mavjud. I–RNK polimeraza yadrochada joylashgan bo'lib RNK sintezi bilan bog'liqdir. II–RNK polimeraza mRNK sintezini, amalga oshiradi.

III-RNK polimeraza esa tRNK va 5S–rPHK transkripsiyasini amalga oshiradi. Keyingi ikkita polimerazalar nukleoplazma va xromatinda joylashgandir. I va II RNK polimerazalarning faolligi uchun Mg^{2+} ionlari zarurdir ammo I-RNK polimeraza faolligi uchun pH 8,5, II–RNK polimeraza faolligi uchun esa pH 7,5 bo'lishi zarur.

RNK molekulasining sintezi DNK matritsasida ro'y beradi. Bunda II–RNK polimeraza DNK molekulasi zanjirining bitta ipi bo'ylab (3 tomondan 5 tomonga qarab) harakat qiladi va ushbu ipning aynan nusxasi bo'lgan ikkinchi bir nuklein kislotasi zanjirini, ya`ni RNK molekulasini hosil qiladi.

Transkriptsiya jarayonining regulatsiyasida ko'plab omillar ishtirok etadi. Bulardan biz ayrimlarini ko'rib o'tamiz.

a) gistonlar tarkibining modifikatsiyalanishi natijasida xromatin molekulasining orasining ochilishi;

b) RNK–polimeraza fermentining joylashishi va faolligining o'zgarishi;

d) protsessing barcha bosqichlarining nazorat qilinishi;

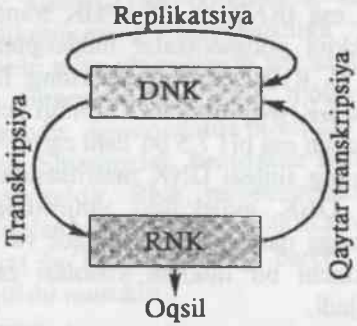
e) yetuk mRNK molekulalarining ribonukleprotein komplekslarga bog'lanishi yoki ulardan ajralishi.

Transkripsiya jarayonining boshqariluvida faollantiruvchi va repressorlar sifatida faoliyat ko'rsatuvchi maxsus gistonlarsiz oqsillar alohida o'rin tutadi. Shuningdek, ushbu jarayonda fiziologik faol moddalarning retseptorlari (fitogormonlar) fermentlar, modifikatsiyalovchi nukleotidlar va gistonlar va boshqalar alohida o'rin tutadi.

Oqsillarning tuzilishi va sintezi. Oqsillar hujayra sitoplazmasining asosiy qismini tashkil etib molekular massasi 5–5.000.kDa bo'lishi mumkin. Ular aminokislotalardan tuzilgandir. Oqsillar tarkibiga 20 dona aminokislota kiradi. Ammo oqsillar tarkibiga kirmaydigan aminokislotalarning soni birmuncha ko'proq. Oqsillar tarkibiga kiruvchi aminokislotalar α–aminokislotalar deyiladi va L–qatoriga taalluqlidir. Ularning tuzilishini quyidagi umumiy formula orqali ifodalash mumkin:

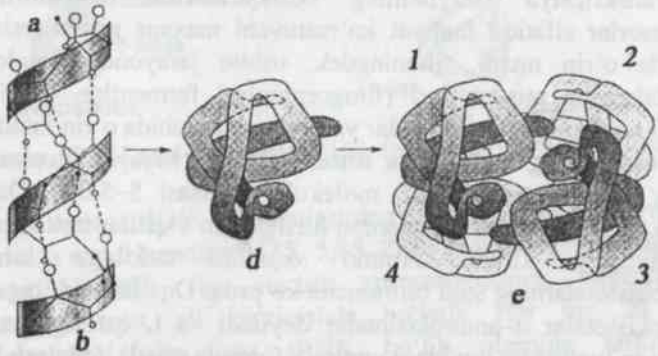
R-CH-COOH NH_2-R radikali o'rniga N atomi, uglerod (alifatik yoki aromatik) guruhi, qutbli guruhlar, karboksil yoki ishqorli guruh bo'lishi mumkin.

Oqsil molekulasidagi aminokislotalar bir-biri bilan peptid bog'lari – NH–CO–orqali bog'langandir. Ikkita aminokislotaning bog'lanishi dipeptid, uchtasi-tripeptid va hokazo.



XI.6-rasm. DNK molekulasidan RNK va oqsilga genetik informatsiya'ning uzatilishi.

O'simliklardagi ayrim polipeptidlar erkin holda ham uchrashi va fiziologik jihatidan faol bo'lishi mumkin. Masalan, glutation tripeptidi. Peptid bog'laridan tashqari oqsil molekulasida boshqa bir kovalent bog'lari disulfid –S–S– bog'lari ham uchrashi mumkin. Ular oqsil molekulasining ayrim uchastkalarini yoki alohida polipeptidni bir-biri bilan bog'lashi mumkin (XI.7-rasm).



XI.7-rasm. Oqsil molekulasining tuzilishi: *a–birlamchi, b–ikkilamchi (a–spiral), d–ushlamchi(globula), e–to'rtlamchi (4 oligomerdan).*

Oqsil tarkibida uchrovchi boshqa bog'lar masalan, vodorod yoki ishqoriy va nordon guruhlarni bog'lovchi ion bog'lari va ayrim polipeptidlarning o'zaro ta'siridan hosil bo'luvchilarning suv bilan o'zaro ta'sirini kamaytiruvchi gidrofob bog'lar va hokazolar juda kuchsiz bog'lar hisoblanadi. Masalan, kovalent bog'larni uzish uchun – 464 kJ energiya sarflansa vodorod bog'larini uzilishi uchun –18 kJ

energiya yetarlidir. Har bir oqsilning tuzilishini peptid bog'lari hosil qilib uning tarkibiga kiruvchi aminokislotalarning ketma-ketligini belgilaydi va bu holat oqsillarning *birlamchi* tuzilishini belgilaydi.

Oqsilning yon molekulalarining o'zaro ta`siri natijasida vodorod bog'lari vujudga keladi va oqsil molekulasining buralishiga, ya`ni α–spiral holatiga o'tishiga olib keladi. Oqsillarning α–tuzilishidan tashqari β–tuzilish ham mavjud. Agarda st–tuzilishda vodorod bog'lari polipeptidning o'z ichida vujudga kelsa, β-tuzilishda vodorod bog'lari peptid molekulalari orasida vujudga keladi. Ushbu ikkala a va (3–tuzilishlar birgalikda oqsilning *ikkilamchi* ko'rinishini yuzaga keltiradi.

Oqsil molekulalarining turli tuman ko'rinishda joylashishi va oqsil zanjirlari orasidagi masofalar turlicha bo'lishligi sababli oqsilning uchlamchi tuzilishi ham vujudga keladi.

Fermentlar va ayrim oqsil hosilalari ko'pchilik hollarda bir birlari bilan nokovalent, ya`ni vodorod va van-der-vals bog'lari bilan bog'langan bo'ladi. Ushbu kompleks oqsillarning *to'rtlamchi* tuzilishini belgilaydi. To'rtlamchi tuzilishga ega oqsillar alohida subbirliklarga dissotsiyalanishi va yana yangidan kompleks hosil qilishi mumkin. Buni biz oqsillarni etil spirti yordamida cho'ktirish va suv qo'shib yana avvalgi holga olib kelish orqali kuzatishimiz mumkin.

Oqsillarni shakli bo'yicha ikki guruhga *fibrillyar* va *globulyar* guruhlarga bo'lish mumkin.

Oqsillar, ularning tarkibiga kiruvchi aminokislotalar singari erkin karboksil va amin guruhlarini tutishi mumkin. Shuning uchun ham ular *amfoter* birikmalar hisoblanadi, ya`ni ular kislotalik va ishqoriy xossalarni namoyon qilishi mumkin. Masalan, oqsillar nordon muhitlarda ishqoriy sifatlarni namoyon qilsa, ishqoriy muhitda kislotalik xossalarini namoyon qiladi. Shuning uchun ham kislotalik muhitda oqsil molekulalari musbat zaryadga ega bo'lsa, ishqoriy muhitda uning teskarisi manfiy zaryadlangan bo'ladi. Agar biz oqsil eritmasi orqali elektr tokini yuborsak ishqoriy eritmada oqsil molekulalari anodga tomon, kislotalik eritmada esa katodga tomon harakatlanadi.

Nordon muhit	*Izoelektrik nuqta*	*Ishqoriy muhit*
$R-CH-COOH$	$R-CH-COO^-$	$R-CH-COO^-$
NH_3^+	NH_3^-	NH_2

Oqsillarning mana shu xususiyatidan ularni poliakrilamid gelida elektroforez usulida ajratishda foydalaniladi.

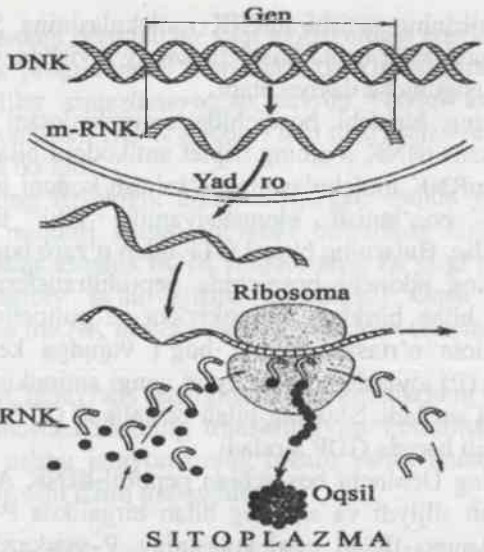
Agarda reaksion muhitda manfiy va musbat zaryadlarning miqdori bir-biriga teng bo'lsa, bu *izoelektrik nuqta* deyiladi. Oqsillar bunday holatda juda ham kam eruvchanlikga ega bo'lib eritmalarda yengil sho'kmaga tushadi.

Oqsil molekulalarining turli qismlari har xil gidrofillik xususiyatlariga ega. Masalan, karboksil (COOH) guruhi to'rt molekula suvni bog'lash xususiyatiga ega bo'lsa amin guruhi (NH_2) bir molekula suvni bog'lash xossasiga ega. Mana shu holat tufayli oqsil molekulasi doimo suv molekulasi bilan o'ralgan bo'ladi va oqsilga yaqin suv molekulalari qatiy ravishda oqsil tomonga buralgan bo'ladi, α sal nariroqda esa tartibsizroq bo'ladi.

Oqsillarning suv qobig'i molekulaning turg'unligini belgilaydi. Oqsil molekulalariga suvning birikishiga yana bir sabab har bir suv molekulasining to'rtta qutbga, ya'ni ikkita manfiy va ikkita musbat qutbga egaligidir.

Ayrim sharoitlarda masalan, eritmalarda (sitoplazmada) oqsillar *gel* holatida bo'lishi mumkin. Bu hol erkin oqsil molekulalarining, o'rtasida suv molekulalarini tutgan to'rsimon holatga o'tishi bilan bog'liqdir. Mana to'rsimon holatning buzilishi va sitoplazmadagi oqsillarning kam yopishqoq holatga o'tishi oqsillarning suvlanishi tufayli ro'y beradi va *zol* holati deyiladi. Mana shu sitoplazma holatining gel-zol va zol-gel holatlariga o'tishi o'simliklarning chidamliligida alohida ahamiyatga ega.

Oqsil molekulalarining har-biri faqat ungagina xos inokislotalar ketma-ketligiga ega va bu holat DNK asosida sintezlanadigan mRNK molekulasining tuzilishi tufaylidir.Oqsilning tuzilishi haqidagi informatsiya mRNK molekulasida har biri bitta aminokislotani ifodalovchi kodonlarda joylashgandir. Har bir kodon uchta azotli asosdan (tripletdan) tuzilgan bo'lib ushbu azotli asoslar meflum bir ketma-ketlikda joylashgandir. Oqsillarning sintezlanishi translatsiya jarayonida sitoplazmadagi mRNK asosida amalga oshadi. Translatsiyaning mexanizmi transkripsiyaga nisbatan anchagina murakkabdir (XI.8-rasm). Masalan, transkriptsiya jarayonining borishi uchun 15–20 xil oqsil molekulasi zarur bo'lsa translatsiya jarayonining borishi uchun 50 xildan ko'proq maxsus oqsillar zarurdir.



XI.8-rasm. Oqsil sintezining umumiy sxemasi (A.S. Spirin, 1990).

Translatsiya jarayonining yo'nalishi va jadalligi asosan uchta omilga bog'liq bo'lishi mumkin: a) informatsion matritsalarning miqdori, ya'ni maxsus mRNKlar. Maxsus RNKlar miqdori esa ularning sinteziga, tashiluviga, saqlanishiga, faollanishiga va parchalanishiga bog'liqdir; b) translatsiya apparatining boshqa komponentlarining mavjudligiga, ya'ni ribosomalar, tRNK, aminokislotalar, ATF, GTF, sintetazalarga, translatsiyaning ribosomalardan tashqaridagi komponentlariga, regulator oqsillarning mavjudligiga bog'liqdir; d) zarur fizik-kimyoviy sharoitlarning (pH) mavjudligiga.

Oqsillar sintezining boshqariluvi *tashabbuskor kompleksning* shakllanishiga ham bog'liqdir.

Oqsillarning sintezlanishi jarayoni initsiatsiyadan tashqari *elongatsiya* va *terminastya* jarayonlarini ham o'tadi. Aminokislotalar polipeptidlarning tarkibiga kirishi uchun ular avvalo faollanishi zarur. Ushbu jarayon ATF va tRNK–sintetaza fermenti ishtirokida borib aminoatsiladenilat hosil bo'lishi bilan qaror topadi. Bu birikma esa yuqoridagi fermentlar ishtirokida maxsus tRNKga birikadi. Bu yerda shuni aytib o'tish lozimki, har bir aminokislota uchun eng kamida bitta maxsus tRNK va bitta aminoatsil–tRNK–sintetaza mavjuddir.

Polipeptid zanjirining ortishi mRNK molekulasining 5–tomonidan boshlanib oqsil sintezining uchta bosqichi davriy ravishda, to polipeptid zanjiri to'la shakllangunicha davom etadi.

Oqsil sintezining birinchi bosqichida aminokislotani ribosomaga tashib kelgan maxsus tRNK o'zining triplet antikodoni bilan aminoatsil markazidagi (A) mRNK molekulasining o'xshash kodoni bilan birikadi (10.3-rasm). Bu bog'lanish elongatsiyaning ikki faktori *EG'* mavjudligiga bog'liq. Bularning bittasi GTF bilan o'zaro bog'lanadi.

Oqsil sintezining ikkinchi bosqichida peptidiltransferaza fermenti ishtirokida tRNK bilan birikkan aminokislota va polipetid zanjiridagi mavjud aminokislota o'rtasida peptid bog'i vujudga keladi. Bunda peptidil markazda (P) joylashgan polipeptid yangi aminokislota o'rniga, ya`ni A–markazga suriladi. Shuning bilan birgalikda GTF parchalanadi va elongatsiya omili hamda GDF ajraladi.

Oqsil sintezining Uchinchi bosqichida peptidil-tRNK A–markazdan P–markazga tomon siljiydi va shuning bilan birgalikda P–markazdagi tRNK ajraladi. Ammo tRNK molekulasining P–markazdan ajralishi uchun elongatsiyaning Uchinchi omili zarur. Ushbu Uchinchi omilning ribosoma bilan o'zaro ta`siri GTFaza faolligini beradi. Ribosomaning surilishi natijasida mRNK kodonining navbatdagisi A–markazga tushadi. Translokatsiya jarayoni uchun ikkinchi GTF energiyasi ishlatiladi.

Ribosomalardagi polipeptid zanjirining sintezi to mRNK kodonlarining oxiriga (terminal mRNK kodoniga) yetmagunicha davom etadi. Bu kodon bilan terminatsiyaning oqsil omili (RF) bog'lanadi.

Terminatsiyaning oqsil omili (RF) faqatgina kerakli kodonni tanib qolmasdan balki polipeptid zanjirining tRNK molekulasidan ajralishini ham ta'minlaydi. Polipeptid ajralganidan so'ng deatsillashgan tRNK va mRNK molekulalari ham ajraladi. Ammo mRNK molekulasining ajralishi ikkita ribosomadan tashqarigi oqsilli omil va STF energiyasi zarur.

Oqsil molekulasi sintezlanishi jarayoni ribosomalarning initsiatsiya omillaridan (IF_3) biri ishtirokidagi subbirliklarga parchalanishi bilan tugaydi. Ammo mRNK molekulasi ko'p marotaba qayta-qayta oqsil sintezida qatnashishi mumkin.

Elongatsiya va terminatsiya jarayonlarining boshqariluvi hozircha yaxshi o'rganilgan emas. Ammo ribosomalarning peptidil markazda peptid zanjirining sintezi mikromuhitning fizik-kimyoviy sharoitlari xususan, Mg^{2+}, Ca^{2+}, Mn^{2+} va pH (8,3–8,4) alohida o'rin tutadi.

Hujayralardagi berilgan bir vaqt mobaynidagi oqsillar sintezi ma'lum bir fiziologik programmani ham bajaradi. Ushbu jarayon hujayralarda maxsus oqsillar sintezlanayotgan davrda yaqqol ko'zga tashlanadi. Elongatsiya omillari, rRNK miqdori faol matritsalar va tRNK miqdoriga mos ravishda bo'ladi.

Hujayraning fiziologik holati o'zgargan vaqtda yuqoridagi barcha omillarning miqdori kamayishi yoki birgalikda ko'payishi mumkin. Model tajribalar asosida tRNK miqdorining ko'pligi oqsil sintezlanishi jarayoniga salbiy ta`sir qilishi kuzatilgan. Oqsil sintezlanishining kamayishi esa mRNK molekulasining yadrodan sitoplazmaga tashiluvini to'xtatadi.

Binobarin, hujayrada faqatgina har xil oqsillarning translatsiyasini va turli RNK molekulalarining transkripsiyasi koordinatsiyasigina emas, balki butun ushbu jarayonlarning o'zaro yaqin munosabatlarini ishini ham boshqaruvchi tizim mavjuddir.

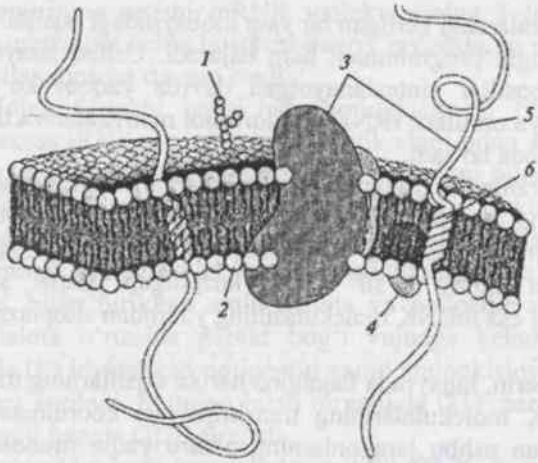
XI.2. HUJAYRA TUZILMALARINING BIOGENEZI VA O'Z-O'ZINI QURISHI

Transkripsiya va translatsiya jarayonlari hujayra tuzilmalari shakllanishining birinchi bosqichidir. Hujayra ichki tuzilmalari shakllanishining keyingi bosqichlari bular molekulalardan yirikroq komplekslarni yig'ish va ularni joy-joyiga yetkazishdir.

Oqsillarning birlamchi tuzilishi, ya'ni polipeptid zanjiridagi aminokislotalarning ketma-ketligi uning ikkilamchi va uchlamchi tuzilishini ham belgilaydi.

Oqsil molekulalarining boshqa bir oqsil yoki oqsil bo'lmagan organik birikmalar bilan o'zaro ta'siri natijasida ularning to'rtlamchi tuzilishini vujudga kelishiga, ularning esa mo'ljallangan yirik molekulyar tuzilmalar hosil qilishiga turtki beradi.

Yuqoridagi barcha oqsil molekulasining o'zgarishidagi bosqichlar, ya'ni uning ribonuklein matritsasining sintezidan boshlab to nadmolekulyar oqsil molekulasining ma'lum bir hujayra tuzilmasi tarkibiga kirishigacha o'z-o'zini qurish jarayonlari bilan bog'liq. Mana shu jarayonlargina, asosan, hujayra tuzilmalarining shakllanishi va biogenezi asosida yotadi (XI.9-rasm).



XI.9-rasm. Universal membrananing tuzilishi: *1–Glikolipid, 2–fosfolipid, 3–integral oqsil, 4–yarimyuklangan oqsil, 5–gidrofil qism, 6–gidrofob qism.*

O'z-o'zini qurish bu bir xil yoki har xil jinsli molekulalarning spontan agregatsiyasi jarayoni bo'lib, molekulalarning tartiblanishiga va ko'p komponentli tuzilmaning hosil bo'lishiga olib keladi.

O'z-o'zini qurish mexanizmi kuchsiz o'zaro ta`sirlarga asoslangandir. Molekulalarning tartiblanishiga birinchi navbatda uzoqdan (0,7 nm masofadagi) ta'sir qiluvchi elektrostatik kuch sabab bo'ladi. So'ngra esa molekulalarning o'zaro tortishishi vodorod bog'lari hosil bo'lishi bilan borib oxirgi navbatda 0,1 nm masofada van-der-val va gidrofob ta`sirlar yuzaga kela boshlaydi. Van-der-val kuchlari neytral atomlar va molekulalar orasida ularning qutblanishi natijasida yuzaga keladi.

O'z-o'zini qurish mexanizmining tanlovchanligi biopolemerlarning molekulasida o'z «jufti» molekulasini tanishga qaratilgan lokuslarning mavjudligi bilan ta'minlanadi. Sterik tuzilmalarning bir nechta atom yoki bir guruh atomlar bilan juft-juft kovalent bo'lmagan o'zaro ta'siri komplementarlik (bir-birini to'lg'azish) deyiladi. O'z-o'zini qurish erkin energiyaning kamayishi bilan borganligi tufayli o'z-o'zidan boraveradi. Ammo o'z-o'zini qurish jarayonida faqatgina kuchsiz bog'lar qatnashganligi u qaytar jarayondir.

O'z-o'zini qurish xarakteri biopolimerning birlamchi tuzilishi bilan belgilansada, ko'pchilik hollarda agregatsiya jarayonining qo'shimcha boshqarilishi kuzatiladi.

Biologik tizimlarning o'z-o'zini qurishi membranalar fosfolipidlarining bisloy holatida azotli asoslar va nuklein kislotalarning komplementar ketma-ketligi, ferment va substratning, oqsil-retseptorning va effektorning (Masalan, fitogormonlarning) o'zaro ta`siri, ko'p komponentli fermentli tizimlarning yig'ilishi va boshqa bir qancha jarayonlarning o'zaro birgalikdagi munosabati natijasida yuz beradi. Masalan, xloroplastlardagi ribulozodifosfatkarboksilaza fermenti sakkizta yirik va sakkizta mayda subbirliklardan yig'iladi.

Katta subbirliklar xloroplastlarda sintezlanib va katalitik vazifani bajarsa, maydalari sitoplazmada sintezlanadi hamda ferment faolligini boshqarishda qatnashadi.

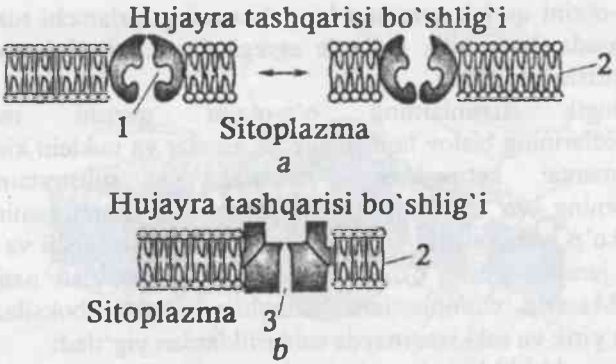
Ayrim olimlarning fikricha (B.F.Poglazov, 1977) tirik hujayralarda bir-biri bilan komplementar bog'langan fermentlar bloki yoki boshqa biopolimerlar mavjud bo'lib, ular ham o'z navbatida bir-biri bilan komplementar ravishda birlashgan bo'lib, bir butun o'zaro bog'langan tizimini tashkil qiladi.

Binobarin, suvli muhitda, shu jumladan, sitoplazmada ham moddalarning agregatsiyasi natijasida ushbu moddalarning suyuq kristall holati vujudga keladi.

Suyuq-kristall holat. Ushbu holatni moddalarning to'rtlamchi ko'rinishi deb qarash mumkin. Moddalarning suyuq-kristall holati ularning suyuq holatiga nisbatan ko'proq, qattiq holatiga nisbatan esa kamroq tartiblashgandir. Oqsillar, nukein kislotalar, polisaxaridlar, lipidlar suvda suyuq-kristall hosil qiladi. Suyuq-kristalloidlarning eng muhim tomonlaridan biri bu ular tuzilmalarining tartibliligi va yuqori harakatchanligidir.

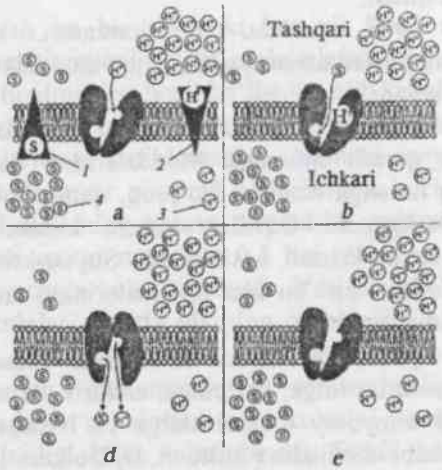
Ushbu suyuq-kristallar tashqi ta`sirlarga, masalan, yorug'likga, tovushga, mexanik bosimga, haroratga, elektrik va magnit maydoniga, atrof muhitdagi kimyoviy o'zgarishlarga va boshqa ta`sirlarga xuddi tirik hujayralar kabi «beriladi» (G.Braun, Dj.Uolken, 1982).

Membranalarning o'z-o'zini qurishi. Membranalar tarkibiga kiruvchi lipidlar va oqsillar o'z-o'zini qurish xususiyatiga ega. Membrananing gidrofob oqsillari bir-biri bilan assotsiyalanishi mumkin. Membrananing tuzilma oqsillari uning boshqa oqsillarining tuzilishini belgilashi mumkin (XI.10-rasm).



XI.10-rasm. Membrananing tashuvchi oqsillari sxemasi: *a–oqsil ko'chruvchi, b–oqsilli kanal, 1–bog'lash qismi, 2–ikki qavatli lipid, 3–suv kanalchalari.*

Membranadagi lipid komponentlarining yig'ilisnida silliq ER, xloroplastlarda hamda lipid tomchilaridagi (sferasomalarda) lipid molekulalari qatnashadi.



XI.11-rasm. Proton asosi: 1,2–C va H^+ ionlarining konsentratsiya gradiyentlari, 3–proton H^+, 4–ko'chiririluvchi modda–C (Taiz, Zeiger, 1998).

Boshqa bir biopolimerlar, masalan, GA sintezlanuvchi glikoproteinlar va glikolipidlar vezikulalarda lipidlar yig'ilishi joyiga

yetkaziladi. Membranalardagi yig'ish jarayoni tarkibiy qismlarning va oqsil-oqsil, lipid-oqsil, lipid-lipid qismlarning o'zaro ta`siri (bir-birini tanishi) natijasida yuzaga keladi. Membrananing mustahkamligi komponentlar o'rtasidagi yuzaga keladigan gidrofob bog'lar tufayli bo'ladi. Bundan tashqari plazmolemmaning shakllanishida GA vezikulalarining tayyor membrana bloklari ham qatnashadi.

Polisomalarning o'z-o'zini qurishi. Ribosoma subbirliklarining yig'ilishi bosqichma-bosqich ro'y beradi. Avvalo mRNK molekulasining har bir subbirligiga xos oqsillar 28S va 18S ishtirokida ketma-ket birikadi. Ribosomaning kichik subbirligi GTF va ATF hamda initsiatsiya'ning oqsil omillari mavjudligida tashabbuskor tRNK bilan o'zaro ta`sirda bo'ladi. Hosil bo'lgan ushbu kompleks magniy ionlari ishtirokida mRNK bilan bog'lanadi. Ribosomaning katta subbirligi mRNK bilan bog'lanadi va shu taxlitda butun ribosoma hosil bo'ladi.

Binobarin, ribosomalarning yig'ilish joyi mRNK hisoblanadi. Bir molekula mRNK bir nechta ribosomalar uchun yig'ilish joyi bo'lib xizmat qilganligi uchun sitoplazmada poliribosomalar kompleksi vujudga keladi. Shuningdek, poliribosomalar kompleksi donador ER va yadroning tashqi membranasi yuzasida ham hosil bo'lishi mumkin.

Mikronaychalar va mikrofilamentlarning yig'ilishi. Duk ipchalari naychalari, sitoplazmaning kortikal qavati va mitotik apparatning naychalari bitta reja asosida globular oqsil tubulindan tashkil topgandir. Shuning uchun mikronaychalarning sintezi jadalligi muhitdagi tubulin oqsilining miqdoriga bog'liqdir.

Mikronaychalarning yig'ilishi nordon muhitda magniy ionlari va GTF hamda ATF ishtirokida bo'ladi. Shuningdek, ushbu jarayonga Ca^{2+} ionlarining miqdori ham ta`sir qiladi. Masalan, muhitdagi Ca^{2+} ionlarining miqdori>0,02 mmol/lg bo'lsa mikronaychalarning yemirilishi kuzatiladi.

Mikronaychalar qutblangan tuzilmalardir. Izolirlangan mikronaychalardagi qutblanish uning ikki uchining har xil tezlikda qurilishi bilan ifodalanadi.

O'simlik hujayrasi sitoplazmasida muskullar to'qimasida uchramaydigan aktin (G-aktin) topilgan. G-aktinning globulyar monomerlarining yig'ilib fibrillyar V–aktinning qosh spiraliga aylanishi ATF energiyasining sarflanishi va Mg^{2+} ionlari ishtirokida bo'ladi. Fibrillyar aktinlar esa sitoplazmaning harakatlashida qatnashuvchi mikrofilamentlar tuta'mini hosil qiladi. Mikrofilamentlardan tashqari, aktin, sitoplazmada o'zaro tutashib to'rsimon tuzilmalar vujudga

keltiruvshi ingichka fibrillarni ham hosil qilishi mumkin. Ushbu hol sitoplazmaga qayta jelatinlanish xususiyatini beradi. Fibrillarning «tikilishi» muhitdagi Ca^{2+} ionlarining miqdoriga ham bog'liqdir.

Organoidlarning biogenezi. Organoidlarning biogenezi juda ham keng bo'lganligi uchun biz quyida uchta asosiy organoid, ya`ni xloroplastlar, mitoxondriyalar va membranalar biogeneziga old ayrim hollarni ko'rib chiqamiz.

Xloroplastlar biogenezi. Hujayra ontogenezida xloroplastlar plastidlardan, ya`ni meristemalar hujayralaridagi *proplastidlardan* hosil bo'ladi. Proplastidlarning ichki membranasi juda kuchsiz rivojlangan bo'ladi. Proplastidlardan xloroplastlarning rivojlanishi bir qator o'zgarishlar, xususan, plastidlar membranalari tizimining differensirovkasi (lamellalar va granlarning hosil bo'lishi) bilan boradi. Shuning bilan bir qatorda pigment laming sintezi va tashkillanishi, yorug'lik yig'uvchi kompleksning, FT–I, FT–II hamda boshqa komponentlarning sintezlanishi jarayonlari ro'y beradi. Xloroplastlar va plastidalar membranalari sistemasining qurilishi va qayta qurilishi doimiy ravishda membranalar tuzilishining yangilanishi, ya`ni oqsillar va lipidlarning yemirilishi va membrana tarkibiga boshqa yangi komponentlarning kirib kelishi bilan boradi.

Xloroplastlarning biogenezi faqatgina yorug'likda ro'y beradi. Buni biz qorong'ulikda o'sgan o'simliklar maysalaridagi etioplastlarning o'zgarishida ham ko'rishimiz mumkin. Etioplastlarning xloroplastlarga aylanishi xloroplastlarning rRNK, mRNK molekulalarining, tuzilma oqsillari sintezining va boshqa komponentlarining sintezlanishi bilan boradi. Bunda yorug'lik ta`sirida, etioplastlarning protoxlorofillidi tezda xlorofill «a» hosil qiladi. Keyingi ikki soat davomida xlorofillning miqdori juda sekin o'zgaradi. So'ngra nisbatan tezlashadi. Bu vaqtga kelib xloroplastning lamelar tuzilishi shakllangan bo'lsada granlari hozircha bo'lmaydi.

Hozirgi ma'lumotlarga asosan FT–II va YoTK xloroplastlarda granlarni tashkillashtiruvchi deb qaraladi. Hujayralarning o'sishi mobaynida xloroplastlar sonining ortishi proplastidlarning bo'linishi yoki xloroplastlarning differentsiatsiyasi tufayli bo'ladi Ayrim hollarda xloroplastlarning kurtaklanishi ham kuzatiladi. Bo'linishdan so'ng hosil bo'lgan xloroplastlarning o'lchamlari ortadi. Xloroplastlarning bo'linishi har 6–20 soatda bo'lishi va har doim ham yadroning bo'linishiga to'g'ri kelmasligi mumkin. Plastidlarning bo'linishini qizil nurlar (660 nm) orqali tez lashtirish va uzun qizil nurlar orqali (730 nm) to'xtatish

mumkin. Shuningdek, xloroplastlarning bo'linishi past harorat tufayli ham to'xtashi mumkin (XI.12-rasm).

XI.12-rasm. Xloroplastlar ontogenezi sxemasi (A.Frey-Vissling, K.Myuletaler, 1968): *1–initsial zarracha, 2–proplastidlar, 3–pufakchalarning hosil bo'lishi, 4-prolamilyar tana, 5-yorug'likda lamellalarning hosil bo'lishi; 6–yog' tomchis,; 7–xloroplast, 8– tilakoidlar, 9–stroma lamellalari, 10–granlar, 11–lamelar tizimning hosil bo'lishi, 12–kraxmal donachalari.*

• **Mitoxondriyalarning biogenezi.** O'z xususiy genetik tizimiga egaligi hamda mitoxondrial DNK molekulasining replikatsiyalanishi tufayli mitoxondriyalar mustaqil ko'payish xususiyatiga ega. Shuning uchun ham hujayrada mitoxondriyalar o'zlaridan oldingi mitoxondriyalardan va ehtimol promitoxondriyalardan ko'payish xususiyatiga ega. Meristema hujayralarida tizimcha ko'rinishda ajralgan mitoxondriyalar kuzatiladi. Meristematik hujayralarning cho'zilish tufayli o'sishida mitoxondriyalarning soni 3–8 marotaba ko'payadi va ularning tuzilishi o'zgaradi. Mitoxondriyalar bo'linganidan so'ng ularning o'sishi qo'shimcha qurilish orqali bo'ladi. Aytish lozimki, mitoxondriyalarning biogenezi hodisasi hozircha to'laligicha o'rganilmagan.

Mitoxondriyalar tarkibiga kiruvchi ko'pchilik oqsillar sitoplazmada sintezlanadi. Mitoxondriyalar tarkibiga kiruvchi jami oqsillarning 5–15% mitoxondrial polisomalarning mahsuloti hisoblanadi va ular faqatgina mitoxondriyalarning ichki membranalari tarkibiga kiradi. Mitoxondriyalarning oqsillar gidrofob polipeptidlardir va ularning fosfolipidlar ishtirokida o'z-o'zini yig'ishi ichki membrananing shakllanishi uchun zaruriy hisoblanadi.

Ma`lumki, sitoplazmatik va mitoxondrial ribosomalarda mitoxondriyalarning biogenezida qatnashuvchi fermentlar kompleksining yig'ilishi ularning sinteziga nisbatan sekin ketadi. Shuning uchun ham hujayrada doimo ularning hosildorlarining zaxirasi mavjud.

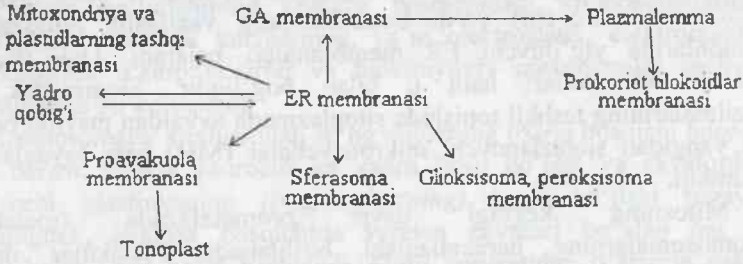
Mitoxondriyalarning hayotiyligi hujayra yadrosi, sitoplazmasi va mitoxondriyalarning o'zining birgalikdagi faoliyati bilan belgilanadi. Mitoxondriyalarning yarim hayotiy davri turli organlar va to'qimalarda har xil, o'rtacha 5–10 kunga teng deb qaraladi. Ammo ichki membranaga nisbatan tashqi membrana tezroq yangilanadi.

O'simlik membranalariga xos poligen yog' kislotalarining (linolat, linolenat, araxidonat) sintezi ham mana shu retikulumda ketadi. Shuningdek, retikulum membranasidan vakuolalar, mikrotellar, sferosomalar ehtimol plastidlar va mitoxondriyalarning tashqi membranalari hosil bo'ladi. Retikulum yadro qobig'i bilan bevosita bog'langandir. Goldji apparatining membranalari tizimi orqali u plazmolemmaning sintezida qatnashadi.

Membranalarning bir-biriga o'tishi ya`ni membrananing bir holatidan boshqacha bir holatiga o'tishi *«membranalar toki»* deb nomlanadi. Hujayra membrana komponentlarining o'zaro munosabatlari *endomembranalar tizimi* kontsepsiyasi sifatida qaralib o'rganilib keladi. Ushbu konsepsiya tufayli va membranalarning differensiyasi va *«membranalar toki»* hisobga olingan holda membranalarning vazifaviy doimiyligi tushuntiriladi.

Membranalar biogenezi. Hujayralardagi membranalar biogenezi donador ER membranasi bilan genetik bog'langan deb qaraladi. Haqiqatdan ham ER hujayra membranasining oqsillari va lipidlari sintezlanuvchi asosiy organoiddir. Endoplazmatik retikulum membranalarida glitserolipidlar, mitoxondriyalar fosfolipidlari (xloroplastlar va mitoxondriyalar membranalarining shakllanishining asosiy omili), sterollar biosintezi, barcha to'yingan yog' kislotalarining

sintezi, to'yingan yog' kislotalarining to'yinmagan yog' kislotalariga aylanishi oxirgi bosqichlari jarayonlari joylashgandir.



XI.3. O'SIMLIK HUJAYRASI ONTOGENEZINING FAZALARI

Yuqorida keltirilgan hujayra tuzilmalarining biogenezining ko'p bosqichli jarayonini quyidagi sxema orqali ifoda qilish mumkin:

DNK RNK oqsillar molekulalardan kattaroq faol oqsil molekulalarining o'z-o'zini yig'ishi funksional faol metabolik sikllar, hujayra organoidlari. Ammo shuni ham inobatga olish kerakki, DNK molekulasining ekspressiyalanuvchi genlari doimo o'zgarib turadi va shuning asosida hujayra o'zining bir qancha rivojlanish bosqichlarini o'tadi. Ona hujayraning bo'linib qiz hujayralari hosil qilish davridan boshlab to qiz hujayralarning bo'linishi yoki o'lishi davrigacha bo'lgan vaqt *hujayraning hayotiy davri* yoki uning *ontogenezi* deyiladi. O'simlik hujayrasining ontogenezi bir qancha bosqichlarni, xususan, bo'linish, cho'zilish tufayli o'sish, differensirovka, qarish va o'lim bosqichlarini o'z ichiga oladi.

Hujayraning bo'linishi. Mitoz. *Mitoz* – bu hujayraning shunday bo'linishiki, bunda xromosomalarning soni ikki baravar ko'payadi va har bir qiz hujayrasida xromosomalarning soni ona hujayra xromosomalaridagiga teng bo'ladi.

Mitozning birinchi fazasi *profaza* deyiladi. Bu bosqichda hujayraning qayta qurilishi ro'y beradi. Bunda bir qancha tuzilmalar yemiriladi va bo'linish fazasi bilan bog'liq bir qancha yangi tuzilmalar vujudga keladi.

Sitoplazmadagi organoidlar yadrodan surilib sitoplazmaning atrofiga to'plana boshlaydi. Yadroning hajmi kattalashadi. Xromatinlar xromosomalarning ma'lum bir qismiga (kinetoxorlarga) aylanadi. Ushbu

tuzilmaning har biri ikkitadan qiz xromatidlarni tutadi. Yadrocha sekin asta dissotsiyalanadi. Yadro qobig'i erib ketadi va duk tuzilishi hosil bo'ladi.

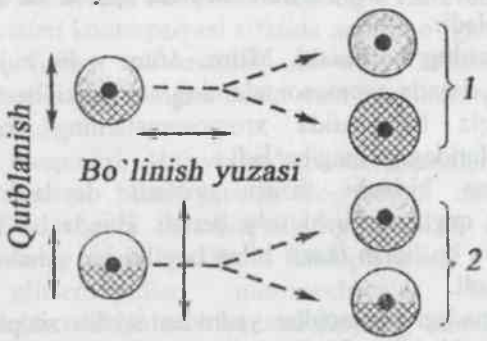
O'simlik hujayrasida hayvon hujayrasidan farqli o'laroq sentriollar (dukni tashkillovchi) yo'q. Sentriollarning vazifasini hujayra turli tomonlarida yig'iluvchi ER membranalari bajaradi. Duk (vereten) tuzilma elementlari ham u bilan bog'liqdir. Shuningdek, duk tuzilmalarining tashkil topishida sitoplazmada avvaldan mavjud bo'lgan va yangidan sintezlanuvchi mikronaychalar (MH) ham foydalanilishi mumkin.

Mitozning keyingi davri prometafazada (metakinez) xromosomalarning harakatlanishi boshlanadi. Metakinez davrida xromosomalar avvalo hujayraning qutblariga qarab harakatlanadi, so'ngra esa veretenning o'rtasiga qarab suriladi. Mana shu harakatlanish davomida xromosomalardagi qiz xromatinlar chigaldan yoziladi, ammo kinetoxor bilan bog'liqligicha qoladi.

Xromosomalar mana shu siljish davri mobaynida vereten yon tomoniga yig'iladi va metafaza plastinkasini *(metafaza)* hosil bo'ladi. Bunda ular vereten yonida siljishni davom ettiradi.

Metafaza davomida kichik tezlikda bo'lsa ham RNK va oqsillarning sintezi ro'y beradi.

Hujayraning anafazaga o'tishi kinetoxorning bo'linishi, ikkita qiz xromatidlarning ajralishi va bo'lingan xromosomalarning kinetoxorlari oldida holatda qutblarga harakatlanishi amalga oshadi. Shuningdek, mikronaychalarning ham qayta bo'linishi ro'y beradi, ya'ni qutblardagi ularning miqdori kamayib vereten ekvatori yonidagi miqdori ortadi. Bu davrda vereten yonida vezikulalarning to'planishi natijasida ajratuvchi plastinka hosil bo'la boshlaydi.



XI.13-rasm. Hujayralarning tengsiz (1) va teng (2) bo'linishi sxemasi.(Polevoy, Salamatova, 1991).

Shuni aytib o'tish joizki, o'simlik hujayralari 2 xil: teng va tengsiz bo'linish xususiyatiga ega. Biz XI.13-rasmda shuni ko'rsatib o'tganmiz.

Hujayra bo'linishining anafaza bosqichidagi xromosomalarning harakatlanishida fizik kuchlarning, ya`ni elektrostatik, elektromagnit, gidrodinamik o'zaro ta`sirlar va biokimyoviy mexanizmlar faoliyati birgalikda ta`sir ko'rsatadi.

Xromosomalar ajralganidan so'ng mitozning oxirgi bosqichi *telofaza* ro'y beradi. Bunda yadrocha va yadro hosil bo'ladi va ekvatordagi bo'luvchi plastinkaning *(fragmoplastning)* hosil bo'lishi tugaydi. Shuningdek, anafaza bosqichida vereten ekvatori bo'ylab har xil pufakchalar hosil bo'la boshlaydi. Golji apparatidan o'zlarida pektin moddasini tutgan kichkina vezikulalar hosil bo'la boshlaydi. Ekvator tekisligida ER membranalari ham uchraydi.

Fragmoplastning hosil bo'lishi uchun kalsiy elementi ham zarurdir. Vezikulalar bir-biri bilan qo'shilib qiz hujayralar plazmalemmasining ikkita membranasini hosil qiladi. Ushbu membranalar tarkibida pektin moddalari bolgan yarim suyuq modda bilan bir-biridan ajralgan holda bo'ladi.

Vezikulalarning bir-biri bilan aloqasi veretenning mikronaychalari orqali bo'ladi.

Fragmoplastning markazdan yon tomonga o'sishi unga yangi-yangi pufakchalarning qo'shilishi tufayli bo'ladi. Ammo qiz hujayralarning sitoplazmasi plazmodesmalar orqali bog'langanicha qoladi. Plazmodesimalar, hujayra plastinkasining ER elementlari bilan vereten iplari bilan mikronaychalar to'plangan joyida hosil bo'ladi. Qiz hujayralar sitoplazmasi tomonidan hujayraning birlamchi devorining shakllanishi boshlanadi va fragmoplast tarkibida kalsiy elementini saqlagan hujayra devorining *o'rta plastinkasiga* aylanadi.

Hujayraning birlamchi tashkil topgan sellulozaning mikrofibrillari g'ovaksimon bo'ladi. Birlamchi hujayra devori tarkibidagi sellulozaning miqdori 2,5% atrofida bo'ladi.

Hujayraning shakllanayotgan birlamchi devoriga uning qurilish materiallari bo'lgan gemitselluloza, pektin moddalar va glikoproteinning tashiluvi GA vezikulalari ishtirokida bo'ladi. Chunki ushbu moddalarning membranali bog'lanishi, konsentrlanishi va polimerlanishi mana shu GA diktiosomalarida ro'y beradi. Donador ER organoidida sintezlangan ekstensin polipeptidi ham GA diktiosomalarida glikollanadi. Sellulozaning sintezi uchun zarur bo'lgan fermentlar komponenti plazmalemmaning tashqi tomonida joylashgan bo'ladi.

Ehtimol, hujayra devori polimerlarining yig'ilishida va ularning modifikatsiyalanishida qatnashuvchi fermentlar ham ER yoki GA vezikulalari yordamida hujayra devoriga yetkazib berilishi mumkin. Ushbu komponentlarning barchasi hujayra devoriga sekretsiya jarayoni tufayli tushadi.

Sellulozaning sintezi uchun zarur bo'lgan UDF va GDF-glukozalar hujayraning eruvchan fazasidan plazmalemma orqali tashiladi. Sintetaza fermenti faoliyati tufayli sintezlanadigan selluloza molekulalarining hujayra devoriga terilib borishi tufayli hujayra devori ichkaridan qalinlashib boradi.

Mitotik sikl. Bo'linishdan so'ng qiz hujayralarining o'sishi sitoplazma komponentlarining sintezlanishi tufayli sodir bo'ladi. Hayvon hujayralari ham xuddi shu taxlitda o'sadi. Odatda qiz hujayralar ona hujayra o'lchamlariga yetadi va yangidan bo'linish boshlanadi.

Bo'linish jarayoni *(mitoz)* sitoplazmatik o'sish davri va bo'linishga tayyorgarlik *(interfaza)* jarayonlari birgalikda ***hujayraning mitotik siklini*** tashkil qiladi. Biokimyoviy jarayonlarning ketishiga qarab mitotik sikl to'rtta qismga bo'lib qaraladi, ya'ni mitoz–M, sintez oldi davri–G_1 (inglizcha gar-interval), sintetik davr–S va sintezdan keyingi davr–G_2.

Mitotik siklning G_1 davri, tashqi muhit omillarining ta'siriga anchagina sezgir bo'ladi. Mana shu vaqt davomida DNK sintezi uchun sharoit yaratiladi, ya'ni DNK molekulasi tarkibiga kiruvchi va sintezlanishi uchun kerakli nukleotidlar, kofaktorlar va zarur fermentlar sintezlanadi. Shuningdek, hujayra oqsillarining bir qismi va qisman RNK sintezlanadi.

Mitotik siklning sintetik davri maxsus yadro oqsillari – gistonlarning biosintezi va DNK sintezi bilan xarakterlanadi. DNK molekulasining sintezi uning miqdorining ikki baravar ortishi bilan to'xtaydi.

Mitotik siklning G_2 davrida esa hujayraning umumiy oqsillari va RNK molekulasining sintezi davom etadi. Oldingi davrlardagiga nisbatan tubulin oqsilining sintezi keskin ortib ketadi. *Mitoz* davri mobaynida va metafazaning oxirigacha RNK va oqsillarning sintezi davom etadi.

O'simliklardagi mitotik siklning bosqichlari gormonlar tomonidan nazorat qilinadi. Masalan, G_1 va G_2-davrlarning o'tishi xususan, RNK va oqsillar sintezini hamda nafas olish jarayonining jadal bo'lishligi uchun auksin gormoni zarur. Sitokinin hujayralarning bo'linishga o'tishi uchun xizmat qiladi.

Shuni ham ta'kidlab o'tish zarurki, bo'linuvchi hujayralarda bir qancha organoidlar, xususan, GA, mitoxondriyalar, plastidalar tizimining tiklanishi kuzatiladi.

Hujayralarning cho'zilishi. Bo'linuvshi hujayralar o'lchamining kattalashishi sitoplazma tarkibining sintezlanishi tufayli ro'y beradi.

Sitoplazma tarkibining sintezlanishi esa azotli birikmalar va boshqa oziq elementlarining hujayraga kirishi tufayli ro'y beradi.

Ko'p hujayrali o'simliklarda hujayralar bo'linishdan to`xtaganidan so'ng o'sishning tezkor tipiga, ya'ni *cho'zilish tufayli o'sishga* tutadi. Ushbu holat faqatgina o'simliklar hujayralarigagina xos bo'lib barg yuzasi maydonining kengayishiga, poya va ildizning o'sishiga xizmat qiladi.

Cho'zilishli–o'sish hujayra markaziy vakuolasi hajmining kengayishi hisobiga bo'ladi. Vakuola tomonidan suvning surilishiga esa undagi osmotik faol moddalar miqdorining yuqoriligi sabab bo'ladi. Vakuol hajmining oshishi bilan bir vaqtda hujayra devorining yumshashi va cho'zilishi kuzatiladi.

Meristematik hujayralarning cho'zilishga o'tishi hodisasi yaxshi o'rganilmagan hisoblanadi. Hujayralarning cho'zilishga o'tish holati tashqi muhitning noqulay omillariga nisbatan chidamliligidadir. Masalan, RNK va oqsil sintezi ingibitorlari, hatto rentgen nurlari ta`siri ham cho'zilishni to'xtata olmaydi.

Bo'linishdan to'xtagan meristema hujayralari vakuollasha boshlaydi. Oqsil sintezlovchi tizim qayta quriladi. Bo'linuvchi hujayralarda asosan sitoplazmada turgan ribosomalar bo'linishi to'xtagan hujayralarda katta miqdorda ER membranalariga birikadi. Shuningdek, RNK sintezi ortadi va bo'linishi to'xtagan hujayralarda RNK/oqsil nisbatining, bo'linuvchi hujayralardagiga nisbatan ortishi kuzatiladi. Amiloplastlarda kraxmalning yig'ilishi va pektin moddalarining sintezlanishi kuchayadi.

Hujayraning bo'linishdan to'xtab cho'zilishga o'tishi jarayoni kam o'rganilgandir. Ammo bu jarayonda fitogormonlar, xususan, auksin va sitokinin gormonlarining o'rni katta deb hisoblanadi.

Hujayralarning cho `zilish tufayli o `sish davri yaxshi o'rganilgandir. Bu vaqtda oldingi davrdagi cho'zilish mexanizmi ishi ushlab turiladi. Yuksak o'simliklar hujayralarining cho'zilishi asosan auksin tufayli faollanadi.

Auksinning ta`siri tufayli hujayra devorlarining plastik cho'ziluvchanligi ortadi. Shuningdek, auksin sitoplazmadan hujayra devorlari tomonga qaratilgan H^+–ionlarining tashiluvi kuchayadi.

Hujayra devori fazasida pH muhit ko'rsatkichining pasayishi, undagi kislotalabil bog'larning uzilishiga olib keladi. Bundan tashqari nordon muhit hujayra komponentlarining yig'ilishida qatnashadigan nordon gidrolazalar va boshqa fermentlarning ishini yaxshilaydi. Bularning barchasi oxir-oqibatda hujayraning cho'ziluvchanligini oshiradi. Hujayra devori turgor bosimning ortishi tufayli cho'zila boshlaydi. Hujayra ichkarisida turgor bosimning ortishiga sitoplazmadagi polimer moddalarning vakuolaning nordan gidrolazalar ta`sirida parchalanishi tufayli o'ziga suv tortuvchi osmotik faol moddalarning hosil bo'lishi hamda sitoplazmadan vakuolaga o'tishi sabab bo'ladi.

Auksinning cho'zilishli – o'sishga ta`siri hujayraning cho'zilishi uchun zarur bo'lgan RNK, oqsillar sintezi va oqsillar hamda polisaxaridlarning ajralishi bilan ifodalanadi. Hujayra devorining faol o'sishi GA faoliyati bilan ta'minlanadi. Chunki GA vezikulalari polisaxarid komponentlar bilan ta'minlash bilan birga sitoplazmatik membrana yuzasining ham kengayishiga xizmat qiladi. Plazmalemmaning tashqi yuzasida sellulozaning sintezlanishi jadallashadi.

Hujayraning uzayishi-yo'nalishining tanlanishi yoki uning izodiametrik o'sishi hujayra devorlaridagi selluloza mikrofibrillarining joylashishiga bog'liq. Shuni alohida takidlash zarurki, auksinning ta`siri novdalar epidermis hujayralariga anchagina katta. Ichki parenxima to'qimalarining o'sishiga muhitning nordon tomonga o'zgarishi, masalan, $CO_2$ ko'payishi ijobiy ta`sir qiladi.

O'sishning kislotalik sharoitda (pH 3–5) kuchayishi *«nordon o'sish samarasi»* nomini olgan. Ammo kislotalik muhit o'sishga faqatgina 1-3 soat davomida ijobiy ta`sir qilishi mumkin. Ehtimol, cho'zilish tufayli o'sish auksining va *«nordon o'sish samarasi»ning* birgalikdagi ta`siri tufayli bo'lishi mumkin.

Cho'zilish tufayli o'sishning oxirgi bosqichida hujayra devorining ligninlanishi ro'y berib fenol tabiatli ingibitorlar va ABK yig'iladi. Shuningdek, auksinning umumiy miqdorini kamaytiruvchi IUK oksidaza va peroksidaza fermentlarining faolligi ortadi. Ikkinchi hujayra devori shakllanishining boshlanishi ham hujayrani cho'zilishini to'xtatishga olib keladi. Bularning barchasi hujayraning cho'zilishini sekinlashishiga va to'xtashiga olib keladi.

Hujayraning cho'zilishi tufayli o'sishining deyarli barcha bosqichlarida o'z-o'zini yig'ish-tiklash jarayonlari boradi. Ushbu jarayonlar esa cho'zilish tufayli o'sish programmasini ta'minlovchi

genetik apparat, auksin va retseptorlarning o'zaro ta`siri, murakkab fermentlar tizimining yig'ilishi, xususan, bir qancha subbirliklardan tashkil topuvchi sellulozaning sintezlanishi, o'suvchi hujayra plazmalemmasi tarkibiga GA pufakchalari membranalarining kirishi, hujayra devorida selluloza, gemitselluloza, pektin va tuzilma oqsillari molekulalarining sintezlanishi, selluloza mikrofibrillarining kristallanishi va boshqa bir qancha omillarning birgalikdagi faoliyati tufayli ro'y beradi.

Hujayralarning differensiallanishi. Hujayralarning differensiallanishi bu ularning orasidagi keskin sifat farqlaridir. Hujayralar orasidagi farqlar ularning bajaradigan vazifasiga bog'liqdir. Bu esa o'z navbatida hujayralarning bajaradigan fiziologik funksiyasi yoki boshqa hayotiy muhim vazifalarni bajarishga qaratilgan biokimyoviy va tuzilma xususiyatlari bilan ifodalanadi. Ularning barchasi o'simlikning u yo bu organining yoki uning o'zining ontogeneziga bog'liqdir. Masalan, meristema hujayralarning ksilema to'qimalariga aylanishi hujayra sitoplazmasining o'lishi va ikkilamchi devorning qalinilashishi va ligninlanishi bilan boradi.

Ayrim hujayralar juda erta differensiallashadi. Masalan, apikal meristemalar epidermis hujayralari. Meristemaning boshqa ko'pchilik hujayralari Masalan, novda va ildiz uchlari hujayralari bo'linadi va tashqi tomondan bir-biridan juda kam farqlanadi. Ammo ularning qaysi to'qimalarga ta'lluqliligi oldindan, hattoki bo'linish zonasidayoq ma'lum bo'ladi. Masalan, antigenlarning immuni kimyoviy uslubida makkajo'xori murtak ildizi meristemalarida yetuk o'simlik markaziy silindri hujayralariga o'xshash hujayralar kuzatilgari:

Binobarin, meristemalardagi to'qimalarga xos maxsuslik floema va ksilema elementlari shakllangunicha paydo bo'ladi. Hujayralarning bir-biridan sifatiy farqlanishida genlar faolligi differensiasiyasi jarayonlari yotadi.

O'simlik organizmining har bir vegetativ hujayrasi o'zida butun bir organizmning rivojlanishi haqidagi informatsiya'ni tutadi va ma'lum bir sharoitda u yoki bu organning, ayrim hollarda esa butun bir o'simlik organizmining shakllanishiga turtki beradi *(totepotentlik* xususiyati). Ammo organizm tarkibida u faqat o'z genetik xossalarining faqatgina bir qismini namoyon qiladi. U yoki bu genetik programmaning ekspressiyasining signali bo'lib fitogormonlarning bir-biriga nisbati, metabolitlar va fizik-kimyoviy omillar xizmat qiladi.

Hujayralarning qarishi va o'limi. *Qarish va o'lim hujayra* differensiyatsiyasi ontogenezining yakunlovchi bosqichidir. Ushbu hol ko'proq qariyotgan barglar va gultojibarglarda o'rganilgandir.

Qariyotgan hujayralar uchun xos holat bu sintetik jarayonlarning sekinlashishi va gidrolitik jarayonlarning tezlashishidir. Bunda hujayralardagi oqsil va RNK miqdori kamayadi, gidrolaza va peroksidazaning faolligi kuchayadi, membrana lipidlarining oksidlanishi tezlashadi va sitoplazma hamda organoidlarda lipid tomchilari miqdori ortadi. Membrananing yarim o'tkazuvchanlik xossasi kamayadi va hujayradan moddalarning chiqishi kuzatiladi.

Hujayra sitoplazmasi va organoidlarida avtofagsimon vakuolalar ko'payadi, ER shishadi va fragmentlarga ajraladi. Eng oxirgi bosqichda esa xlorofill va xloroplastlar yemiriladi, ER va GA dissotsialanadi, mitoxondriyalar shishadi va ulardagi kristlar soni kamayadi, yadro vakuollashadi, yadrocha parchalanadi.

Hujayralarning qarish jarayoni, tonoplast yemirilib uning ichidagi moddalarning shu jumladan, nordon gidrolazalarning sitoplazmaga chiqishi vaqtidan boshlab qaytmas hisoblanadi.

Hujayra va molekular darajalaridagi qarish mexanizmlarining ikkita gipotezasi mavjud:

1.Hujayrada zaharli moddalar miqdorining ortishi va genetik apparat, mitoxondriyalar va boshqa organoidlarning shikastlanishi.

2.Ontogenezning oxirgi bosqichi sifatida qarish programmasining ishga tushishi.

Ikkala gipoteza ham yetarli darajada ishonarli dalillarga ega. Masalan, oqsillar sintezining ingibitori bo'lgan siklogeksimid hujayra ichki tuzilmalari yemirilishini to'xtatadi. Ehtimol bu uning gidrolazalar sintezining to'xtatilishi bilan bog'liq bo'lsa kerak. Boshqa tomondan esa hujayra tuzilmalarining doimiy ravishda o'z-o'zini qurishiga qaramasdan ontogenez davomida hujayralarda shikastlanish ko'paya boradi.

Hujayralar qarishini butun o'simlik miqyosida kuzatilsa bir muncha yaxshiroq tushunish mumkin. Masalan, u yoki bu organ hujayralariga ayrim fitogormonlarning (auksin, sitokinin, gibberellin) va ozuqa moddalarining kirishining to'xtashi qarish jarayonlarini keskin kuchaytirib yuboradi. Ajratilgan barg to'qimalarini auksin, sitokinin va gibberellin bilan ishlash xloroplastlar tuzilishini tiklaydi. Bunday sharoitda hatto sarg'ayayotgan barglar ham yashil tusga kirib jadal fotosintez qilishi mumkin bo'la boshlaydi.

Fitogormon-faollantiruvchilar hujayraning funksional faolligi uchun zarur bo'lgan RNK va oqsillar sintezini indutsirlaydi (tezlashtiradi). Ingibitor gormonlar ABK va etilen qarish jarayonlarini tezlashtiradi. Qariyotgan barglarda ABK va etilen gormonlarining miqdori ortadi.

Hujayralar qarishining yana bir asosiy belgisi bu sitoplazma pH ko'rsatkichining nordon tomonga surilishidir. Bu o'z navbatida oqsillarning fizik-kimyoviy xossalariga salbiy ta`sir qilib nordon gidrolazalarni faollashtiradi. Sitoplazma tarkibidagi H^+–ionlarining vakuolaga yoki atrof muhitga chiqarish hujayra ichki kompartmentlarining degradatsiyadan (emirilishdan) himoya qiladi. H^+–pompasini faollashtiruvchi auksin gormonining ta'siri xuddi yuqoridagiga o'xshash.

H+–pompasi ishining sekinlashishi yoki to'xtashi, membranalarning yarim o'tkazuvchanlik xususiyatining yo'qolishi hujayraning tengsizlik holatiga (membrana potensiallarining) hamda moddalarni yutish va ushlab turish xossasining yo'qolishiga olib keladi. Mana shu paytdan boshlab hujayra o'z tirikligini yo'qotadi va yemirilib oqa boshlaydi.

Hujayralarning qarishi va o'limi xususida shuni aytib o'tish lozimki, keyingi paydo bo'lgan ma'lumotlarga asosan har bir hujayra o'zining rivojlanishi va o'limi programmasiga ega, ya`ni boshqasha qilib aytganda hujayralarning rejalashtirilgan o'limi programmasi mavjud (Skulashev, 2003).

Binobarin, hujayra organoidlarining tiklanishi va yangilanishi uchun sharoit qanchalik yaxshi bo'lmasin, u hujayradagi genlarda rejalashtirilgan vaqtda halok bo'ladi. Bunga biz g'o'za chigitidagi aleyron hujayralarni misol qilib keltirishimiz mumkin.

NAZORAT SAVOLLARI

1.Nima uchun DNK sintezi replikatsiya deyiladi?

2. Nima uchun replikatsiyadan oldin DNK molekulasining qo'sh zanjiri yeshilishi zarur?

3.DNK helikazalar qaysi jarayonda ishtirok etadi?

4.Topoizomerazalarning vazifasi nima?

5.Fragment okazaki nima?

6.Ligazalarning vazifasi.

7.Hujayrada RNK molekulasining qanday turlari bor?

8.RNK qayerda sintezlanadi?

9.mRNK qanday vazifalarni bajaradi?

10.tRNK molekulasining tuzilishi va vazifalari.
11.Kodon nima?
12.Antikodon nima?
13.tRNK o'zining mRNK molekulasidagi o'rnini qanday biladi?
14.rRNK nimaga kerak?
15.Transkripsiyada qaysi fermentlar bosh vazifani o'taydi?
16.Promotor nima?
17.RNK sintezi uchun matritsa bo'lib nima xizmat qiladi?
18.Asoslarning bir-biriga yopishishi qanday ro'y beradi?
19.Ekzon hamda intron nima?
20.Transkripton nima?
21.Prosessing jarayoni nima?
22.Splayseng nima?
23.Operon nima?
24.Samosplaysing nima?
25.Qaytar transkriptazaning vazifalari.
26.Translyasiya nima?
27.Oqsil sintezi uchun matritsa bo'lib nima hizmat qiladi?
28.Aminoatsil tRNK qanday hosil bo'ladi?
29.Polipeptid zanjiri elongatsiyasi uchun qaysi reaksiya asosiy hisoblanadi?
30.Translokatsiya nima?
31.Polipeptid zanjiri sintezining terminatsiyasi qanday ro'y beradi?
32.Genlar regulatsiyasining ekspressiyasi qaysi bosqichlarda ro'y berishi mumkin?
33.Operator nima va u qayerda joylashgan?
34.Regulator oqsillarni ko'rsating.
35.Effektor nima?
36.Induktor, repressor, korepressor nima?
37.Enxanserlar va saylensorlar nima?
38.Transfaktorlar nima va ularning vazifalari?
39.Genlar ekspressiyasi regulatsiyasida proteinkinazalarning o'rni.

XII. O'SIMLIKLARNING O'SISHI VA RIVOJLANISHI

O'sish va rivojlanish o'simlikning butun ontogenez davrini o'z ichiga oladi va ular bir-biri bilan uzviy bog'langan bo'lib, o'sish asosida rivojlanishni, rivojlanish asosida esa o'sishni ko'rish mumkin.

O'sish deganda ko'pincha miqdoriy o'zgarishlar namoyon bo'ladi, bunda o'simlikni bo'yi, yo'g'onligi va massasini ortishini ko'z oldimizga keltirishimiz mumkin. Tez o'suvchi o'simliklarning tanasi yo'g'on va yirik bo'ladi. O'sishi sekin, lekin rivojlanishi tez bo'lgan o'simliklarning tanasi ingichka o'zlari esa kichik bo'ladi. O'sish va rivojlanish hujayra va to'qimalardagi moddalar almashinuvining jadalligiga bevosita bog'liqdir.

O'sish–o'simlik ontogenezining eng faol jarayonidir. Bu davrda sodir bo'luvchi barcha fiziologik-biokimyoviy jarayonlar yangi hujayralar va to'qimalarning massasini ortib borishini ta'minlaydi. O'simliklarning o'sishi uning ontogenezi davomida doimiy ravishda kuzatiladi. O'sishni faqat o'simlikning nobud bo'lishi to'xtatishi mumkin.

XII.1.YUKSAK O'SIMLIKLAR ONTOGENEZI BOSQICHLARI

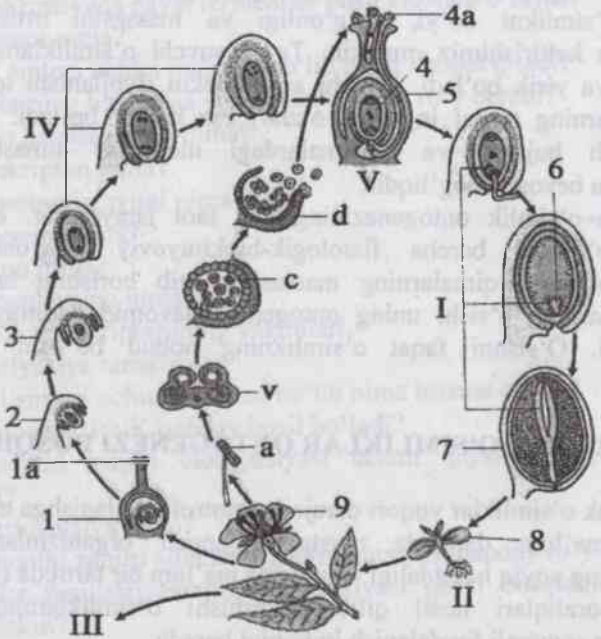
Yuksak o'simliklar yuqori darajada fototrof oziqlanishga moslashgan bo'lib, ma'lum darajada mustahkamlangan organizmlardir. Ular barglarining yoyiq holatdaligi va poyada ma'lum bir tartibda (fillotaksis) bo'g'in oraliqlari hosil qilib joylashishi o'simliklarning quyosh nurlaridan samarali foydalanish imkonini beradi.

Yuksak o'simliklar ikki tomonloma oziqlanadi, ya'ni havodan barglari va tuproqdan ildizlari orqali. Mana shu holat ular novdalarining va ildizlarining muttasil uzayib turishiga olib keladi. Mana shu muttasil o'sish tufayli yuksak o'simliklar, faqatgina embriogenez va yoshlik davrida o'suvchi hayvon organizmlaridan farq qiladi. Novda uchi va ildiz uchlarining o'sishi murtakning rivojlanishi davrida shakllangan apikal meristemalar hisobiga bo'lib turadi.

Meristema to'qimalarida doimiy ravishda yangi hujayralar hosil bo'lib turadi va bu hujayralar o'simlikka xos xususiyat cho'zilish tufayli o'sadi. Hujayraning o'sishi yetuk hujayraning 85–95% hajmini tashkil qiluvchi markaziy vakuolaning hosil bo'lishi va polisaxarid hujayra devorining yumshashi va cho'zilishi hisobiga bo'ladi. Bunda harakatlantiruvchi kuch bo'lib turgor bosimi xizmat qiladi.

Cho'ziluvchi hujayra devori, sitoplazmadan doimo kelib turuvchi polisaxaridlar hisobiga doimo yangidan qurilib turadi. Novda uchlari va ildiz uchlari birinchi bo'lib yangi muhit bilan uchrashganligi tufayli bu joyda birqancha retseptor tizimlari joylashgandir.

Quyidagi XII.1-rasmda yopiq urug'li o'simliklarning rivojlanish fazalari va ontogenezi bosqichlari keltirilgan.



XII.1-rasm. Yopiq urug'li o'simliklarning rivojlanish fazalari va ontogenezi bosqichlari (V.V. Polevoy, 1989): *1–yosh tuguncha, 1a–meyoz, 2–to'rtta megasporali urug'murtak, 3–faqat bitta megaspora saqlanadi, 4–murtak xalta, 4a–changlanish, 5–qo'sh urug'lanish, 6–yosh murtak, 1–urug'li murtak, 8–maysa, 9–gul, a–tumshuqcha, v-mikrospora hujayralari bilan birga ona changshisi, s–mikrosporalar tetradasi, d–shang donchalari.*

I–embrional bosqich, II–yuvenil bosqich, III–etuklik bosqichi, IV–murtak xaltasining rivojlanishi-bunda megasporaning yadrosi meyozning uchta siklini o'tadi, V–etuk urug'chi.

Ushbu retseptorlar o'simliklarga bo'lgan tashqi muhit o'zgarishlarini qabul qilib ularga adekvat, ya'ni muqobil moslanishlar vujudga

kelishiga yordam beradi. Umuman olganda o'simliklarda ikkita markaziy boshqarish bo'lib, ular o'z navbatida novda va ildizni yangi muhitga moslanuvchanlikka olib keladi. Bu markazlarda maxsus fitogormonlar ishlab chiqiladi.

Biz bilamizki, o'simliklarda jinsiy ko'payishdan tashqari vegetativ ko'payish ham mavjud. Evolotsiya jarayonida hayvonot olami organizmlarida vegetativ ko'payish xususiyatlari yo'qola borgan bo'lsa, o'simliklarda esa bu xususiyat mustahkamlanib rivojlana borgan. Bu esa o'z navbatida o'simliklarning bir joyda muqim o'sishi va rivojlanishi bilan bog'liqdir.

Yuksak o'simliklar ontogenezi asosan to'rtta, ya'ni embrional, yuvenil yetuklik va qarish bosqichlaridan iborat.

1.Embrional bosqich – bu zigota hosil bo'lishidan urug' pishgungacha bo'lgan davrni o'z ishiga oladi.

2.Yuvenil bosqich o'z ichiga urug'ning unishi yoki vegetativ ko'payishini olib, vegetativ massaning ko'payishi bilan xarakterlanadi. Bu vaqtda o'simlik jinsiy ko'payish qobiliyatiga ega bo'lmaydi.

3.Etuklik va ko'payish bosqichi gullashga tayyorgarlik, hosil organlarning paydo bo'lishi, ularning o'sishi, rivojlanishi, urug' va mevalarning hosil bo'lishini o'z ichiga oladi.

4.Qarilik va halokat bosqichi bu meva hosil qilish to'la tugaganidan so'ng organizmning tabiiy o'limi davrigacha bo'lgan bosqichdir.

Agar biz «O'simliklarning rivojlanishi» terminini ontogenez tushunchasi bilan bir xilligini etiborga olsak, ushbu ikkala tushunchani quyidagicha ko'rsatish mumkin.

ONTOGENEZ
(o'simliklar rivojlanishi)

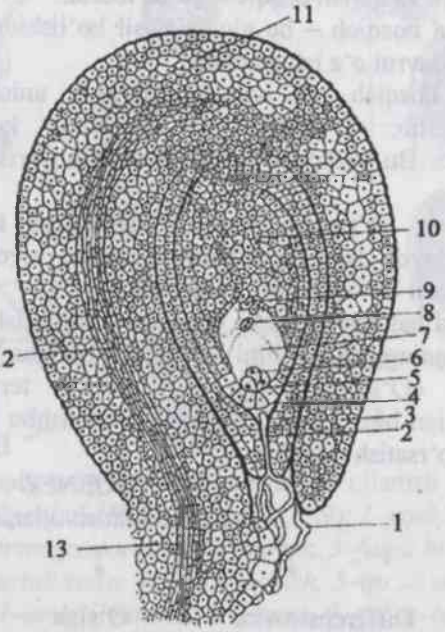
Differensirovka o'zgarishlari — O'sish — Yosh

Embriogenez. Urug'langan hujayra-zigota, hosil bo'lganidan so'ng, urug'murtakdan urug', tugunchadan esa meva hosil bo'ladi.

Zigota. Yuksak o'simliklarda zigota changchi spermiylarining (erkak gametofitlari), murtak xaltachasining tuxum hujayrasi (qiz gametofitlari) bilan qo'shilishi natijasida hosil bo'ladi. Tuxum hujayraning o'ziga xos xossalaridan biri bu uning hujayra devoriga ega

emasligi hamda boshqa hujayralar biron plazmodesmolar orqali bog'lanmaganligidir.

Tuxum hujayra ikkita sinergidlar bilan o'ralgandir. Sinergidlar xemotrop-moddalarni ajratadi. Bu esa o'z navbatida chang naychasining o'sishini boshqaradi. Uning pastki tomoni yemirilgan bo'lib, sinergid va chang naychasi ichidagi moddallar tuxum hujayrasi va markaziy hujayra oralig'iga tushadi. Markaziy hujayraning ham shu joyida hujayra qobig'i bo'lmaydi. Murtak o'z rivojlanishi davomida bir nechta ketma ket keluvchi rivojlanish bosqichlarda o'tadi. Ko'pchilik ikki pallali o'simliklar uchun bular *proembro, globular, o'zaksimon, torpedosimon va yetilish* bosqichlaridan iborat.



XII.2-rasm. Iris urug'kurtagining tuzilishi (Dodel-Port., S.S.Medvedev bo'yicha, 2004): 1–shang naychasi, 2–mikropila, 3–tashqi integument, 4–ichki integument, 5–sinergidlar, 6–tuxum hujayra, 7–murtak xaltasi, 8-murtak xaltasining markaziy hujayrasi 2–yadrosi, 9–antipodlar, 10–nutsellus, 11–xalaza, 12–o'tkazuvchi qism, 13–funikulus.

Qo'sh urug'lanish sodir bo'lgandan so'ng urug'langan tuxum hujayrasi (zigota) bir muncha vaqt bo'linmasdan tinchlik holatida

bo'ladi. Bu vaqt davomida RNK sintezi ko'payadi, markaziy vakuolaning hajmi oshadi. Keyinchalik bu vakuola mayda vakuolachalari bo'linib ketadi. Shuning uchun ham bu davrni tinim vaqti deb emas, balki urug'lanish tufayli bo'ladigan tuxum hujayraning boshlang'ish faollanish bosqichi deb qarash mumkin. So'ngra murtak xaltasining markaziy hujayrasi triploid yadrosi birinchi bo'lib bo'lina boshlab va endosperm shakllana boshlaydi.

Endospermning rivojlanib shakllanishi uchun 1SK va sitokinin zarurdir. Ushbu gormonlar nutsellusdan va platsentdan (urug'kurtakning urug'murtak devoriga birikkan joyi) keladi.

Zigotaning bir necha marotaba bo'linishidan keyin hujayralar bir qator ko'rinishdagi ipsimon shaklga ega bo'ladi va ular **suspenzor** deb ataladi.

Suspenzorning vazifalari quyidagicha deb qaraladi:

1) uzayish mobaynida rivojlanuvchi murtakni endosperm to'qimalariga qarab surish;

2) nutsellus va intugumentdan chiqayotgan moddalarni yutuvchi va ularni murtakka o'tkazuvchi gaustoriyalar vazifasini o'tash;

3) fitogormonlarni sintezlash. Ayrim o'simlik turlarida suspenzorning murtakka tegib turuvchi bo'lagining bir qism hujayralari murtak tarkibiga apikal meristemalar va murtak ildizining ildiz qinchalari sifatida kirishi mumkin.

Ikki hujayrali murtakning ikkinchi hujayrasining ikki marotaba ketma-ket uzunasiga bo'linishi natijasida *kvadrant* deb ataluvchi hosila yuzaga keladi. So'ngra ushbu to'rt hujayraning har biri ko'ndalangiga bo'linadi va *oktantni* hosil qiladi. Oktantning atrofidagi to'rtta hujayrasining bo'linishi natijasida novdaning urug'pallasi va apeksi shakllanadi. Qolgan to'rttasidan esa gipokotil va ildizning bazal qismi shakllanadi. Ammo murtakning ushbu bo'linishi va shakllanishi bosqichida aniq ajralgan (differentsiallashgan) hujayralar va ularning hosilalari ko'rinmaydi. Shuning uchun ketma-ket ikki, to'rt va sakkizta hujayralardan tashkil topgan ushbu tuzilmani *proembrio* (embrionsimon) deb ataladi.

Murtakning rivojlanishi mobaynida unga keluvchi auksin va sitokinin gormonlarining miqdori orta boradi. Suspenzorning oktantga birikkan oxirgi hujayrasi morfologik jihatdan ajraladi va ildiz qismining shakllanishi uchun xizmat qiladigan initsial *hujayra-gipofizaga* aylanadi.

Proembrioning barcha sakkizta hujayrasi pereklinal, ya'ni oktant yuzasiga nisbatan parallel bo'linadi. Murtak hujayralarining ushbu bo'linish bosqichi *globular* faza deb ataladi.

Proembrioning tashqi hujayralaridan protoderma. ichkisidan esa birlamchi qobiq va markaziy o'zak shakllanadi. Bo'linishning bu bosqichida fitogormonlar ayniqsa sitokininga ehtiyoj katta bo'ladi. Sitokinin murtakning rivojlanishida asosiy o'rinni tutuvchi endospermdan keladi. Biz bu yerda endospermning shakllanishiga ham qisqasha to'xtalib o'tishimiz lozim.

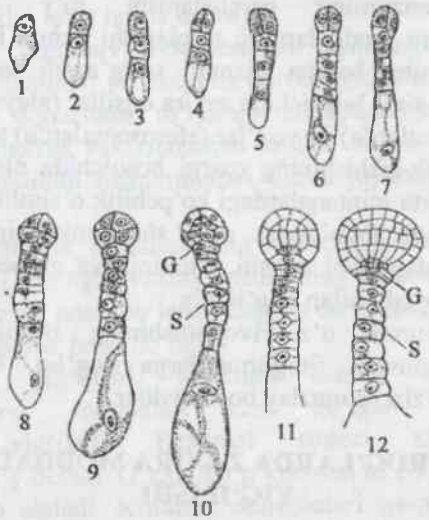
Endospermning shakllanishi. Urug'langandan so'ng triploid holatiga o'tgan markaziy hujayra zigotadan avval mitoz faolligiga o'tadi. Bu o'z navbatida murtak hujayraga sitokinin va auksin gormonlarining kelishi bilan bog'liqdir. Auksin urug'murtak va meva barglari tufayli sodir bo'ladi. Sitokinin esa ona organizmidan sinergidlar orqali kiradi. Keyinchalik endospermning o'zi auksin va sitokinin (zeatin) sintez qila boshlaydi.

Markaziy hujayra yadrosi bo'lina boshlaydi va ketma-ket bo'linishda hosil bo'lgan ayrim qiz hujayralarda hujayra yadrosi bo'lmaydi. Bu endospermning *nuklear* fazasi deyiladi. So'ngra zigotaning bo'linishi kuchayadi. Shuning bilan bir vaqtda hujayra devorlari hosil bo'la boshlaydi. Bu endospermning *sellyular* fazasi deyiladi. Hujayralar, bo'linish tufayli endospermaning hamma joyini to'lg'azadi.

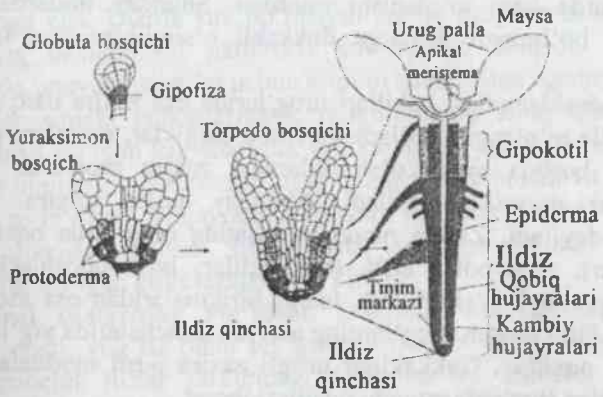
Murtakning keyingi rivojlanish bosqichi *yuraksimon faza* deyiladi (XII-3-rasm). Bunda globulyar murtakning yuqorigi morfologik qismida hujayralarning jadal bo'linishi ro'y beradi va urug'murtakning bir-biriga qarama-qarshi tomonlarida simmetrik ravishda primordiylar shakllana boshlaydi. Ularning orasidagi qismda esa (bo'lajak novdaning apeksida) hujayralarning bo'linishi keskin susayib ketadi. Murtak rivojlanishining yuraksimon bosqichida hujayralarning bo'linishi uchun ko'p miqdorda ISK, sitokinin va adenin zarurdir.

Murtak rivojlanishining yakunlovshi bosqichi *torpedosimon* faza deyiladi. Ushbu bosqichning o'ziga xos tomonlaridan biri bu urug'palla va gipokotil qismlaridagi hujayralarning bo'linishning uzunasi o'qiga nisbatan ko'ndalang bo'linishidir. Shuningdek, bu bosqichda gipokotildagi prokambiy aniq ko'rinib, ildizning meristemasi ham shakllanadi. Murtakning torpedosimon shakllanishi bosqichida ISK va sitokining gormonlaridan tashqari gipokotilning o'sishi uchun gibberellin ham zarurdir. XII.4-rasmda o'simlik embriogenezida

murtakning turli zonalaridan shakllanadigan to'qima va a'zolar keltirilgan.



XII.3-rasm. Sapsella bursa-pastoris o'simligi murtagi rivojlanishining boshlang'ish davri (Soueges, 1914, S.S. Medvedev bo'yicha, 2004): *1–10–proembrio bosqichlari, 11,12–globula bosqichlari, S–suspenzor, G–gipofiza.*



XII.4-rasm. Arabidopsis o'simligi emrbriogenezi jarayonida murtakning turli zonalaridan to'qima va a'zolarni shakllanishi (Ssheres va b., 1994; Van Den Berg va b., 1995).

Ko'pchilik ikki urug'pallali o'simliklarda uzayuvchi urug'palla va gipokotil qayrilib ikkiga bukiladi. Urug'pallalar o'rtasida poya apeksi shakllanib suspenzorning parchalanishi ro'y beradi. Agarda urug'pallalar zaxira moddalarning to'planishi uchun ham xizmat qilsa unda ular urug'ning barcha qismini to'lg'azadi va ularda murtak shakllanishining oxirgi bosqichida zaxira oqsillar (aleyron donchalarda), kraxmal (amiloplastlarda) va yog'lar (sferosomalarda) to'planadi.

Urug'lar yetilib-pishishining oxirgi bosqichida ular anchagina suv yo'qotadilar va o'rta mintaqalardagi ko'pchilik o'simliklarning urug'lari tinim holatiga o'tadi. Shuningdek, urug' shakllanishining ushbu bosqichi uning to'qimalaridagi faol auksin, sitokinin va gibberellin gormonlari miqdorining kamayishi bilan bog'liqdir.

Binobarin, murtak o'z rivojlanishining boshlang'ish davrida endospermdan keluvchi fitogormonlarga bog'liq. Keyinchalik ular fitogormonlarni o'zlari sintezlay boshlaydilar.

XII.2. URUG'LARDA ZAXIRA MODDALARINING YIG'ILISHI

Urug'larda zaxira moddalarining yig'ilishi yuksak o'simliklarning eng muhim afzalliklaridan biridir. Chunki murtak va o'simta o'zining boshlang'ich rivojlanishida plastik moddalar va energiya bilan to'la ta'minlanish imkoniga ega bo'ladi. Ayrim hollarda zaxira moddalar urug'pallalarda ham to'planishi mumkin. Shunday hollarda urug'da endosperm bo'lmaydi. Bularga dukkakli o'simliklar urug'lari misol bo'la oladi.

Boshoqdoshlar oilasi vakillari urug'larida esa zaxira oziq moddalar endospermda to'plangan bo'ladi. Ayrim o'simliklar, masalan, garmdori, lavlagi va boshqa ayrim o'simliklardagi zaxira moddalar yig'ilgan to'qimalarni *nutsellus* deyiladi. Shunday holda zaxira moddalar *perisperm* deyiladi. Zaxira moddalar sifatida urug'larda oqsillar 55% (dukkaklilar), uglevodlar 80% (dukkaklilar, boshoqdoshlar), yog'lar 60% (ayrim moyli o'simliklar), fosfor birikmalaridan esa asosan **fitin** to'planadi. Fitin asosan urug'larning aleyron donchalarida yig'iladi.

Zahira oqsillar. Dukkaklilar urug'i zaxira oqsil moddalari asosan globulinlardan (tuzlarda eruvchi oqsillar) iborat.

Boshoqdoshlar endospermning atrofida aleyron qavat bo'lib, ular oqsillarga boydir. Bu hujayralarda 0,2–20 mkm o'lchamli dumaloq aleyron donchalar bo'lib, ular bir qavatli membrana bilan o'ralgandir.

Aleyron donachada kristallloidsimon oqsil bo'lib, donachaning katta qismini egallaydi. Shunindek donachada amorf oqsillar va fitin globulasi mavjud. Fitin globulasi va kristall oqsil tutgan aleyron donachalar ko'pchilik o'simliklar urug'larida uchraydi.

Boshoqdoshlar urug'lari endospermida oqsilning asosiy qismini spirtda eruvchi prolaminlar va ishqorda eruvchi glutelinlar tashkil qiladi. Umuman aleyron donachalar to'rsimon endoplazmatik retikulumdan kelib chiquvchi maxsus vakuolalardan tashkil topadi. Oqsillar sintezi endoplazmatik retikulum membranalari ustida joylashgan ribosomalar tufayli ro'y beradi.

Oqsil endoplazmatik retikulumning ribosomalardan bo'sh bo'lgan qismida to'planadi. So'ngra vakuol ipchasining uzilishi ro'y beradi va undan aleyron doncha hosil bo'ladi. Aleyron donchasidan suv yo'qolish natijasida kristallloidlar hosil bo'ladi.

Kraxmalning yig'ilishi. Kraxmal asosan urug'lari zaxira to'qimalarida yog' moddalari kam bo'lgan endosperm va urug'pallalarda yig'iladi. Kraxmal sintezi xloroplastlar va leykoplastlarda ro'y beradi. O'zida ko'p kraxmal to'plagan leykoplastlar *amiloplastlar* deb ataladi. Kraxmal donachalari qavatliligi bilan farq qiladi. Bu o'z navbatida ikkita uglevod-amiloza va amilopektning navbatlanishidan hosil bo'ladi. Kraxmal donachalarining qavatlanishi uning sintezining sutkalik holatiga ham bog'liqdir.

Yog'larning yig'ilishi. Ma'lumki, yog'lar parchalanganda oqsillar va uglevodlarga nisbatan ikki barobar ko'p energiya ajratish xususiyatiga ega. Ularda suv bo'lmaydi ammo urug'lar unishi vaqtida yog'larning oksidlanishi natijasida suv ajralib chiqadi. Bu quruq tuproqlarda unuvchi urug'lar uchun muhim ahamiyatga egadir.

Yog'lar sintezi endoplazmatik retikulumning silliq qismida ro'y beradi. Hosil bo'lgan trigletsiridlar vezikulalarda yig'ila boradi. Buning natijasida ularning membranalarining qalinligi orta boradi va vezikulani butunlay to'lg'azadi. Hujayraning bunday hosilalarini yog' tomchilari yoki *sferosomalar* deyiladi. Sferasomalar tarkibiga yog'larni parchalash uchun zarur bo'lgan gidrolazalar ham kiradi.

Mineral tuzlarning yig'ilishi. O'simlik urug'lari hujayralarida kraxmal, oqsil, yog'lar bilan bir qatorda mineral tuzlar ham yig'iladi. Ushbu mineral tuzlar tarkibidagi kationlar va anionlar bir qator fermentlarning katalizatorlari hisoblanib urug'larning tinchlik holatida va undan chiqishida faol o'rin tutadi.

Urug'larning tinim holati-Urug'larning suvsizlanishi ularning tinchlik ya'ni anabioz holatiga o'tishiga olib keladi. Bunda hayotiy jarayonlar shunchalik sekinlashgan bo'ladiki, hatto xayotning ko'rinarli holatini sezib ham bo'lmaydi. Urug'larning tinchlik holati o'simliklarning evolutsiya jarayonida bir qancha noqulay muhitlarga moslanishidan kelib chiqqan.

Tinchlik holatiga o'tgan o'simlik urug'lari juda past hattoki –230°C haroratga ham chidashi mumkin. Urug'larning tinchlik holati har xil, ya'ni bir necha haftadan bir qancha yillargacha bo'lishi mumkin. Ammo pishgandan so'ng birdan ko'karish qobiliyatiga ega o'simliklar urug'lari ham bor.

Fiziologik mexanizmi jihatidan urug'larning tinchlik xolati ikki xil ya'ni majburiy va fiziologik tinchlik holatlariga bo'linadi.

Urug'larning majburiy tinimi. Urug'larning majburiy tinchligi ularga havo (kislorod) va namlikning yetishmasligi hamda past harorat tufayli bo'lishi mumkin. Masalan, dukkaklilar urug'lari suvni o'tkazmaydi, shuning uchun ular uzoq vaqt suvda bo'kmasdan turadi. Qovoq urug'i qobig'i O_2 o'tkazmaydi. Shuning uchun uning qobig'ini ozgina tirnalsa urug'ga suv va kislorod kirishi yengilashadi va urug' tez nish uradi. Bu usul ***skarifikatsiya*** deyiladi. Tuproqda esa fizik omillar va mikroorganizmlarning faoliyati tufayli urug' qobig'ning yorilishi ro'y beradi va bu urug'ning unishiga olib keladi.

Urug'larning majburiy tinchligi unchalik xavfli emas. Unishga qarshilik qilayotgan fizik omillar yo'qotilsa urug' una boshlaydi.

Urug'larning fiziologik tinchligi. Urug'ning unishi uchun barcha qulay muhit sharoitlari bo'lsada uning tinchlik holatida bo'lishi *chuqur fiziologik tinimi* deyiladi. Bunga suli, bug'doy va boshqa boshoqdoshlar donlarining daladan yig'ib olinganidan so'ngi pishib yetilishishini misol qilib ko'rsatish mumkin. Buning asosiy sababi esa urug'larda o'sishga qarshi bo'lgan **fenol** tabiatli birikmalar miqdorining nisbatan yuqori bo'lishligidir. Masalan, urug' qobig'i va murtakda ABK gormonining miqdori ko'p bo'ladi. Agarda bug'doy o'rilganidan so'ng uzoq vaqt yog'ingarchilik bo'lishi va uning natijasida urug' qobig'idagi *fenol* birikmalari yuvilib ketsa urug'lar una boshlashi mumkin.

Ayrim o'simliklar urug'lari, masalan, tamaki faqat yorug'da o'sishi mumkin. Shunday urug'lar yorug'likka sezgir o'simliklardir. Ushbu o'simliklar urug'larini unuvchanligini tezlashtirish uchun 1–2 daqiqa davomida qisqa to'lqinli qizil nurlar ta'sir ettiriladi. Bunda urug' bo'kkan holda bo'lishi va harorat urug'ning unishi uchun qulay bo'lish

kerak. Qizil nurlar murtakdagi fitoxrom tomonidan qabul qilinadi. Buning natijasida fitoxrom faolligi oshadi va murtak to'qimalarida urug' unishini tezlashtiruvchi fitogormonlarning sintezi sezilarli darajada ortadi.

Shuningdek, qizil nurlar ta'sirida pomidor urug'larining unuvchanligi xam oshadi. Bunda urug' tarkibida endogen zeatin gormonining miqdori ko'payadi. Mo'tadil iqlim va shimoliy kenglik o'simliklarining, daraxtlarining urug'larini fiziologik tinchlik holatidan chiqishi uchun uzoq vaqt past harorat zarur. Shunday urug'larni tinchlik holatidan chiqarish usuli ***stratifikatsiya*** deyiladi

Yuqorida ko'rsatilgan o'simliklar urug'larini stratifikatsiyalash uchun urug' bo'kkan holatda bir necha oy 0–5°S haroratida ushlab turiladi. Stratifikatsiya jarayonida ayrim o'simliklar turlar urug'lari murtagida gibberillinning miqdori ortib boradi.

Urug'larni chuqur fiziologik tinchlik holatidan yorug'lik, harorat yoki boshqa bir ta'sirlar tufayli chiqarish, fitogormonlarning, xususan, o'sish ingibitorlari-ABK va etilen hamda o'sishni tezlashtiruvchi-sitokinin, gibberilin, auksinlar nisbatining buzilishiga olib keladi. Ammo barcha hollarda ham o'sish ingibitorlari gormonlari miqdorining pasayishi yoki o'sishini tezlashtiruvshi fitogormonlar miqdorining oshishi ro'y beradi.

Ko'pchilik hollarda fiziologik tinchlik davri bilan urug'larning uzoq yillar unuvchanligini saqlab qolish xususiyati bir-biriga mos keladi. Urug'larning uzoq yillar unuvchanligini saqlab qolish har-xil o'simlik turlarida har xil bo'ladi. Masalan,: tol urug'larida bir necha kun bo'lsa, ayrim yovvoyi o'tlarniki 50 yilgacha va undan ko'p bo'lishi mumkin. Masalan, **lotos** urug'i esa mongoliya ko'llari tagida 200 yil yotganda ham o'z unuvchanligini yo'qotmaganligi ma'lum.

Urug'larning unishi. O'simliklarning o'sishi dastlab urug'larning unib chiqishidan boshlanadi. Urug'da uch qism bor: *qobiq,, boshlang'ish murtak* (barg, ildizcha, boshlang'ich poya) va *endosperm.* Urug'ning endosperm qismi zaxira moddalar to'planadigan joy. Urug'larning unishi 4 bosqichdan, ya'ni bo'kish, nish urish tuproqda geterotrof o'sish, o'sib chiqish va geterotrof oziqlanishga o'tish.

Bo'kish. Urug' nam sharoitga masalan, tuproqqa tushganda suvni shima boshlaydi va buning natijasida bo'rtadi. Urug'ga suvning kirishi birinchi navbatda biokalloidlarning gidratlanishiga sabab bo'ladi. Buning natijasida urug'dagi *onkotik* bosim ortadi. Bo'rtish jarayoni to urug' qobig'i yorilgunicha davom etadi. Suvning urug'larga yutilishi

haroratga, kislorodga va yorug'likga deyarli bog'liq emas. Bo'kish bosimi shunchalik katta bo'ladiki, ayrim hollarda (no'xot) shisha idishni ham sindirishi mumkin. Bo'kish qaytar jarayon bo'lib urug'ni yana ko'karuvchanligini yo'qotmasdan turib suvsizlantirish mumkin.

Bo'kish jarayonida gidrolitik jarayonlar faollashadi, oqsil sintezi boshlanadi va nafas olish jadalligi ortadi. Quruq urug'lar tomonidan kislorodning yutilishi katta emas 10–11% atrofida. Urug' namligi 14–15% bo'lganda nafas olish jadalligi 4–5 marotaba oshsa, namlikning 40–50% bo'lishi nafas olish jadalligini nazoratga nisbatan 1000 marotaba ortishiga olib keladi. Ammo barcha hollarda ham nafas olish jadalligi haroratga bog'liqdir.

Nish urish. Urug'ning suvlilik darajasi 40–60 bo'lganda qobiq, yoriladi. Qobiq yorilganidan so'ng murtak ildizchasi va uchlari paydo bo'ladi. Ildizning paydo bo'lishi hujayralarning bo'linish faolligiga bog'liq emas. Ildizning keyingi qismi murtak o'qi (gipokotil va ildiz) hujayralarning cho'zilishi hisobiga bo'ladi. Hujayra devorining cho'zilishi esa nafas olish jarayonida ajralib chiqqan CO_2 ta'sirida kislotalikning oshishi hisobiga va auksinning bog'langan formadan erkin holatga o'tishi va H+-pompasining faollanishi hisobiga bo'lishi mumkin.

Embrional to'qimalar, hujayralarning jadal bo'linishi hisobiga o'sa boshlaydi. Ushbu vaqtda zaxira moddalar, ya'ni biopolimerlar parchalanib ularning monomerlari-oddiy moddalar hosil bo'ladi. Buning hisobiga esa murtak o'sadi. Murtakdan chiqqan barg va ildizcha o'sib, mustaqil oziqlanishga o'tadi. Yuqoridagi jarayonlar asosida hujayralarning bo'linishi va meristematik to'qimalarning ko'payishi ro'y beradi.

O'simtalarning qorong'ulikda geterotrof o'sishi. Urug'laming bo'kishi va nish urishida asosiy o'rinni mRNK egallaydi. Bular murtakning shakllanishi va yetilishi paytida zaxira sifatida yig'ilgan RNK molekulalaridir.

Urug' o'sishining uchinchi bosqichida o'simtaning va ildizning o'sishi DNK sintezi bilan bog'liqdir. Bu odatda urug' bo'kkanidan so'ng 1,0–1,5 sutkadan keyin bo'ladigan jarayondir. Shuning bilan birgalikda urug'dagi zaxira moddalarning o'suvchi qismlarga ko'plab oqishi boshlanadi va hujayralarning cho'zilishi boshlanadi hamda ildiz va o'simta poyasida cho'zilish zonalari vujudga keladi. Ildiz cho'zilish zonasidagi rizoderma qismida ildiz tukchalari paydo bo'ladi. Ildiz tukchalarining uzayishi ustki qismning hisobiga bo'ladi. Ildiz

tukchasining ildiz qinchasi bilan uzunligi 1–2 mm atrofida, ammo ildizning cho'zilish zonasining uzunligi 5–7 mm.

Binobarin, ildizning cho'zilish zonasining uzunligi novda bo'g'im oraliqlariga nisbatan anchagina qisqa. Bu hol ildizning zich tuproqlarda ham o'ziga yo'l ocha olishi bilan izohlanadi. Ildiz tukchalari, ildiz uchlari uchun suyanshiqga o'xshaydi. Ildiz uchlarining oldinga harakati esa cho'zilish zonasi tufayli bo'ladi. Bu o'sishni ilgarilovchi to'lqinga o'xshatish mumkin, ya'ni ildiz tukchalari zonasi oldinga siljiydi, ammo u bilan ildiz uchlari orasidagi masofa o'zgarmaydi. O'simta poyachasining harakati ham shunga o'xshaydi va hujayralarning cho'zilishi hisobiga bo'ladi.

Uzoq davom etgan qorong'ulik birinchi bo'g'im oralig'i hosil bo'lishini kechiktirib yuboradi va bo'g'im oralig'i anchagina uzayib ketadi. Shuningdek, ikkinchi bo'g'im oralig'ining shakllanishi va murtak barglarining o'sishi qatiyan to'xtaydi.

Cho'ziluvchan o'simtada xlorofill bo'lmaydi. O'simtaning bunday holatini *etiolatsiya* deyiladi. Maysalarning tuproqda harakatlanishiga murtak barglar, birlamchi ko'rinishi o'zgargan *barg-koleoptil* xizmat qiladi.

O'simtalarning tuproqda harakatlanishiga esa ularning ilmoqqa o'xshab buralgan birlamchi o'suvchi poyachasi xizmat qiladi, ya'ni u mana shu o'ziga xos tizzasi bilan tuproqni yorib boradi. Ayrim ikki pallali o'simliklarda masalan, loviya, kungaboqar kabilarda birlamchi o'suvchi bo'g'im oralig'i bo'lib *gipokotil,* ayrimlarida (no'xot) *epikotil* xizmat qiladi. O'simtalar tepa qismining ilmoqqa o'xshab bukilishi etilen gormonining faoliyati tufayli vujudga keladi.

Poyacha va ildizning o'sish harakatlari. O'simtalar o'q organlarining qorong'ulikda, ya'ni geterotrof oziqlanish davrida tuproqda harakatlanishi gravitatsion maydon doirasida bo'ladi, ya'ni ildiz markazga intiluvchi, novda esa markazdan qochuvchi kuch ta'sirida o'sadi. Ildizning gravitatsion maydonga nisbatan sezuvchanlik qismi uning uchlarida bo'ladi. Haqiqatdan ham ildiz qinchasining markaziy qismida maxsus hujayralar–*statotsitlar* joylashgandir.

Statositlarda leykoplastlarga o'xshash organoidlar bo'lib, ular *statolit* vazifasini bajaradi.

Ildizning vertikal holati o'zgartirilsa, statolitlar o'z og'irligi natijasida suriladi va statotsitning boshqa qismiga o'tadi hamda plazmalemma va endoplazmatik retikulumga bosim beradi. Buning natijasida esa endoplazmatik retikulumdan sitoplazmaga kalsiy kela

boshlaydi va auksinning ildiz uchlaridan cho'zilish zonasiga o'tishi o'zgaradi. Ildiz auksin miqdorining o'zgarishiga juda sezuvshandir.

Hujayralarning cho'zilishi uchun auksinning muqobil miqdori 10^{11}–10^{11} M atrofida. Auksin miqdorining ushbu ko'rsatkichdan oshishi o'sish zonasidagi hujayralarning bo'linishini to'xtatadi. Ildizning vertikal o'sishdan chetga chiqishida uning pastki yarmida auksinning miqdori ko'payib ketadi. Bu esa o'sishning bu tomondan ketishini to'xtatadi va ildiz o'zining vertikal holatiga qaytib keladi. Inersiya holati sababli ilmoq qarama-qarshi tomonga o'zgaradi va yana oldingi holat yuz beradi ya'ni o'sish korrektirovkasi mexanizmi ro'y beradi. Buning natijasida ildiz uchlari doimo vertikal holatdan chiqib turadi, ammo aylanma-nutatsion harakat tufayli tuproq zarralari orasida harakatlanishga muvaffaq bo'ladi.

Ayrim hollarda ildiz uchlari zich tuproqlarda harakatlana olmaydi. Ushbu holatda stress etileni tufayli cho'zilish zonasidagi hujayralar bo'yiga o'smasdan, balki izodiametrik o'sadi. Buning natijasida o'sish zonasi yo'g'onlashadi va ildiz uchlarining ilgariga harakatlanishiga sabab bo'ladi. Ildiz qinchasi ildiz apeksini himoya qiladi. Shuningdek, ildiz qinchasida o'sish ingibitorlari (ABK va boshq.) sintez bo'ladi.

Yuqorigi bo'g'im oralig'i gravitatsion sezgirlik markazi ikki pallalilar va boshoqdoshlarning koleoptillarida o'sish zonasi hujayralarida ro'y beradi. Bu holatda ham auksinning miqdori alohida o'rin tutadi. Auksinning poyaning yaxshi o'sishi uchun zarur miqdori 10^{-6}–10^{-5} M atrofida.

Poya va ildizning qayrilgan joylarining to'g'rilanishida avtotropizm hodisasi muhim o'rin tutadi, ya'ni qayrilgan poya yoki ildizning to'g'rilanishi shu qayrilgan joyning qarama-qarshi tomonining o'sishi tufayli sodir bo'ladi. Avtotropizm hodisasining mexanizmi hozircha aniqlanmagan.

Avtotrof oziqlanish usuliga o'tish. O'simtalar tuproq yuzasiga chiqib yorug'lik bilan uchrashganidan so'ng ularning *morfogenezida* keskin o'zgarish ro'y beradi. Ushbu jarayon hali o'simta tuproq yuzasiga chiqmasdan boshlanadi. Chunki, tuproqning tuzilishiga asosan, yorug'lik uning u yoki bu qismini yorib o'tib o'simtaga tushishi mumkin.

Ikki pallali o'simliklar o'simtalari poyasidagi ilmoqning to'g'rilanishi ro'y beradi. Chunki, yorug'lik ta'sirida o'simtalar tarkibidagi etilen gormoni miqdorining kamayishi yuzaga keladi. Shuningdek, yorug'lik ta'sirida birinchi bo'g'im oralig'ining uzayishi

to'xtaydi va poya yo'g'onlasha boshlab barglarning hamda yangi bo'g'im oraliqlarining o'sishi boshlanadi.

Yorug'lik ta'sirida fitoxromning faolligi va uning ta'sirida gibberillinning to'qimalardagi miqdori oshadi. Buning natijasida esa boshoqdoshlarning naysimon buralgan barglari ochiladi. Mana shu barcha jarayonlar, ya'ni o'sish va shakllanish o'zgarishlari birgalikda *fotomorfogenez* deyiladi.

Quyosh nurlarining ko'k va qizil spektrdagi nurlari fotomorfogenetik fapl nurlardir. Qizil nurlar, ehtimolki, ko'k nurlar ham fitoxrom tizimi orqali ta'sir qilishi mumkin. Ko'k nurlar o'sish va morfogenezga kriptoxrom orqali ta'sir qiladi.

O'simtalarga yorug'lik tushishi bilan fotoretseptorlar o'simliklardagi gormonlarning nisbatiga ta'sir qiladi. Bu esa o'z navbatida o'simtalarning o'sish jarayonlariga ta'sir qiladi. Shuningdek, yorug'lik xlorofill va boshqa pigmentlar sintezini, fotosintezda qatnashuvchi fermentlar sintezini va etioplastlarni xloroplastlarga aylanishi jarayonini yuzaga chiqaradi va tezlashtiradi. Fotosintez apparatining shakllanishi o'simtalarga avtotrof oziqlanish usuliga o'tish imkonini beradi.

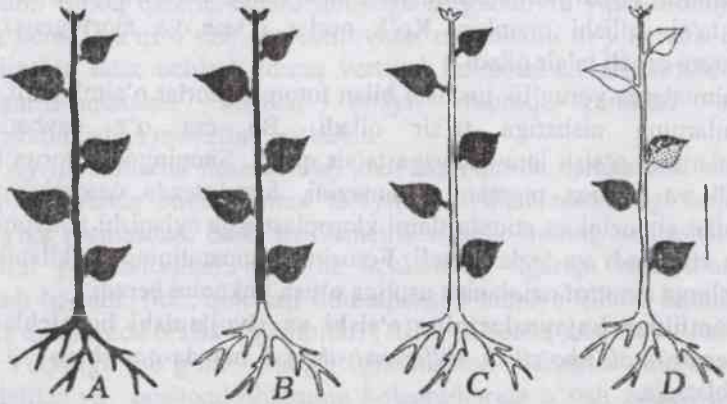
O'simliklar hujayralarining o'sishi va rivojlanishi bosqichlari. Bular *embrional, cho'zilish, differensiyalanish* hamda *qarish va o'lish* bosqichlaridir.

Embrional faza. O'simlikning o'sish nuqtasida birlamchi meristema-embrional to'qima joylashgan. Shuni aytib o'tish kerakki, ildizni o'sish nuqtasi-1 sm bo'lsa, poyaning o'sish nuqtasi 4–25 sm atrofida. Hujayralar mayda bo'lib, ularning po'sti yupqa, yadrosi yirik va protoplazmali, lekin vakuolasi yo'q. Bu davrda hujayraning massasi oshadi, ammo uning hajmi o'zgarmaydi. Embrional davrning hujayralariga hosil qiluvchi to'qima hujayralarining va poya hamda ildizning meristema to'qima hujayralari misol bo'ladi. Ular to'xtovsiz bo'linish xususiyatiga ega va doimiy ravishda yosh hujayralarni hosil qiladi.

Cho'zilish fazasi. O'sish nuqtasining ostidagi embrional hujayralar cho'zilish fazasiga o'tganida hujayralarda ko'plab mayda vakuolachalar paydo bo'ladi. So'ngra ular qo'shilib, bitta yirik vakuolani hosil qiladi. Shuning bilan birgalikda hujayra ham kattalashadi va hajmi bir necha yuz barobar ortadi. Shuningdek, hujayra po'sti komponentlarining hisobiga hujayra qobig'i qalinlashadi. Hujayraning bunday kattalashish darajasi auksin fitogormoniga bog'liq, chunki u yirik molekular biopolimer moddalar sintezini oshiradi. Cho'zilish oxirida o'sish

ingibitori bo'lgan abssizat kislotaning miqdori ko'payib, auksin miqdori esa aksincha kamayadi.

Differentsiyalanish fazasi. Ushbu bosqichda hujayralar o'rtasida maxsus sifatiy belgilar hosil bo'ladi va har bir hujayra maxsus ish bajaruvchi to'qima guruhlariga ajraladi. Bunday to'qimalarga biz *mexanik, qoplovchi, o'tkazuvchi* va *asosiy parenxima* hamda boshqalarni misol qilishimiz mumkin.



XII.5-rasm. O'simlikning qarish tiplari: *A–o'simlik to'la o'ladi, B–o'simlikning faqat yer ostki qismi o'ladi, C–bir vaqtning o'zida barglarning to'kilishi va o'simlikning qarishi, D–barglarning sekin asta qarishi.*

Qarish va o'lish bosqichi. Bu bosqich differensiyalashgan hujayralar ontogenezining oxirgi bosqichidir. Buni biz qari barg va gul yaproqlarida yaxshi kuzatishimiz mumkin (XII.5-rasm). Ushbu davrda, o'simlik hujayralarida parchalanish (gidrolitik) jarayonlar ustunlik qila boshlaydi. Shuningdek, organoidlar tuzilichida ham o'zgarishlar paydo bo'ladi va ingibitorlar miqdori ortadi. Membrananing tanlab. o'tkazuvchanligi xususiyati yo'qolishi bilan birga uning moddalarni yutishi va tutib qolishi xossalari batamom yo'qoladi. Buning natijasida esa oxir-oqibatda hujayra nobud bo'ladi.

XII.3. YUVENIL BOSQICH

Ontogenezning yuvenil bosqichi yoki yoshlik bosqichi o'z ichiga urug'ning unishini yoki vegetativ qismlarning (tuganak, novda, piyozbosh) ko'karishi va ildiz, poya, barg kabi vegetativ organlarning shakllanishini oladi. O'simliklar bu bosqichda ko'paya olmaydi yoki ularda ushbu xususiyatlar juda kuchsiz rivojlangan bo'ladi. Bundan kelib chiqib, yuvenil bosqichni ikki fazaga, ya'ni o'simtaning rivojlanishi va vegetativ massaning yig'ilishi bosqichlariga bo'lib qarash mumkin.

Birinchi fazada o'simta yoki maysa ma'lum bir ekologik uchastka-oziqlanish muhitiga bog'lanib avtotrof oziqlanishga o'tadi.

Ikkinchi bosqichda esa geterotrof oziqlanishga moslashgan ko'payish organlari, shakllanayotgan urug' va mevalarni oziqlantirish uchun zarur bo'lgan yetarli darajadagi vegetativ massa yig'iladi.

O'simliklarning yuvenil bosqichi uchun xos xususiyatlar bu metabolik jarayonlarning jadal ketishi, vegetativ organlarning tez o'sishi va rivojlanishidir. Shuningdek, yuvenil bosqichda o'simliklarning to'qima va organlaridagi fitogormonlarning miqdori yuqori bo'ladi.

Yuvenil bosqichning muddati har xil o'simliklarda turlicha bo'ladi. Masalan, bir yillik o't o'simliklarda bir necha hafta bo'lsa, daraxtlarda bir necha o'n yillar bo'lishi mumkin.

Vegetativ massaning ko'payishi. Yosh o'simliklarda vegetativ massaning ko'payishi yangi metamerlarning (barg, kurtak, bo'g'im oralig'i va bo'g'im) hosil bo'lishi hisobiga boradi. Shuningdek, ildizning uzunasiga o'sishi, yon va qo'shimcha ildizlarning hosil bo'lishi ham vegetativ massaning ko'payishiga sababchi bo'ladi. Novda va ildizning o'sishida murakkab gormonlar tizimi qatnashadi. Novdaning uchida xususan, barg kurtaklarida auksin sintezlanadi. Auksin parenxima to'qimalari orqali ildiz uchigacha yetib keladi. Uning to'qimalardagi harakatlanish tezligi 0,7–1,5 sm/soat atrofida.

Auksinning harakatlanishi qutblanish asosida boradi, ya'ni auksin H+–ionlari bilan birgalikda uning harakatlanishida qatnashuvchi hujayraning *apikal* tomoniga birikkan bo'ladi. Hujayraning *bazal* tomonida esa plazmalemmada ko'chiruvshi-oqsillar joylashgan. Ushbu oqsillar fitogormonni hujayradan apoplastga ko'chiradi. Apoplastdan esa auksin yana boshqa keyingi hujayraga o'tadi.

Auksinning qutbli tashiluvi energiya talab qiluvchi jarayon bo'lib, S>2 yutilishi va H+–nasoslarining plazmalemmadagi holati bilan bog'liq. Uning o'zi esa auksin tomonidan faollanadi.

Novda apikal meristemalarida auksin sitokinin bilan birgalikda hujayralarning bo'linishi uchun zarurdir. Cho'zilish zonasida auksin hujayralarning o'sishini jadallashtiradi. Ildizga yetib kelgan auksin uning o'sishini va morfogenezini boshqaradi, ya'ni kichik konsentratsiyalarda hujayralarning bo'linishi va cho'zilishini tezlashtiradi. Ildizlardagi auksinning miqdori ortib ketsa, uning apeksidagi hujayralarning bo'linishi va o'sishi to'xtaydi, ammo yon ildizlarning hosil bo'lishi kuchayadi.

Binobarin yangi, yosh barglarning rivojlanishi tufayli auksin miqdorining oshishiga, bu esa yon ildizlarning hosil bo'lishiga olib keladi. Ildizning apikal meristemalarida sitokinin (zeatin) sintezlana boshlaydi. Sitokinin ksilema shirasi bilan birgalikda o'tkazuvchi to'qimalar orqali passiv ravishda o'simlikning yer ustki qismlariga yetib keladi. Ushbu gormon novda apeks hujayralari bo'linishiga, kurtaklar va novdaning rivojlanishiga olib keladi. Mana shu qarama-qarshi bog'liqlik o'simlikning o'z-o'zidan rivojlanishi asosida yotadi.

Gibberellin urug'ning unishi paytida ildizda sintezlana boshlaydi va undan poyaga o'tadi. O'simtalarning avtotrof oziqlanishga o'tishi bilan u barglarda sintezlana boshlaydi va o'simliklarning boshqa organlariga passiv tarqala boshlaydi.

Yuvenil bosqichning xarakterli xususiyatlari. Yosh o'simliklar, shu jumladan, maysalar va o'simtalar ko'pchilik xususiyatlari bilan yetuk o'simliklardan farq qiladi. Yuvenil o'simliklar novdasi apikal meristemalari kuchsiz rivojlangandir. Ammo yuvenil bosqichda kuchli ildiz tizimi hosil bo'lishi mumkin. Yuqorida aytib o'tganimizdek, yuvenil bosqichning davomiyligi har xil hayotiy formalarda turlichadir. Masalan, daraxt o'simliklarida yuvenil bosqich bir necha yil yoki o'n yillab davom etishi mumkin.

Bir yillik o'simliklar yuvenil holatda faqat o'simtalik va vegetativ massani yig'ish bir necha kun yoki hafta davom etishi mumkin. Ammo ayrim bir yillik o'simliklarda, ya'ni meva hosil qilish organlarini paydo bo'lishi uchun *yarovizatsiya* (gullashga turtki bo'ladigan past harorat) zarur bo'lgan o'simliklarda bu bosqichga tayyorgarlik urug'ning unishi vaqtidayoq sodir bo'ladi. Masalan, kuzgi bug'doy va no'xotda yarovizatsiyaga sezgirlik embriogenez davridayoq seziladi. Makkajo'xori o'simligida gul va to'pgulning o'rni yetilgan murtakdayoq

ko'rinib to'radi. Ko'pchilik ikki yillik va ko'p yillik o'simliklar yarovizatsiyaga muhtoj bo'lsada, o'simtalik paytida past harorat ta'siriga berilmaydi.

Yuvenil bosqichning sabablari. Yuvenil bosqichning sabablari asosan quyidagilardir:

1. Barg yuzasining kichikligi. Bu o'z navbatida uglevodlar oziqlanishining yetishmasligiga olib keladi. Barg yuzasining kengayishi va yorug'likning ko'p bo'lishi yuvenil bosqich muddatini qisqartirishi mumkin.

2.Yosh va qari barglar nisbatining to'g'ri kelmasligi. Masalan, soya, pomidori va boshqa ayrim o'simliklarning yosh barglarini yulib tashlash ularning gullashini tezlashtiradi. Qari barglarni yulish esa gullashni sekinlashtiradi. Bu yosh barglarda gullash ingibitor gormonlarining sintezlanishi yoki ularning assimilatlar uchun raqobati bilan ifodalanishi mumkin.

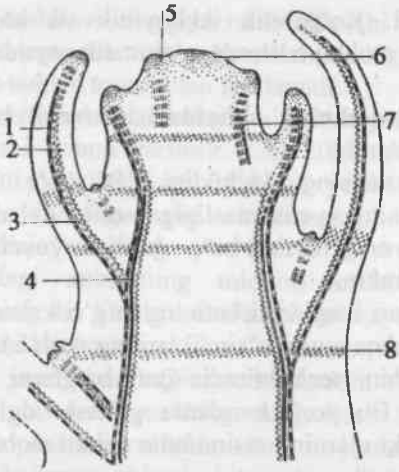
3.Yosh o'simliklardagi birinchi barglarning *fotoperiodik* (kun va tun vaqtining nisbati) ta'sirlarni sezmasligi. Ko'pgina fotoperiodik ta'sirga beriluvchan o'simliklar urug'pallasi va birinchi yuvenil barg qulay fotoperiodik davrda ham gullashga stimul (ta'sir) bera olmaydi.

4. Ildizlarning gullash davriga qarshiligi. Masalan, liana o'simligi va boshqa ikki yillik o'simliklar havo ildizlarini olib tashlash gullashni tezlashtiradi va yuvenil bosqich muddatini kamaytiradi.

5. Novda apeks meristemalarining gullashni tezlashtiruvshi hollarga sezgirmasligi.

Masalan, sitrus o'simliklar, listvennitsalar payvandustini olib gullayotgan payvandtagga ulagan bilan yuvenil bosqich tezlashmaydi. Umuman yuvenil bosqichning asosiy sabablari bo'lib, yon barglarning fotoperiodik yoki harorat ta'sirlariga yetarli darajada javob beraolmasligi bo'lsa, ayrim o'simliklarda apikal meristemalarning gullash stimullarini qabul qilaolmasligidir.

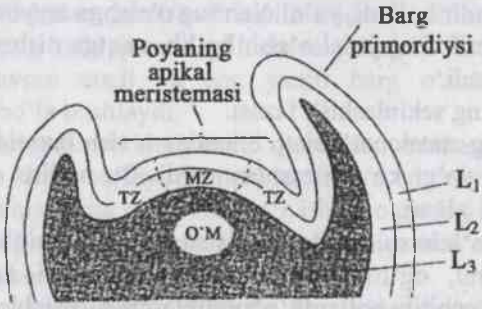
Yuvenil novdalar uchun xos xususiyat, bu yosh barglarda auksin miqdorining yuqoriligi va ildizlardan keluvchi sitokinin miqdorining ko'pligidir. Shuningdek, yuvenil barglarda gullash ingibitorlari bo'lishi mumkin. Yuvenil holat ma'lum bir genlarga bog'liq bo'lib, bu o'z navbatida uglevod oziqlanishning yetarli emasligi bilan ifodalanadi.



XII.6-rasm. Meristemalarning poyada joylashishi: *1–floemaning yetuk elementlari, 2–ksilemaning shakllanayotgan elementlari, 3–ksilemaning yetuk elementlari, 4–kambiy, 5–prokambiy, 6-apikal meristema, 7–floemaning shakllanayotgan elementlari, 8–interkalyar meristema.*

Ko'pchilik gulli o'simliklar poyasining apikal meristemalari 800–1200 hujayradan iborat (XII.6-rasm). Ammo Arabidopsis o'simligida ularning soni 50–70 atrofida bo'ladi. Apikal meristemada asosan tunika va korpus qavatlari ajratiladi. Tunika – odatda 2 qavat hujayralardan (L_1 va L_2) tashkil topgan bo'lib, ushbu hujayralar faqatgina antiklinal bo'linadi, ya'ni apeks yuzasida perpendikulyar to'siqlar hosil qiladi. Hujayralarning antiklinal bo'linishi tufayli poya yuzasi apikal meristemalarining o'sishi ro'y beradi. Tunikaning yuqori qavat (L_1) hujayralaridan turli organlarning epidermasi shakllanadi. Tunikaning L_2 qavati hujayralaridan esa poyaning nisbatan ichki to'qimalari shakllanadi. Korpus hujayralari (L_3) turli yo'nalishlarda bo'linadi va poyaning ichki to'qimalari shakllanishining asosini tashkil qiladi. Markaziy zona (MZ) korpus va tunika hujayralari shakllanishini initsiatsiyasi yotadi. O'zak meristemalar (O'M) poya apeksining differensiallangan va differensiallanmagan hujayralari o'rtasida chegara hosil qiladi. Uning hujayralari juda tez bo'linadi va poyaning ichki to'qimalarini hosil qiladi. Tashqi zona (TZ) hujayralaridan barg primordiylari va yon kurtaklar shakllanadi va ular birlamchi po'stloq

hamda prokambiy hosil bo'lishiga olib keladi. Umuman o'zak meristema va tashqi zona meristemalari poyaning tepaga qarab o'sishida asosiy o'rinni tutadi (XII.7-rasm).



XII.7-rasm. Poya apikal meristemasi tuzilishining sxemasi (Huala, Sussex, 1993): *L_1, L_2–tunika qavatlari, L_3–korpus qavati, MZ–markaziy zona, TZ–tashqi zona, O'M–o'zak meristemasi.*

O'sish xillari. Shuni aytib o'tish lozimki, o'simliklarning o'sishi meristemalar hisobiga bo'ladi. Meristemalarning o'zi ham ikki xil, ya'ni apikal va literal meristemalarga bo'linadi. O'simlik poyasining, novdalarining va ildizlarining o'sishi *apikal o'sish* deyiladi (apeks-o'sish nuqtasi).

Apikal meristemalar poyaning uchki qismi va ildizlarning o'sish qismida bo'lib, asosan, poyaning va ildizning bo'yiga o'sishini ta'minlaydi.

Lateral meristemalarda esa silindrsimon yetilmagan hujayralar bo'lib, ular asosan yog'ochlik va qobiq hosil bo'lishining asosi hisoblanadi, hamda o'simlik tanasining eniga o'sishini ta'minlaydi.

Eniga o'sishi lateral, ya'ni yon meristemalar hisobiga bo'ladi. Bunga kambiy perisikl va fellogen to'qimalarining o'sishini misol qilib ko'rsatish mumkin.

Bazal o'sish. Ko'pincha barglarning o'sishida kuzatiladi va ko'pincha chegaralangan bo'ladi. Bunda dastlab barcha hujayralar o'sa boshlaydi. Keyinchalik esa uning asosi o'sa boshlaydi. Har xil shakldagi gullarning hosil bo'lishi bazal o'sishga misol bo'la oladi. **Interkalar o'sish.** Ushbu o'sish boshoqli o'simliklarda, xususan, bug'doy, arpa, suli va hokazolarga kuzatiladi. Bunda o'sish zonasi har bir bo'g'im oralig'ida, ya'ni barglarning poyaga birikadigan o'rnida joylashadi. Hujayra, to'qima va organlar o'sishiga xarakterli hol bo'lib, bu umumiy

o'sishning katta egri chiziq bilan ifodalanishidir. Bunda o'sishning egri chizig'i to'rtta asosiy elementlardan tashkil topadi:

1.Boshlang'ich induksion yoki lag-davr, bunda jarayonlar yashirincha sodir bo'ladi, ya'ni ularning o'sishga tayyorgarlik davri.

2.Logorifmik faza-jadal o'sish bo'lib, vaqtga nisbatan to'g'ri chiziq bilan ifodalanadi.

3.O'sishning sekinlashish fazasi.

4.Davrning statsionar holati. Shunday o'sish fazasida o'sish jarayoni kuzatilmaydi, ya'ni ko'zga tashlanmaydi. Bu hodisa *«o'sishning katta davri»* nomini olgari.

O'sishni o'lchash usullari. O'sish tezligini aniqlash, organlarning uzunligi, hajmi, og'irliklarini xarakterlash orqali amalga oshirilishi mumkin. Ko'pchilik hollarda o'simliklarning o'sishi vaqti-vaqti bilan o'lchovli chizg'ich yordamida o'lchab boriladi. Qisqa vaqt ichida o'sishni aniqlash uchun esa gorizontal mikroskopdan foydalaniladi.

O'simliklarning o'sish tezligini maxsus asbob-auksonografdan foydalanilanib ham olib borish mumkin. Shuningdek, o'simliklarning o'sishini uning og'irligining oshib borishiga qarab ham aniqlash mumkin. Ayrim organlarning, masalan, ildizlar va poyalarning o'sish tezligini aniqlashda ularni tush bilan belgilash ham qo'llaniladi.Bunda avvalo o'rganilayotgan organ tush bilan belgilab olib o'lchanadi. So'ngra vaqt o'tishi bilan belgilangan joylar orasidagi masofa yana o'lchanadi va masofaning ochishiga qarab o'sish haqida xulosa qilinadi.

O'simliklarni o'sish tezligini quyidagicha hisoblash mumkin:

$$K = \frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1},$$

bu yerda:

K = o'sish tezligi (sm/soat),

T_1, T_2–lshash vaqtlari: boshlang'ich, t_2–oxirgi (soatlarda),

Wi, W_2–o'simlikni boshlang'ich (W_t) va oxirgi (W_2) uzunligi (sm).

XII.4. BARG VA POYANING SHAKLLANISHI HAMDA O'SISHI

Bargning shakllanishi va o'sishi ikki fazadan, ya'ni barg o'rni va barg o'qini paydo bo'lishi va barg plastinkasi va bandining o'sishidan iborat. Barg o'rni apikal yon meristemalarida cho'qqicha ko'rinishida

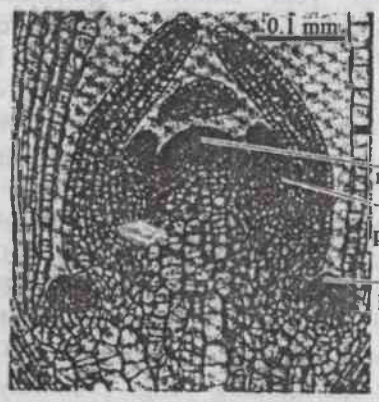
paydo bo'ladi. Bu *tunika* va *korpus* hujayralarining ko'plab bo'linishi tufayli bo'ladi. Ko'pchilik yopiq urug'li o'simliklarda birinchi bo'linish *protoderma* asosida yotgan bir qator yoki bir necha qator hujayralarning apeks yuzasiga nisbatan *periklinal* bo'linishidan boshlanadi. So'ngra protoderma va uning ostki qavatidagi hujayralarning bo'linishi *antiklinal* va periklinal davom etadi va eng yaqin barg o'rnidan keluvchi prokambiy hosil bo'la boshlaydi.

Prokambiy hujayralari cho'zincho'q bo'lib, uzunasiga bo'linish xususiyatiga ega. Hosil bo'layotgan primordiy va unga bog'liq bo'g'in apeks yon meristemasining bir qismini o'z ishiga olganligi sababli apeks hajmi kichrayadi. Keyingi metamerni hosil qilishi uchun apeks ma'lum bir kattalikga ega bo'lishi lozim.

Binobarin apeks dinamik tuzilma bo'lib, uning shakli va o'lchami davriy o'zgarib turadi. Mana shu ***primordiylarning*** hosil bo'lishi vaqti *plastoxron* (grekcha–plastos—yopish, shranos-vaqt) deyiladi. Plastoxronning davomiyligi bar xil turlarda turlicha bo'ladi, ya'ni bir necha soatdan bir necha kungacha bo'lishi mumkin.

Barglarning poyada joylashish tartibi *fillotaksis* (grekcha phillos-barg, taxis–joylashgan) deyiladi. Barglarning fillotaksisi ham har xil bo'lishi mumkin. Masalan, zanjirsimon yoki *navbat* bilan *suprotiv* yoki qarama-qarshi va to'p-to'p bo'lib *halqasimon* holda joylashishi mumkin.

Zanjirsimon yoki navbat bilan barglarning joylashishida poya bo'g'imidan bitta barg chiqadi. Masalan, olma, nok, atirgul, tol va boshqa bir qancha o'simliklarning barglarining joylashishi bunga yorqin misol bo'la oladi.



XII.8-rasm. Linum usitatissimum o'simligi poyasi uchining ko'ndalang kesimi (Esau, 1960, S.S.Medvedev bo'yicha, 2004).

Suprotiv yoki qarama-qarshi joylashganda har bir bo'g'imdan bir-biriga qarama-qarshi ikkita barg chiqadi. Masalan, siren, akatsiya, nastarin va qishitqi o't barglarining joylashishi.

Barglarning to'p-to'p bo'lib halqa shaklida joylashishida esa har bir bo'g'imdan uchta yoki undan ortiq barg chiqadi. Masalan, zubturum, g'ozpanja, qoqio't, elodeya kabi o'simliklar barglarining poyada joylashishi.

Primordiy bilan apeks muxtor tizim bo'lib, ularda shu o'simlik turiga xos bo'lgan barglarning ketma-ket joylashish mexanizmi fillotaksisi mujassamlangandir. Masalan, ko'pgina tur o'simliklar poyasidan ajratib olingan va o'z ichiga bir nechta barg primordiylarini olgan apikal meristemalarning yetuk o'simlikga aylanishida oziq muhitiga fitogormonlarni qo'shish talab qilinmaydi. Ammo ajratib olingan apeks uzunligi 0,1 mm> ya'ni primordiysiz bo'lsa, unda primordiy hosil bo'lishi uchun muhitga auksin yoki auksin bilan birgalikda sitokinin gormonini qo'shish lozim.

Hozirgi vaqtda apeksda bargning hosil bo'lishi haqida asosan ikkita gipotezaga etibor beriladi:

1.Faraz qilinadiki, apeks va unga yaqin primordiylar ingibitorlar hosil qiladi va bu ingibitorlar «tormozlanish maydonini» hosil qiladi. Primordiylar hosil bo'lishi bilan birgalikda ular apeksdan uzoqlashib boradi. Mana shu primordiylarning tormozlanish maydonlari o'rtasida oraliq hosil bo'lib, ularda yangi primordiylar hosil bo'ladi.

2.Ikkinchi gipotezaga asosan yangi primordiyning hosil bo'lishi, nisbatan yetuk organlar yoki tomirli to'qimalardan olinadigan stimullarga bog'liqdir. Shakllanayotgan o'tkazuvchi to'qimalar bo'ylab primordiyning hosil bo'linishi joyiga ildizdan sitokinin keladi. So'ngra shakllanayotgan primordiyning o'zi sitokinin sintez qila boshlaydi. Ushbu gormonning sintezi primordiydagi hujayralarning bo'linishi uchungina emas, balki uning prokambiysining asosining hosil bo'lishi uchun ham muhimdir.

Poya apeksi protodermasi ostidagi hujayralarning *pereklinal* bo'linishi yangi barg paydo bo'lishining ertangi belgisidir. Shuningdek, bu joyda hujayralarning bo'linish tezligi, oqsil, RNK va DNK miqdorlarida o'zgarish kuzatilmaydi. Hujayralar pereklinal bo'linishining asosiy sharti hujayralarning qutblanishidir. Hujayralarning qutblanishi esa mitotik ipchalarning yangi primordiy o'qi bo'ylab joylashishidan kelib chiqadi.

Barg plastinkasining o'sishi. Barg plastinkasi primordiyning ikki yonidagi meristemalarning faolligi natijasida shakllanadi. Meristema to'qimalari antiklinal bo'linuvchi hujayralarning parallel qavatlaridan iboratdir. Bunday meristemalar plastinkasimon meristemalar deyiladi. Hujayralarning yangi qavatlari barg shakllanishining birinchi bosqichida hujayralarning pereklinal va qiya bo'linishi natijasida hosil bo'ladi. Barg meristema hujayralarining mitotik siklining davomiyligi 24–48 soatdan iborat.

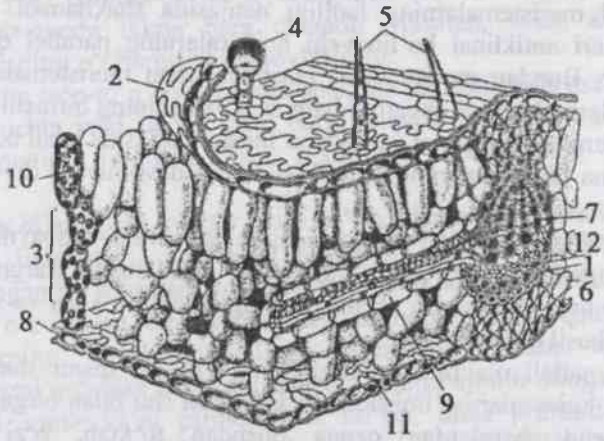
Bargning kurtakdan chiqqunicha o'tgan vaqt mobaynida uning yetukligiga nisbatan 1–40% hujayralari shakllanadi. Bargning qolgan 60–99% hujayralari barg plastinkasining keyingi o'sishi va shakllanishi davrida hosil bo'ladi.

Ikki pallali o'simliklar barglarining 1/2–2/3 qismi shakllanganida ulardagi hujayralar bo'linishdan to'xtaydi va shu bilan birga o'sayotgan barg yetuk barglardan ozuqa olishdan to'xtab, o'zi fotosintez mahsulotlarini sintez qila boshlaydi. Bundan keyingi o'sish hujayra hajmining oshishi bilan bog'liq.

Masalan, kungaboqar barglarining kurtak holida hujayralarning hajmi o'rtacha 4 marotaba oshsa, bargning yozilib o'sishi vaqtida 10 marta oshadi. Buning natijasida o'sishdan to'xtagan barg hujayralarining hajmi meristema murtagiga nisbatan 1000 marotaba katta bo'lishi mumkin. Cho'zilish to'xtaganidan so'ng bargning funksional vazifasiga bog'liq va hujayra devorining ikkilamchi qalinlashishi tufayli bargning quruq og'irligi ortishi mumkin.

Bir pallali o'simliklar barglarining shakllanishining o'ziga xos xususiyatlari bu barg cho'qqichasi apeksining bir tomonida boshlangan hujayralarning bo'linishi apeksning ikki tomoniga qarab tarqalib uning gir atrofini egallaydi. Buning natijasida hosil bo'lgan o'roqsimon yoki halqasimon meristemalar yig'indisi bargning tepasiga tomon o'sishi uchun turtki beradi (XII.9-rasm).

Barg og'izchalarining shakllanishi. Barg og'izchalari protoderma hujayralarining bo'linishi natijasida hosil bo'ladi. Ushbu protoderma hujayralarida protoplazmaning qutblanishi ro'y beradi. Bunda organoidlarning ko'p qismi bo'linishga tayyorlanayotgan hujayra protoplazmasining bir tomonida to'planadi. Mana shu hujayralarning assimetrik bo'linishi natijasida ikkita har xil o'lchamli hujayralar hosil bo'ladi.



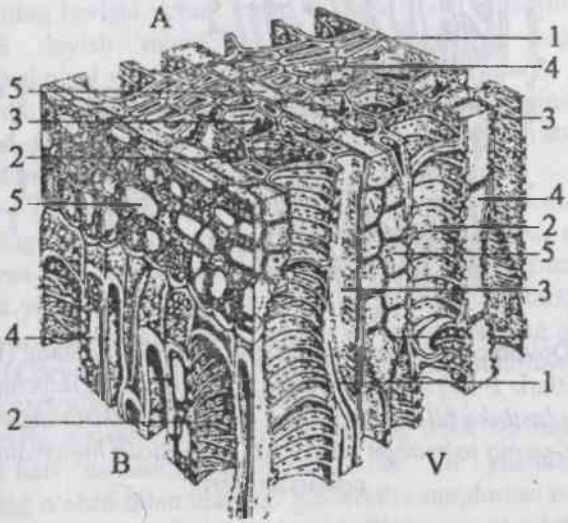
XII.9-rasm. Barg plastinkasi qismining tasviri (A.E.Vasileva va boshq. *1988): 1–tola, 2-ustki epidermis, 3–g'ovak mezofill, 4–bezli tukchalar, 5–qoplovchi tukchalar, 6–kollenxima, 7–ksilema, 8–pastki epidermis, 9–tutam obkladlari, 10–polisad mezofillari, 11–og'izchalar, 12–floema.*

Bunda quyuq protoplazmali kichik hujayralar tutashtiruvchi ona hujayrasini, katta vakuolali hujayralar esa epidermal hujayralarni hosil qiladi. O'simtalar hosil bo'lish joyida mana shu tutashtiruvchi hujayralar o'rta plastinkalari pektinaza fermenti ta'sirida yemiriladi va tutashtiruvchi hujayralar devori bir-biridan ajraladi. Bunda hujayralar turgor bosimi ham muhim rol o'ynaydi.

Barg og'izchalari barg o'sishi mobaynida davomiy ravishda hosil bo'lib turadi. Bir pallali o'simliklarda ular barg tomirlari bo'ylab, qator bo'lib joylashadi va barg uchidan oxiriga tamon differentsiyalashgan bo'ladi. Ikki pallali o'simliklar bargida esa bir joyning o'zida ham yetuk, ham differentsiyalashayotgan barg og'izchalari bo'lishi mumkin. Barg og'izchalarining soni va o'lchamiga tashqi muhit omillari, ya'ni suvning kelishi va miqdori, yorug'lik, harorat va CO_2 ta'sir qilishi mumkin. Barg og'izchalarining zichligi barg yuzasining o'zgarishi va tashqi muhit ta'sirida bo'lishi mumkin. Ammo barg yuzasiga nisbatan ularning soni kam o'zgaradi. Barg o'sishining barcha bosqichlari fitogormonlarning balansiga bog'liq. Barg primordiylari va tez o'sayotgan yosh bargchalar auksin sintezininng asosiy joyidir. Auksin o'tkazuvchi to'qimalar-tomirlar shakllanishining mexanizmida muhim o'rin tutadi. Sitokinin

kselema shirasi bilan ildizdan keladi va barg plastinkasi yuzasi kengayishida muhim ahamiyatga ega.

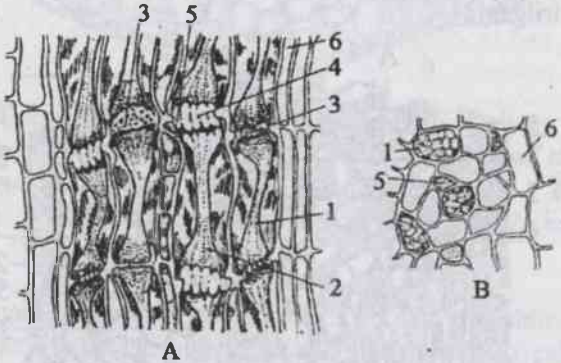
O'tkazuvchi tomirlar-to'qimalarning shakllanishi. Urug'li o'simliklarda prokambiy (kambiyga xos hujayralar) va po'stloq shakllanayotgan joydagi apikal meristema qoldig'idir. Prokambiy hujayralari ikki tipdagi tomirli hujayralarni ya'ni birlamchi floema va birlamchi ksilemani hosil qiladi. Prokambiy tashqi tomonida birinchi floema shakllanadi. Bir kundan so'ng yoki keyinroq prokambiyning ichki tarafidan ksilema shakllana boshlaydi. Floema va ksilemaning shakllanishini barg primordiylarida sintezlanuvchi auksin goromoni boshqaradi. Quyidagi rasmda Lipa o'simligi yog'ochligi ksilemasining tasviri keltirilgan.



XII.10-rasm. Lipa (Tilia) yog'ochligi ksilemasining tasviri (W.Braune, A.Leman, H.Taubert, 1967): *A–ko'ndalang kesim; B–uzunasiga radial kesim, V–uzunasiga tangental kesim; 1–libriforma, 2–tomirlar, 3–traxeidlar, 4–vertikal parenxima, 5–gorizontal parenxima.*

Floema to'qimalarining shakllanishi auksin miqdorining kam bo'lishligiga, gibberellinning esa ko'p miqdorda ekanligiga bog'liqdir. Gibberellin floemaga kelishi uning yosh rivojlanayotgan barglardagi sintezi bilan bog'liqdir. Ksilema to'qimalarining shakllanishi uchun esa gibberellin miqdori kam, auksinning miqdori ko'p bo'lishligi zarur.

O'tkazuvchi to'qimalar-tomirlarning shakllanishiga uglevodlarning ham ta'siri kattadir. Masalan, to'qima kulturalarida saxaroza moddasi 4% miqdorda floemani rivojlanishini kuchaytirgan bo'lsa, 1% darajada ksilema to'qimalarining shakllanishini jadallashtirgan. Shuningdek, kinetin gormoni ham kambiy hujayralarining bo'linishini tezlashtirib, ikkilamchi ksilema hosil bo'lishiga yordam beradi. Ammo o'simliklarda floema va ksilema to'qimalarining shakllanishida sitokinin gormonining ahamiyati hozircha aniq kuzatilmagan, lekin to'qimalar kulturalarida u hujayralarning bo'linishiga yordam berishi yaqqol isbot qilingan (XII.11-rasm).



XII.11. Qovoq poyasining uzunasiga (A) va ko'ndalang (B) kesimi elementlari: *1–to'rsimon naychalar, 2–to'rsimon naychalarning to'rsimon plastinka bilan berkitilgan qismi, 3–berkitilmagan to'rsimon plastinka, 4–yopiq to'rsimon plastinka, 5–yo'ldosh hujayralar, 6–floema parenximalari.*

Prokambiy va birlamchi tomirli to'qimalarning hosil bo'lishida asosiy vazifani shakllanayotgan primordiydan auksinning qutbli tashiluvi egallaydi.

Poyaning uzunasiga o'sishi. Poya apeksida barg primordiylarining hosil bo'lishi bo'g'imlar hosil bo'lishiga olib keladi. Bo'g'im oraliqlarining rivojlanishi natijasida poyada ular bir-birlaridan suriladi. Bo'g'im oraliqlarining uzayishida hujayralarning cho'zilishi alohida o'rin tutadi. O'suvchi bo'g'im oraliqlarida to'qimalarning tortishishi mavjud, ya'ni tashqi hujayra qavatlari asosan, epiderma, fizik cho'zilgan holatda bo'lsa, ichki to'qimalar hujayralari siqilgan holatda bo'ladi.

Hujayralarning bir-biriga tortishuvi esa turgor bosimi bilan birgalikda hujayralarga mustahkamlik xususiyatini beradi. Bu holat ayniqsa o't o'simliklari hujayralari uchun muhimdir.

Poyaning uzayishi yangi bo'g'im oraliqlari hosil bo'lishi hisobiga bo'ladi. Har bir bo'g'im oralig'ining o'sishi S–shaklidagi egri chiziq bilan ifodalanishi mumkin, ya'ni avval hujayralarning bo'linishi hisobiga bo'ladigan sekin o'sish, so'ngra esa hujayralarning cho'zilishi hisobiga bo'ladigan tez o'sish va so'ngra yetuk bo'g'im oralig'ining sekin o'sishi.

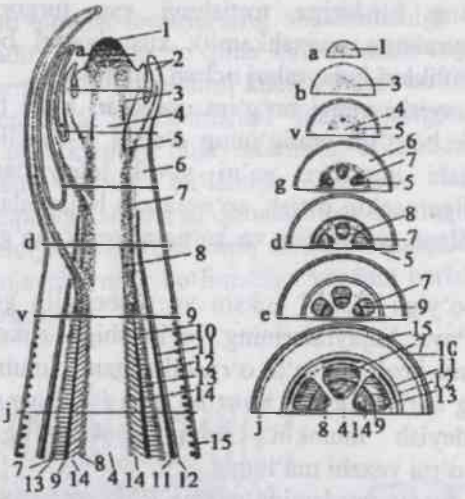
Poyaning bo'yiga o'sishi auksin va gibberellin gormonlari orqali boshqariladi. Poya hujayralarining bo'linishiga auksin gormonining ta'siri mexanizmi hozircha to'la o'rganilmagan. Umumiy holda auksin mitotik siklning borishi uchun zarur bo'lgan RNK va oqsillar sintezini kuchaytiradi deyish mumkin. Ammo auksinning hujayralarning cho'zilishidagi o'rni yaxshi ma'lum.

Agar o'tkir parma yordamida ozgina ichki to'qima olinib kuzatilsa, to'qimalarning ustunchasining uzayishini, tashqi qavat ustunchasining esa qisqarishini kuzatishimiz mumkin.

Auksin gormoni sitoplazmadagi o'z retseptorlari orqali sitoplazmadagi to'rsimon endoplazmatik retikulumga ta'sir qiladi, ya'ni plazmalemma H+–pompasini (H+–ATFaza), sitoplazmadagi oqsil sintezini va yadrodagi RNK sintezini faollashtiradi. Buning natijasida hujayra devorida oqsillar, polisaxaridlar va fermentlarning ajralishi ro'y berib hujayra devori nisbatan yumshaydi. Yumshagan hujayra devori esa uning ichki osmotik bosimi natijasida cho'ziladi.

Auksinning o'sishni tezlashtirishi maxsus RNK va oqsillar sintezi tufayli qo'llab turiladi. Shuningdek, bar xil yoshdagi bo'g'im oraliqlarining o'sishi bilan ulardagi gibberellin miqdorlari orasida ijobiy korrelyatsiya kuzatilgan. Past bo'yli o'simliklar poyasi gibberellin bilan ishlanganda ularning bo'g'im oraliqlari hujayralarining bo'linishi va o'sishining jadallashganligi kuzatilgan. Bu hol o'z navbatida gibberellin bilan ishlangan to'qimalar tarkibida auksin gormonining ko'payishi bilan ham izohlanishi mumkin.

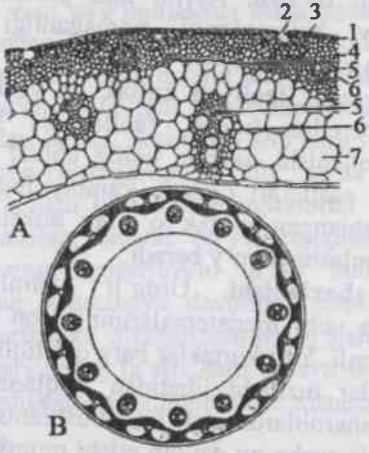
Gibberellin ham auksin singari bo'g'im oralig'iga apikal kurtaklar va yosh barglardan keladi. Ammo uning miqdori auksin kabi yetarli emas. Shuning uchun ham o'simliklarni ekzogen gibberellin bilan ishlash bo'g'im oraliqlarining sezilarli darajada uzayishiga olib kelib poyaning o'sishiga sababchi bo'ladi.



XII.12-rasm. Novdada doimiy to'qimalarning rivojlanishi (N.S.Kiseleva, N.V.Sheluxina,1969): *A–bir yillik rivojlanayotgan novdaning kundalang kesimi: B–har xil balandlikda kesilgan novdaning kundalang kesimi* (a-j): *1–apikal meristema, 2–barg o'rni, 3–meristematik halqa, 4–o'zak, 5-prokambiy, 6–birlamchi po'stloq, 7–birlamchi floema, 8–birlamchi ksilema, 9–kambiy, 10–epidermis, 11–perisikl,12–endoderma, 13–ikkilamchi floema,14–ikkilamchi ksilema, 15-kollenxima.*

Ikki pallali o'simliklar poyasining o'sishiga etilen ham ta'sir qiladi. O'simliklar etilen bilan ishlanganda cho'ziluvchan hujayralar bo'yiga emas balki izodiametrik o'sadi. Buning natijasida yosh bo'g'im oraliqlari yo'g'on va kalta bo'lib qoladi (XII.13-rasm).

Poyaning yo'g'onlashishi. Poyaning yo'g'onlashishi birlamchi va ikkilamchi bo'ladi. Poyaning birlamchi yo'g'onlashishi uning o'zagi va apikal meristemalar ostida joylashgan birlamchi po'stloqning qalinlashishi tufayli bo'ladi. Poyaning birlamchi yo'g'onlashishida hujayralarning periklinal bo'linishi va cho'zilishi asosiy o'rinni tutadi. Poyaning birlamchi yo'g'onlashishi zonasi uning bo'yiga o'sishi tufayli o'zgarib turadi. Masalan, o'simtalarda apikal meristemalarning hajmi unchalik katta emas, ammo meristemalarning yangi-yangi bo'g'imlar hosil qilishi tufayli apeks kattalashadi va buning natijasida poyaning birlamchi yo'g'onlashishi nisbatan oshadi, ya'ni kuchaygan o'sish vujudga keladi.



XII.13-rasm. Suli (Sesale sereale) poyasining tuzilishi (N.S.Kiseleva, N.V.Sheluxina, 1969):
A–poyaning ko'ndalang kesimi tuzilishi; B–tuzilish sxemasi.
1–epidermis, 2–og'izchalar, 3–assimilatsiyalovshi to'qima, 4-sklerenxima 5–floema, 6–ksilema, 7–asosiy parenxima.

Poyaning ikkilamchi yo'g'onlashishi kambiy tufayli yuz beradi. Kambiy esa prokambiydan hosil bo'ladi. Kambiy, poya o'qi bo'ylab joylashgan, devorlari yupqa, bir-biriga zich joylashgan hujayralardan iborat. Har bir hujayraning tekis tomoni poyaning ichki va tashqi tomoniga qaragan bo'ladi. Kambiy hujayralarining bo'linishi ***tangensial,*** ya'ni tekis tomonga parallel ravishda bo'ladi. Hujayralarning har bir bo'linishidan so'ngi qiz hujayralarning bittasi *initsial* hujayra vazifasini bajaradi. Boshqa bittasi esa yana 2–3 marotaba bo'linib, ikkilamchi ksilemani (initsial hujayraning ichkarisida) yoki ikkilamchi floemani (initsial hujayraning tashqarisida) hosil qiladi. Ushbu jarayonda hosil bo'lgan ikkilamchi ksilemani *yog'ochlik* ikkilamchi floemani esa lub (po'stloq) deyiladi.

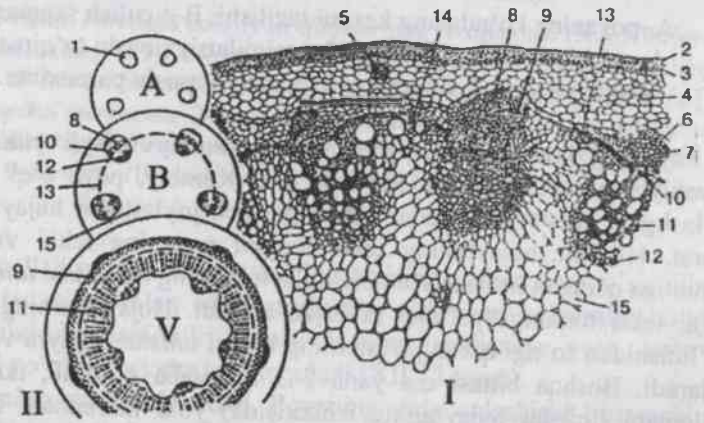
Binobarin, ikkilamchi yo'g'onlashish ikkilamchi o'tkazuvchi to'qimalar hosil qilishi bilan xarakterlanadi.

Poya uzoq vaqt yo'g'onlashganda, bir qancha tur o'simliklarda birlamchi po'stloq va epiderma o'rnini *periderma* egallaydi. Periderma *fellogen,* ya'ni po'kaksimon kambiydan hosil bo'ladi. Fellogen esa birlamchi po'stloq yoki epiderma hujayralarining tangentsial

bo'linishidan hosil bo'ladi. Ayrim ikki pallalilar va ko'pchilik bir pallalilar kambiy hujayralarini tutmaganligi sababli ikkilamchi yo'g'onlashishdan yiroqdir.

Kambiy hujayralari faoliyati kurtak va yosh barglardan keluvchi auksin va gibberellin tufayli faollanadi. Masalan, kungaboqar o'simligining rivojlanishi davrida uning apikal kurtagi olib tashlansa ulardagi bo'g'im oraliqlari orasida kambiyning ko'payishi to'xtaydi. Agarda yulib tashlangan kurtak o'rniga auksin tomizilsa, poyaning ikkilamchi yo'g'onlashishi ro'y beradi.

Novdaning shoxlanishi. Urug'li o'simliklarga xos bo'lgan shoxlanish novda uchi meristemalarining yon kurtaklar hosil qilishi natijasida yuz beradi. Yon kurtaklar barg qo'ltiqlarida hosil bo'ladi. Yon va uchki kurtaklar tuzilishi jihatidan farqlanmaydi. Ular sovuq va mo'tadil iqlimli sharoitlarda qish fasli boshlanishi bilan tinim holatiga o'tadi. Bu davr bir necha oy davom etishi mumkin va bunday kurtaklar qishlovchi kurtaklar deyiladi (XII.14-rasm).



XII.14-rasm. Kungaboqar (Helianthus annuus) poyasining kundalang kesimi (I) va tuzilishi sxemasi (II) (V.G.Xrjanovskiy, S.F.Ponomarenko, 1979): *A–prokambiy hosil bo'lishi oldi kesimi; B–kambiy hosil bo'lishi payti kesimi; V–shakllangan tuzilma kesimi; 1–prokambiy, 2–epidermis, 3–kollenxima, 4–parenxima, 5–smolali hosila, 6–endoderma (3–6–birlamchi pustloq), 1–skierenxima, %–birlamchi floema, 9–ikkilamchi floema,10–kambiy tutami, 11–ikkilamchi ksilema, 12–birlamchi ksilema,13–tutamaro kambiy, 14–tutamaro kambiydan rivojlanayotgan tutam, 15–o'zak (1–15–ko'rinishi o'zgargan markaziy silindr).*

Agarda ular uzoq vaqt uyg'onmasdan tinch holatda tursa, yashirin kurtaklar deyiladi.Bundan tashqari barg, poya, ildizlarda qo'shimcha kurtaklar ham hosil bo'ladi. Barg qo'ltig'ida joylashgan yon kurtaklar ikki xil ingibitorlar ta'sirida bo'ladi. Birinchisi rivojlanayotgan uchki apikal kurtak tomonidan bo'lsa, ikkinchisi shu barg tomonidan bo'ladi. Ammo asosiy to'xtatuvchi-ingibitor bo'lib, uchki apikal kurtaklar xizmat qiladi. Uchki apikal kurtakning ingibitorlik xususiyati har xil bo'lishi mumkin. Masalan, baland bo'yli kungaboqar o'simligidagi uchki apikal kurtakning ingibirlovchi ta'siri butun poya bo'ylab tarqalgan bo'lib butun vegetatsiya davomida shoxlanishga qarshilik qiladi. Pomidor va kartoshka o'simliklarining o'sishi davomida uchki kurtak uzoqlashgan sari uning ta'siri ham susaya boradi. Tajribalarda apikal kurtakni olib tashlash, uning ingibitorlik xususiyatini yo'qolishiga olib kelishi kuzatilgan.

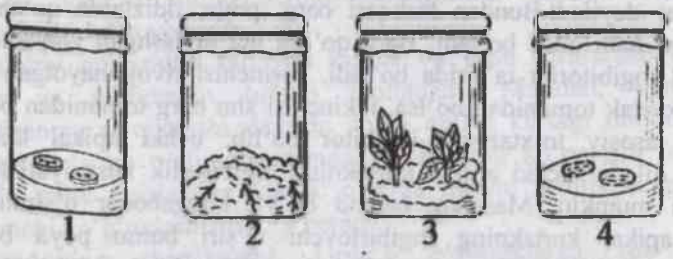
K.Timani va F.Skug apikal kurtagi olib tashlangan poyaga auksin gormonini tomizish yon kurtaklarning o'sishini to'xtatishini tajribalar asosida ko'rsatishgan. Xuddi shunday holat barg yaprog'i olib tashlangan barg bandiga auksin tomizilganda ham kuzatiladi.

Gibberellin gormoni bunday ta'sirga ega emas. Ammo uchki apikal kurtak olingan joyga gibberellin tomizilsa apikal ingibitorlik dominantligining kuchayishi ro'y berishi mumkin. Bu o'z navbatida gibberellin ta'sirida kurtak o'sishining kuchayishi va to'qimalarda auksin miqdorining oshishi bilan ifodalanishi mumkin. Auksinning apikal dominantlikni yuzaga keltirishi sabablari haqida hozirgi vaqtda uchta gipoteza mavjud.

1.Auksin gormonining to'g'ridan-to'g'ri ingibirlash ta'siri, ya'ni uchki kurtakdan kelayotgan auksin miqdori shunchalik yuqoriki u yon kurtaklar o'sishini to'xtatib turadi.

2. Auksin gormonining bazipetal ya'ni hujayralardagi qutbli ko'chirilishi. Buning natijasida auksin poya o'tkazuvchi to'qimalarining yon kurtaklarga tomon rivojlanishiga qarshilik qiladi.

3.Sitokinin uchun raqobat. Agarda o'simlikning kesilgan qismini auksin bilan ishlansa, ushbu qismga fitogormonlar va oziq moddalarning oqib kelishi boshlanadi. H+-pompalari tomonidan faollashgan auksin sitokinin gormonini o'ziga torta boshlaydi. Tajribalarda uchki kurtagi olingan holda sitokinin gormoni tomizilsa, unda ularning o'sishi kuzatiladi. XII.15-rasmda tamaki poyasi o'zagi kallusining differentsiallanishi va o'sishiga ISK va kinetinning birgalikdagi ta'siri keltirilgan.



XII.16-rasm. Tamaki poyasi o'zagi kallusining differentsiallanishi va o'sishiga ISK va kinetinning birgalikdagi ta'siri. (V.V.Polevoy, T.S.Salamatova, 1991). *Kinetin: 1–yo'q, 2–0.02 mg/l, 3–1 mg/l, 4–5 mg/l. ISK barcha variantlarda 2 mg/l.*

Binobarim apikal kurtak va barglarning yon kurtaklar bilan sitokinin uchun raqobati yon kurtaklarning rivojlanishining asosini tashkil qilar ekan.

XII.5. O'SIMLIKLARNING RIVOJLANISHI. KORRELYATIV O'SISH

Rivojlanish jarayonida asosan sifat o'zgarishlarini kuzatilishi, ontogenezning butun davrida rivojlanishni sodir bo'lishi, rivojlanishga harorat, kun va tun nisbatining ta'siri, o'simliklarni gullashini belgilovchi gormonlarning fiziologik ta'siri, o'simliklarni qarishi va yosharishi asosida yotuvchi fiziologik qonuniyatlar tahlil qilinadi.

O'simlikning hayot sikli tuxum hujayraning otalanishi va zigotaning hosil bo'lishidan boshlanib, to tabiiy o'lishigacha davom etadi. Rivojlanish jarayonida asosan sifat o'zgarishi namoyon bo'ladi. O'simliklar rivojlanishini to'rt bosqichga ajratib qarash mumkin:

1.Embrional bosqich. Ushbu bosqich zigotadan boshlanib, urug'ning pishishigacha bo'lgan davrda murtakning rivojlanishini o'z ishiga oladi. Bular *changlanish, changni o'sishi va urug'lanish, ya'ni* chang naychasining murtak xaltasiga yetishi va undan ikkita spermaning bittasi tuxum hujayra yadrosi bilan ikkinchisi murtak xaltaning ikkilamchi yadrosi bilan qo'shilib urug'lanishdan boshlanadi. So'ngra zigota bo'linadi. Shu davrda quyidagi o'zgarishlar bo'ladi: urug' kurtak pardasi o'sib urug' qobig'ini hosil qilsa, tuguncha devorchalari o'sib, meva qavatini hosil qiladi. Urug' murtagi rivojlanib differensiatsiyalana

boshlaydi va birin-ketin boshlangich organni beruvchi hujayralar hosil bo'ladi (poya, ildizsha urug'barg). Keyinchalik prokambiy paydo bo'ladi va zaxira moddalar urug'da to'plana boshlaydi. Bunda fitogormonlar alohida o'rin tutadi. Pishgan urug'da fitogormonlar kamayadi, ingibitor abssizat kislota miqdori oshadi va urug' tinim holatiga o'tadi.

2. Yuvenil bosqich. Rivojlanishning bu bosqichi urug'ning unib chiqishidan boshlanib, to generativ organlarni shakllanishiga qadar davom etadi. Bu davrda vegetativ organ to'la shakllanadi va asosan vegetativ massa to'planadi. Urug'dan chiqqan ildizcha o'sa boradi va unda gibberellin, sitokinin kabi fitogormonlar sintezi boshlanadi va poyaga uzatiladi. Ildiz, poya juda tez o'sadi va shuning bilan birgalikda bargning o'sishi ham jadallashadi. Barglarda xlorofillning sintezlanishi bilan o'simlikning avtotrof oziqlanish boshlanadi.

Yuvenil bosqichning muddati o'simlik turiga bog'liqdir. Masalan, bir yillik o'simliklarda bir necha xafta bo'lsa, ko'p yillik daraxtlarda bir-necha hatto o'n yillab davom etishi mumkin.

3. Yetuklik va ko'payish bosqichi. O'simlik ushbu davrda shona, gul, urug' va meva hosil qilish qobiliyatiga ega bo'ladi. Meva hosil qilish muddatlariga qarab o'simliklarni ikki guruhga bo'lib qaraladi.

Monokarp o'simliklar. Ular o'z hayot mobaynida faqatgina bir marotaba gullab meva beruvchi o'simliklardir. Bu o'simliklar bir yillik yoki ikki yillik o'simliklar bo'lishi mumkin. Masalan, karam, sabzi, piyoz kabi qishloq xo'jaligi ekinlari shular jumlasidandir. Ko'p yillik monokarplarga bambuk daraxti misol bo'lishi mumkin. Ular 20–30 yil yashab, bir marta gullab meva beradi va shuning bilan quriydi.

Polikarp o'simliklar. Bular hayotida ko'p marta gullab, meva beruvchi o'simliklardir. Masalan, ko'pchilik mevali daraxtlar shular jumlasidandir. Ekologik omillardan *harorat-yarovizatsiya,* sutkaning yorug'lik va qorong'ulik davrini almashib ta'sir etishi-*fotoperiodizm* o'simliklarning gullash jarayonida muhim o'rin tutadi.

Yarovizatsiya–bu past harorat ta'sirida o'simlikni gullash fazasiga o'tishidir. Yarovizatsiya kuzgi o'simliklar uchun o'ta zarur bo'lib, odatda, 1–3 oygacha davom etadi (0–7 °C). Issiqsevar o'simliklar uchun 10–13°C bo'ladi. Past harorat murtak, poya va barg uchlaridagi bo'linib ko'payuvchi hujayralarda faollikni oshiradi. Ammo hozircha ushbu holning fiziologik asoslari to'la yechimga ega emas.

Fotoperiodizm–avval aytib o'tilganidek, o'simliklarning gullash jarayonida asosiy o'rinni tutadi va o'simliklar mana shu hol tufayli *uzun*

kunlik o'simliklarga, ya'ni bir kecha kunduz davomida sutkaning yorug'lik qismi qorong'ulik qismidan ancha uzun bo'lganda gullovchi o'simliklar kiradi. Ularga boshoqdoshlar oilasining ko'pchilik vakillari, Shuningdek, kungaboqar, lavlagi va boshqa ayrim o'simliklar kiradi. *Qisqa kunli o'simliklarga–sholi,* kanop, g'o'za, makkajo'xori, tamaki va boshqalar kiradi va ular sutka mobaynida kunning quyoshli vaqti 12 soatdan kam bo'lganda tez va yaxshi gullaydi. Ammo ayrim o'simliklar ham borki, ularning rivojlanishi va hosildorligiga sutkaning yorug'lik qismining davomiyligi ta'sir qilmaydi. Masalan, no'xot, grechixa va boshqa o'simliklarga kunning uzunligi ta'sir etmaydi.

O'simliklarga fotoperiodik ta'sir ularning barglari orqali bo'ladi. Biz bilamizki, barglardagi pigmentlar asosan 660–730 nm to'lqin uzunlikdagi qizil nurlarni yaxshi o'zlashtiradi.

Fotoperiodizmning o'simliklar gullashiga asosiy ta'siri bu ularda ana shu sharoitda gullash gormonlarining ko'plab hosil bo'lishidir. Rus olimi M.X. Shaylaxyan (1937) tomonidan birinchi bor o'simliklarning rivojlanishi gormonal nazariyasiga asos solingan. Ushbu nazariyaga ko'ra fotoperiodizm davrida o'simlik barglarida gullash gormonlari-florigen hosil bo'ladi va u o'z navbatida o'simlikning gullashini tezlashtiradi.

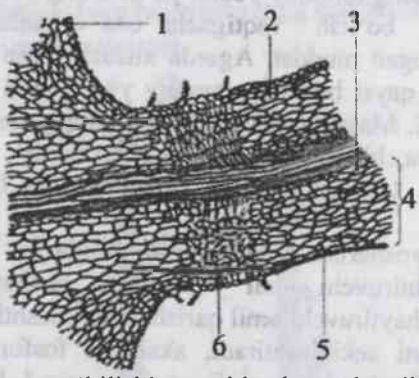
M.X. Shaylaxyanning ushbu nazariyasi keyinchalik tajribalar orqali isbotlandi. Masalan, agar uzun kunlik o'simliklar gibberelin bilan ishlansa, ularning gullashi anchagina tezlashadi. Hozirgi vaqtda ikki xil gullash gormonlari aniqlangan. Bular *gibberellinlar va antezindir.* Antezinlarning tabiati hozirgacha aniqlangan emas.

Uzun kunlik o'simlikda antezin ko'p, gibberelin oz, ular uzun kunda ko'proq gibberellin to'playdi. Qisqa kunli o'simlikda gibberellin ko'p, u bu vaqt ichida ko'proq antezinni to'playdi va gullashni tezlashtiradi. Neytral ya'ni gullashning kunning quyoshli davriga bog'liq bo'lmagan o'simliklarda esa gibberellinlar va antezin gormonlarining to'planish darajasi bir meyordadir.

Qarish va o'lim bosqichi. Bu davrga kelib o'simlik urug' va meva hosil qilishdan to'xtaydi. Hayotchanlik darajasi pasayadi va tabiiy o'lim bilan yakunlanadi. Ushbu bosqichning davomiyligi turli o'simliklar uchun turlicha. Masalan, efemir o'simliklar uchun 2–3 hafta bo'lsa, qarag'ay uchun 500 yil, chinor uchun esa 1500–2000 yil bo'lishi mumkin. Planetamizda hatto 5000 yil yashovshi sekvoyyalar ham mavjud. Qarish bir necha xil bo'lishi mumkin. Masalan, bir yillik o'simliklar birdaniga nobud bo'lsa, ko'p yillik o'tlarning faqatgina yer

ustki qismi nobud bo'ladi xolos. Ularning yer ostki qismi o'z hayotchanligini saqlab qolib keyingi yili ko'karib chiqishi mumkin. Daraxtlarning esa uzoq yillar davomida faqatgina bargi qarib to'kiladi xolos.

Qarish jarayonida biosintez reaksiyalari deyarli to'xtaydi va gidroliz jarayonlari ustunlik qila boshlaydi hamda fotosintez jadalligi, oqsillar va nuklein kislotalarni miqdori kamayadi. Shuningdek, barg va meva bandlarining asosida ajratuvchi qatlam hosil bo'ladi va ularni to'kilishini tezlashtiradi. Qarigan barglarda o'sish gormonlarini miqdori keskin kamaygani holda ingibitor gormonlarning miqdori keskin ortadi. Shuni takidlab o'tish lozimki, fitogormonlardan sitokinin barglarni yoshartirish xususiyatiga ega, ya'ni uning ta'sirida sarg'ish barglar yana yashil rangga o'tadi. O'simliklarda barg to'kilishi vaqtida barg bandida ajratuvchi qism vujudga keladi (XII.16-rasm).



XII.16-rasm. Barg to'kilishi vaqtida barg bandida ajratuvchi qismning vujudga kelishi (V.V.Polevoy, 1989): *1–poya, 2–barg handi, 3–o'tkazuvchi tutam, 4–birlamchi qobiq, 5–epiderma, 6–uzilish joyi.*

Organlarning qarishi ular orasidagi muvozanatni buzishi mumkin. Ayniqsa ildiz bilan poya o'rtasidagi munosabat muhim ahamiyatga ega. Fotosintezning to'xtashi, ildizlar faoliyatining buzilishiga, bu esa o'z navbatida bargni mineral moddalar bilan hamda sitokinin bilan ta'minlanishining buzilishiga sabab bo'ladi.

Morfologik va fiziologik jarayonlarni solishtirish asosida N.Krenke «O'simliklarning siklik qarishi va yosharish» nazariyasini yaratdi. Unga asosan har bir organizm yashab qariydi va nobud bo'ladi. Ammo organizmning rivojlanish davri qarish jarayonidan iborat bo'lib, siklik xarakterga ega. Bu paytda qarish unga teskari bo'lgan yosharish bilan

bo'linib turadi. Yosharishda organizmda yangi organlar hosil bo'ladi va rivojlanadi, lekin bu organizmni avvalgi holatiga qaytish bo'lmaydi. Demak, organizmni mustaqil rivojlanishi yosharishiga qaramasdan orqaga qaytish emas. Hujayra bo'linganda biroz yosharsa ham, yoshga oid o'zgarishlar bo'ladi va va bunda qarishning siklik xarakteri namoyon bo'ladi.

Tabiiyki, tinim holatdagi hujayra, to'qima va organlar sekin qariydi. Faol hujayralarda esa qarish nisbatan yuqori darajada bo'ladi. Tinch holatda yotgan kurtaklardan chiqqan organlarda yoshlik belgilari bo'ladi. Daraxtlarni butash bilan yoshartirish hodisasi shunga asoslangandir. O'simlik organlarining yoshi ikki xil bo'ladi:

1.O'simlikni xususiy yoshi–ya'ni o'sha organni paydo bo'lgan vaqtdan o'rganilayotgan davrgacha o'tgan vaqti.

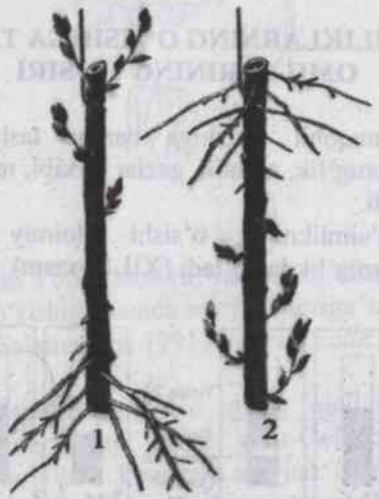
2.O'simlikning umumiy yoshi, ya'ni uning xususiy yoshi bilan shu organni hosil bo'lish vaqtigacha ona organizmini yoshini ham qo'shib belgilangan muddat. Agarda xususiy yosh bir bo'lgan vaqtda, o'simliklarning qaysi birining umumiy yoshi katta bo'lsa shu o'simlik qari hisoblanadi. Masalan, agarda tut bargining xususiy yoshi bir xilda bir oydan bo'lsa, biroq ular ikki xil umumiy yoshdagi tutlardan olingan bo'lsa, tabiiyki, qari tutlardan olingan bargning yoshi katta bo'ladi.

Qarish va yosharish tashqi muhit omillariga ham bog'liq, ya'ni qarishni tezlashtiruvchi omil yosharishni kuchaytirsa, va aksincha yosharishni kuchaytiruvchi omil qarishni yaqinlashtiradi. Masalan, azotli o'g'itlar qarishni sekinlashtiradi, aksincha fosforli o'g'itlar qarishni tezlashtiradi. Shuningdek, azotli o'g'itlar qand lavlagining o'sishini kuchaytiradi, lekin shakar to'plashni kechiktirib yuboradi.

Korrelativ o'sish. Murtak shakllanishi vaqtida qaror topgan o'simlik organlar (qismlari) orasidagi o'zaro munosabatlar mexanizmlari ontogenez davrida ham davom etib, murakkablashib boradi. Bu munosabatlar trofik omillar, elektrik hodisalar va fitogormonlar ishtirokida ro'y beradi. Ammo ushbu jarayonda ham ildiz va apikal meristemalari alohida o'rin tutadi. O'simliklarda morfogenez va o'sish jarayonlari bilan birgalikda funksional faollik ya'ni fotosintez, mineral oziqlanish, suv almashinuvi va harakat reaksiyalarining boshqarilishi ro'y berib turadi. Ushbu barcha jarayonlarning asosiy birligi bo'lib, o'simlik har xil qismlarining nisbatan o'sishi, ya'ni korrelyativ o'sish xizmat qiladi.

Ildiz va poya munosabatlari. Ma'lumki, o'simliklardagi mana shu ikkala qismning doimiy ravishda o'sib turishi tufayli o'simliklar havodan va tuproqdan doimiy ravishda oziqlanib turadilar. Ildiz geterotrof organ bo'lganligi sababli barglardan assimilatlarning kelishiga, poya esa ildizdan suv va unda erigan mineral tuzlarning kelishiga muhtojdir. Ammo korrelyativ o'sishning asosini trofik omillar emas, balki fitogormonlar tashkil qiladi. Masalan, poyaning uchki qismidagi barg primordiylari. shakllanayotgan va yosh barglarda sintezlangan auksin ildiz hosil bo'lishi umumiy genetik dasturning yuzaga chiqishiga yordam beradi. O'z navbatida ildiz uchlarida ham sitokinin sintezlanib, auksin ishtirokida poyaning shakllanishida qatnashadi.

Ildiz sitokinini oqsillar va xlorofill sintezini faollashtiradi, barg og'izchalarining ochilishiga yordam beradi. Shuningdek, sitokinin yon kurtaklarning o'sishiga, barg hujayralarining cho'zilishiga yordam berib, bargning qarishini sekinlashtiradi.



XII.17-rasm. Tol poya kurtaklari va ildizlarining qutblanishi regeneratsiyasi: *1–tabiiy, 2–ag'darilgan.*

Ildizdan o'simlikning yer ustki qismlariga gibberellin ham keladi. Keyinchalik gibberellin shakllanayotgan barglarda sintez bo'la

boshlaydi. Sitokinin va gibberellin o'z navbatida auksinning sintezi va tashiluvini faollashtiradi.

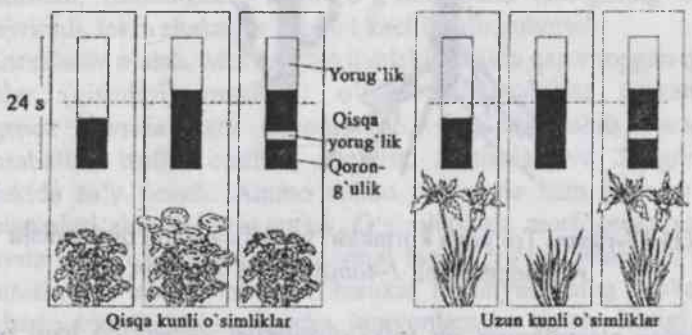
Poya qismlarining korrelativ o'sishi. Poya qismlarining korrelativ o'sishida asosiy o'rinni apikal dominantlik egallaydi. Rivojlanuvchi apikal kurtak barcha uyqu kurtaklarning o'sishini to'xtatib turadi va yon poyalar o'sishini ham to'xtatadi.

Bu dominantlikning mexanizmi shundaki, apikal kurtak o'zining barg primordiylarida ko'p miqdorda auksin gormonini ishlab chiqaradi. Shu tufayli apikal kurtakning yon kurtaklar bilan fitogormonlar va trofik omillar uchun raqobatida ustunlik ro'y berishi tufayli membranadagi H+–pompasining ishi faollashadi hamda sitokininning apikal kurtak tomoniga oqishi kuzatiladi. Apikal kurtak uzoqlashgan sari yon shoxchalar ham rivojlana boradi. Bo'g'im oraliqlarining o'sishi va ularning uzunligi auksin va gibberellin gormonlariga bog'liq. Cho'zilishdan so'ngi poyaning yo'g'onlashishi esa kambiy hujayralariga bog'liqdir.

XII.6. O'SIMLIKLARNING O'SISHIGA TASHQI MUHIT OMILLARINING TA'SIRI

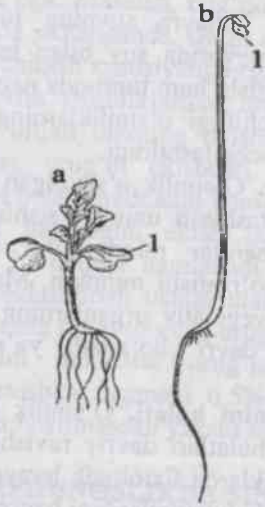
O'simlikning muqobil o'sishiga barcha tashqi muhit omilari, xususan, harorat, yorug'lik, namlik, gazlar tarkibi, mineral oziqlanish va boshqalar ta'sir etadi.

Yorug'lik. O'simlikning o'sishi doimiy ravishda, ya'ni qorong'ulikda va yorug'likda bo'ladi (XII.18-rasm).



XII.18-rasm. Qisqa va uzun kunli o'simliklar gullashini yorug'lik ta'siridagi regulatsiyasi (Amasino, 1998).

Qorong'uda o'sgan o'simliklar rangsiz, organlari uzun va nimjon, barg plastinkasi rivojlanmagan bo'ladi. Shuningdek, bo'g'in oralig'i ham uzun bo'lib, mexanik to'qima sust rivojlangan bo'ladi. Yorug'dagi o'simliklar past bo'yli va organlari anchagina muqobil joylashgan bo'ladi. Ulardagi organik moddalar sintezi anchagina kuchli bo'lib, generativ organlarning shakllanishi jadal bo'ladi. Yorug'likning qizil nurlarida (730–800) hujayralarning bo'linishi sekinlashadi, biroq cho'zilish tezlashadi, ko'k binafsha nurlar esa aksincha ta'sir etadi va o'simliklar pakana bo'lib qoladi. Shuning uchun ham tog'li rayonlarda o'simliklarning bo'yi aynan past bo'ladi (XII.19-rasm).



XII.19-rasm. Yorug'likni (a) va qorong'ulikni (b) gorchitsa o'simtalarining o'sishiga hamda morfogeneziga ta'siri (V.V.Polevoy, T.S.Salamatova, 1991). *1–urug'palla barglar.*

Harorat. O'sishni belgilovchi asosiy omildir. Harorat 0–35 °C oralig'ida bo'lganda o'sish tezligi Vant-Goff qonuniga bo'ysunadi. O'sishni harorat bo'yicha 3 nuqtasi mavjud: *1. Minimal; 2. Optimal; 3. Maksimal.* Ammo bu ko'rsatkichlar turli o'simliklar uchun har xil bo'lishi mumkin. Masalan, g'o'za uchun minimal harorat 10–12°C, optimal–25–35°C, maksimal harorat esa 40–45°C. Optimal haroratda o'simlikning o'sishi eng yaxshi bo'ladi. Haroratning o'simliklarning o'sishiga ta'siriga qarab, barcha o'simliklar jamoasini ikkita katta guruhga bo'lish mumkin.

1. Issiqsevar o'simliklar. Ularning o'sishi uchun minimal harorat 10°C bo'lsa, optimal harorat 30–40°C.

2. Sovuqqa chidamli o'simliklar. Ushbu o'simliklar guruhi uchun minimal harorat 0–5°, optimal harorat esa 25–30°C.

Gazlarning miqdori. Havodagi gazlarning tarkibi o'simliklarning o'sishiga bevosita ta'sir etadi. Atmosfera havosidagi O_2 miqdori ikki marotaba kamaysa ham, o'sish o'zgarmasligi mumkin, lekin qisqa muddatli o'sish tezlashadi. Chunki, hujayra po'stining cho'ziluvchanligi oshadi. Bu holat hujayra pH ko'rsatkichining kislotalik tomonga oshishi bilan izohlanadi.

Suvning miqdori. Hujayra suvning hisobiga o'sishi ma'lum. Binobarin, o'simlikni meyorida suv bilan ta'minlash o'sishga ijobiy ta'sir etadi. Ildizning o'sishi ham tuproqda namlik yetarli bo'lgandagina jadal bo'ladi. Suv taqchilligi o'simliklarning yer ostki va yer ustki organlarining o'sishini sekinlashtiradi.

Mineral oziqlanish. O'simlik o'sayotgan muhitda biron-bir ozuqa elementlarini chiqarib tashlash uning o'sishini sekinlashtiradi. Ammo muhitda mineral elementlar miqdorining normadan ko'p bo'lishi o'sishga salbiy ta'sir ko'rsatishi mumkin. Masalan, o'simliklarga azot ko'p berilsa, ulardagi vegetativ organlarning o'sishi kuchayadi, biroq o'simlikni vegetatsiya davri cho'ziladi, ya'ni hosili juda ham kech pishadi.

O'simliklarning tinim holati. O'simlik ontogenezida faol o'sish, sekin o'sish va tinim holatlari davriy ravishda almashinib turadi. Yil fasllariga qarab o'simliklarda fiziologik jarayonlar ham o'zgarib turadi. O'sishning tinim davrida hujayralardagi hayotiy jarayonlar eng minimal darajaga tushib qoladi. Tinim holati ikki xil bo'ladi, ya'ni majburiy va fiziologik.

Majburiy tinim. O'simliklar o'sishida majburiy tinim holati tashqi muhit omillari ta'sirida kelib chiqadi. Demak, o'simliklar majburiy tinim holatiga sharoit yo'qligi sababli o'tishga majbur. Buni ko'p yillik daraxtlarda yaqqol kuzatish mumkin. Kuz faslidan boshlab novda va kurtaklardagi zaxira modda-kraxmal shakarga aylanadi, hujayralarda suv kamayadi va ularning sovuqqa chidamligi ortadi. Bahor faslidan boshlab, aksincha o'zgarishlar kuzatilib, o'simliklar faol o'sishga o'tadi. Ayrim o'simliklar tinim holatni ildiz tuganagi, piyozbosh, ildiz poya holida o'tkazadi. Urug'larda esa tinim holati ulardagi suvning kamayishi bilan bevosita bog'liqdir.

Fiziologik tinim. Bu holni o'simlik ichki muhitining fiziologik sabablar keltirib chiqaradi. Masalan, ichki kurtak, qobiqni, xususiyati tufayli unmasligi mumkin. Shuningdek, ushbu hol fitogormonlarning nisbati orqali ham paydo bo'lishi mumkin. Masalan, abssizat kislotasi ko'p bo'lsa, kurtaklar tinim holatiga o'tadi. Bu yerda shuni ham aytib o'tish lozimki, fiziologik tinim holati o'simliklarning ontogenezida alohida o'rin tutadi. Masalan, ko'pchilik o'simliklarning pishib yetilgan urug'lari faqatgina ma'lum vaqt tinchlik holatini o'tagandan so'ngina unib chiqish xususiyatiga ega. Masalan, bug'doy donlari ikki haftadan ikki oygacha tinim holatida saqlanganda, chigit esa bir oy saqlangandan keyingina to'laqonli unib chiqish xususiyatiga ega bo'ladi.

Qishloq xo'jaligida ayrim o'simliklarning urug'larining tinim holati xususiyatlarini o'rganish orqali ularning unishini boshqarish usullari ishlab shiqiladi. Masalan, urug'ni ekishdan oldin qisqa muddatli qizdirish bilan uning tinim holati muddatini kamaytirish mumkin. Yangi qazib olingan kartoshka tuganagini ekish uchun gibberellin yoki tiomochevina eritmasida 30 daqiqa namlanadi. Mevali daraxtlarning urug'ini unib chiqishini tezlashtirish uchun ular nam qumda (+5 °C) tutib turiladi. Bahor faslida esa tinim to'xtab, urug'lar bir tekis unadi.

Aytish lozimki, ayrim moddalar urug'laming tinim holatini uzaytiradi. Masalan, kartoshka tuganagi 0,5% gidrel eritmasi bilan purkalsa, u 5 oygacha sifati buzilmasdan yaxshi saqlanishi mumkin.

XII.7. O'SIMLIKSHUNOSLIKDA SINTETIK O'SISH REGULATORLARINI QO'LLASH

Qishloq xo'jaligi amaliyotida o'simliklarni o'stiruvshi sintetik moddalarni qo'llash, o'tgan asrning 40-yillaridan boshlangan. Ushbu moddalarning o'simlikshunoslikdagi tutgan o'rni yildan-yilga kengayib bormoqda. Ayniqsa ularning donchilik va meva yetishtirishdagi ahamiyati juda katta. Sintetik moddalarni qo'llash tufayli olingan iqtisodiy foyda ushbu fiziologik faol moddalarni o'rganish uchun ketgan xarajatdan minglarcha yuqoridir.

Auksin tipidagi o'sishni boshqaruvchi sintetik moddalar. Ayrim sintetik birikmalar xuddi ISK (indol sirka kislotasi) kabi ta'sirga ega. Ammo ulardan farqli o'laroq kichik miqdorlarda va nisbatan uzoqroq vaqt davomida ta'sir qiladi. Chunki, ular yemirilmaydi va to'qimalarda tabiiy ISK kabi tez bog'lanmaydi. Ushbu moddalar indol, fenol birikmalari va naftilalkilkarbon kislotasiga o'xshashdir.

Bu sintetik o'sish moddalarining qo'llanilishi doirasi juda ham keng bo'lib, xilma-xildir:

1. Qalamchalarning ko'karib-tutib ketishini kuchaytiradi. Bunda qalamchalar orqali ko'paytirish mumkin bo'lgan ammo tutib ketishi qiyin bo'lgan mevali va o'rmon daraxtlari qalamchalarining yerga kiradigan tomoni indolilmoy kislotasi (IMK) yoki 1-naftilsirka kislotasi (I-NSK) eritmasi bilan ishlanadi.

2.Partenokarp (urug'siz) mevalar va meva hosil bo'lishini kuchaytirish uchun. Pomidor, bodring va boshqa bir qancha o'simliklar gullariga auksin tabiatli sintetik birikmalar eritmalarini purkash changlanishsiz mevalarning shakllanishiga yordam beradi. Ushbu usuldan issiqxonalarda keng qo'llaniladi.

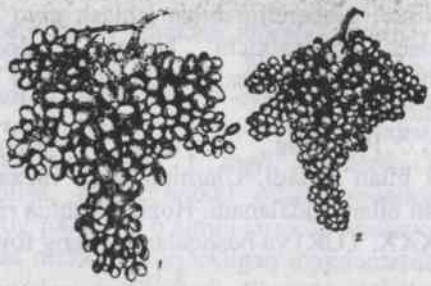
3. Hosilni yig'ishdan oldin mevalarning to'kilishini oldini olish uchun. Olma, nok va boshqa o'simliklarni 1–ISK yoki 2,4–D (2,4–dixlorfenoksisirka kislotasi) bilan ishlash ushbu daraxtlar meva bandlarida ajratuvchi qavat yuzaga kelishini sekinlashtiradi va shu tufayli mevalarning ko'plab to'kilib ketishining oldi olinadi. Shuningdek, hosil yig'imidan oldin ushbu birikmalardan foydalanish mevalarni pishishini ham sekinlashtiradi. Bu esa mevalarning saqlash muddatiga ham ijobiy ta'sir qiladi.

4.Mevali daraxtlarning butoqlarini va gullarini tushirib yuborish uchun. Mevalarning ma'lum bir davrda yetilishi uchun ayrim hollarda ortiqcha gullarni to'kish lozim bo'lib qoladi. Buning uchun daraxtlar gullashning ikkinchi davrida 1–NSK moddasining yuqori konsentratsiyali (15–50 mg/l) eritmasi bilan ishlanadi. Gullarning to'kilishi etilenning hosil bo'lishi bilan bog'liq.

5. Begona o'tlarni yo'qotish uchun. G'alla, makkajo'xori, sholi va boshqa ekinlar ekilgan maydonlarda keng bargli begona o'tlarni yo'qotish uchun 2,4–D hamda xlorfenoks kislotasining eritmasi 0,6–1,5 kg/ga miqdorida qo'llaniladi.

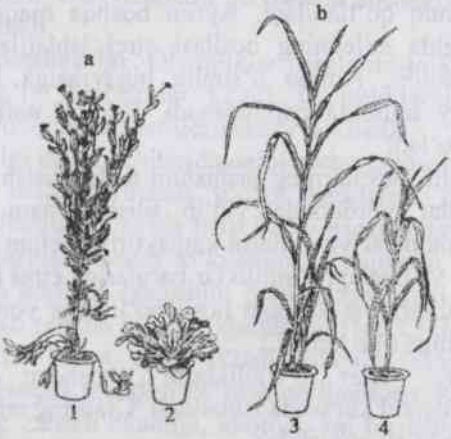
Gibberellinlar. Qishloq xo'jaligi amaliyotida *Fusarium* zamburug'i kulturalaridan olinadigan gibberell kislotasi preparatlaridan keng qo'llaniladi. Ulardan nisbatan keng qo'llaniladiganlari quyidagi hollar uchundir:

1.Uzumning urug'siz navlarining hosildorligini oshirish uchun. Masalan, uzumning qimmatbaho kishmish navining mevasi juda kichik. Uni gibberellin bilan ishlash uzum donasining va boshining katta bo'lishiga olib keladi (XII.20-rasm).



XII.20-rasm. Uzumning kishmish navi mevalariga gibberellinning ta'siri (M.X. Shaylaxyan, 1963): *1–tajriba, 2–nazorat.*

2.O'simliklarni tinim holatidan chiqarish uchun. Yangi yig'ib olingan kartoshka tugunaklarini gibberellinning 1–2 mg/l va tiomochevinaning 20 mg/l eritmasi bilan ishlash ularning tezda o'sishiga va ko'zchalar sonining ko'payishiga olib keladi. Ushbu usuldan bizning sharoitimizda zarur hollarda foydalanish mumkin. Chunki, bizda yerdan bir yilda ikki, ayrim hollarda esa uch martagacha hosil olish mumkin. XII.21-rasmda uzun kunli *rudbek* va qisqa kunli *prosa* o'simliklarining gullashiga ekzogen gibberellinning ta'siri ko'rsatilgan.



XII.21-rasm. Uzun kunli *rudbek* va qisqa kunli *prosa* o'simliklarining gullashiga ekzogen gibberellinning ta'siri (M.X. Shaylaxyan, 1988): *a– Rudbekia qisqa kunda: 1–uchki kurtak gibberellin bilan ishlangan, 2–nazorat, b–Prosa uzun kunda: 3–uchki qismi gibberellin bilan ishlangan, 4–nazorat.*

3.*Arpa o'simligini* gibberellin bilan ishlash pivo ichimligini ishlab chiqarishda asosiy ko'rsatkichi bo'lgan solod birikmasining dondagi miqdorini oshirishda asosiy o'rinni tutuvchi amilazaning hosil bo'lishini tezlashtiradi.

Retardantlar. Poyaning uzayishini to'xtatuvchi moddalar retardantlar nomi bilan ataladi. Ularning ta'sir mexanizmi gibberellin sintezini to'xtatishi bilan ifodalanadi. Hozirgi vaqtda retardantlar sifatida xlorxolinxlorid (XXX, TUR) va boshqalardan keng foydalaniladi.

$$CN_2C_l - CN_2 - +N - CH_3C_l$$

xlorxolinxlorid

Retardantlar xususan, xlorxolinxlorid ko'proq g'alla ekinining shamolda yotib qolishiga qarshi ishlatiladi. Shuningdek, ular poliz ekinlari o'simliklarining, manzarali o'simliklarning va butalarning haddan tashqari o'sib ketishini oldini olish uchun ham qo'llaniladi.

Mevali daraxtlarni ular bilan ishlash esa ularning shoxlanishini tig'izroq bo'lishiga va yosh daraxtlarning meva berishini tezlashtirilishiga olib keladi.

Etilen ($CH_2 = CH_2$). Ushbu gormon yashil mevalarni pishishini tezlashtirish uchun qo'llaniladi. Ayrim boshqa maqsadlar uchun esa qishloq xo'jaligida etilenning hosilasi etrel ishlatiladi. Etrel nordon muhitga chidamlidir. Ammo o'simlik hujayrasiga kirganidan so'ng kuchsiz ishqoriy muhitda parchalanadi. Buning natijasida esa etilen gormoni hosil bo'ladi.

Etrel preparati mevalarning pishishini tezlashtirishi bilan birgalikda ularni mashinalar yordamida yig'ib olishni ham yengillashtiradi. Shuningdek, u shonalar va gullarni kamaytirish uchun ham qo'llaniladi. Bodring, qovoq va boshqa o'simliklar barglariga etrel preparatini sepish ularda onalik gullarining ko'plab hosil bo'lishiga yordam berib, meva hosilining oshishiga olib keladi.

Gerbitsidlar. Ular o'simliklarni o'sishdan to'xtatishda va begona o'tlarga qarshi kurashda ishlatiladi. Ularning tabiati xilma xildir.

1. Yoppasiga ta'sir etuvchilar.
2. Tanlab ta'sir etuvchilar.

Ko'pchilik gerbitsidlar tanlab ta'sir etish xususiyatiga ega, ya'ni ular ma'lum oila yoki turga kiruvchi o'simliklarnigina o'ldiradi. Ammo ma'lum bir gerbitsid o'zining past konsentratsiyasida tanlab ta'sir etsa, yuqori konsentratsiyada esa yoppasiga ta'sir etishi mumkin.

Gerbitsidning asosiy ta'siri shundan iboratki, u hujayraga kirib, uning yog'simon moddalarida eriydi va hujayra metabolizmidagi tabiiy jarayonlarni buzadi. Ularga biz *2,4–dixlorfeniloksiatsetat* (2,4 D), *2–metil–4 xlorfenoksiatsetat* (2 M-4 X) birikmalarini misol qilib ko'rsatishimiz mumkin. Ular 1 mg/l miqdorda ikki urug'pallali o'simliklarga sepilsa, ularni nobud qilishi mumkin, ammo ushbu miqdorda bir urug'pallali o'simliklarga mutlaqo ta'sir etmaydi. Qishloq xo'jaligida makkajo'xori ekilgan maydonlarda begona o'tlarga qarshi *simazin* moddasi qo'llaniladi. Simazin ildiz orqali ta'sir etadi. Shuning uchun u tuproqqa solinadi. Ushbu birikma mitoz jarayoni bosqichlari davomiyligini o'zgartiradi. Shuningdek, u uglevodlar almashinuvini ham buzadi. Bizning respublikamizda g'o'za maydonlarida begona o'tlarga qarshi kurashda *kotaran, monouron* va boshqalar qo'llaniladi. Ushbu birikmalar begona o'tlardagi fotosintez va nafas olish jarayonlarini izdan chiqaradi. Hozirgi kunda kimyoviy yo'l bilan sintezlangan gerbitsidlarning soni anchagina bo'lib (200–250) hozirgi kunda ham ularning sintezi davom etmoqda. Gerbitsidlarni qo'llashning salbiy tomonlari ham bor, chunki ular o'simlik dunyosi bilan birgalikda o'sha yerda mavjud bo'lgan hayvonot dunyosiga ham ta'sir qilishi mumkin. Gerbitsidlarni qo'llashda anchagina ehtiyotkorlik va bilim talab qilinadi.

Defoliant va desikantlar. O'simliklar barglarini to'kib yuboradigan defoliantlarga sun'iy ingibitorlar kiradi. O'simliklarni tezda quritib yuboradigan kimyoviy moddalar desikantlar deyiladi.

Qishloq xo'jaligi dehqonchiligida defoliantlar paxtachilikda mashina terimini amalga oshirish uchun g'o'za barglarini to'kishda keng qo'llaniladi. Defoliantlar ta'sirida barg bandi asosida ajratuvchi qatlam hosil bo'ladi va barglarni tezda to'kilishini ta'minlaydi. Shuning bilan birgalikda ular ko'saklarni pishishini ham tezlashtiradi. Paxtachilikda defoliant sifatida ko'pincha magniy xloratning [$Mg(ClO_3)_2$] 5–12 foizli eritmasi ishlatiladi. Shuni aytib o'tish lozimki, avvalgi vaqtlarda defoliant sifatida *butifos* moddasi ko'plab qo'llanilgan. Keyingi yillarda ushbu birikmaning zaharli ekanligi, ekologiyani buzishi va bir qancha kasalliklarga sabab bo'lishi ma'lum bo'ldi va respublikamiz hududida butifosni qo'llash taqiqlandi. Qand lavlagi va kartoshkani kombaynlar bilan yig'ib olishda ularning yer ustki qismlarida dessikatsiya o'tkaziladi. Shu usul bilan ular barglarining qarishi tezlashtiriladi. Buning uchun [$Mg(ClO_3)_2$] yuqori konsentratsiyada, ya'ni bir gektar ekin maydoni hisobiga 25–30 kg miqdorda sepiladi.

NAZORAT SAVOLLARI

1. O'sish tiplari.
2. O'sish fazalari va o'rganish usullari.
3. O'sish ingibitorlari.
4. Tropizm va uning yo'llari.
5. Fotoperiodizm.
6. Gerbisidlar va ularning qo'llanilishi.
7. Defolyatsiya.
8. O'sishga tashqi muhit omillarining ta'siri.
9. Rivojlanish bosqichlari va ularning tavsiflari.
10. Hujayralar hayotida qaysi bosqichlar ajratiladi?
11. Embrional bosqichda bo'lgan hujayralar qayerda joylashgan?
12. Totipotentlik nima?
13. Izolirlangan hujayra va to'qimalar.
14. O'simliklarni sun'iy o'stirish usullari.
15. Tabiiy tinimni buzish va tinimni uzaytirish usullari?
16. Urug'lar unishida suvning o'rni va zaxira moddalarning sarflanishi.
17. Urug'lar unishida nafas olishning ahamiyati.
18. Urug'larning nish urishi va ularning o'sish tiplari.
19. O'simliklar o'sishining tashqi muhitga bog'liqligi.
20. O'sishga haroratning ta'siri.
21. O'simliklar o'sishiga yoruglik sifatining va davomiyligining ta'siri.
22. Ontogenezning asosiy qonuniyatlari.
23. Monokarp va polikarp o'simliklar.
24. Umumiy va individual yosh nima?
25. Qarish nima va o'simliklar qanday qariydi hamda uning ahamiyati?
26. Bargning qarishiga qaysi jarayonlar xos?
27. O'simliklarning o'limi nima?

XIII. O'SIMLIKLARNING KO'PAYISH FIZIOLOGIYASI

Ma'lumki, evolutsiya jarayonida barcha tirik organizmlar o'zlaridan avlod qoldirib yashashga, ko'payishga moslashgandirlar. Shu jumladan, yosh o'simliklar ham ko'payish bosqichiga o'tish ya'ni geterotrof oziqlanuvchi ko'payish organlarini hosil qilish uchun yetarli darajada vegetativ massa va zaxira moddalarni yig'ish uchun to'xtovsiz o'sib rivojlanadi.

O'simliklarning ko'payishi–ushbu turning va uning vakillarining atrof muhitga tarqalib yashab qolishga imkon beruvchi o'ziga o'xshash organizmlarni hosil qilishdan iborat fiziologik jarayondir.

O'simliklarning ko'payish usullari. O'simliklarda ko'payishning uchta xili: jinsiy, jinssiz va vegetativ ko'payish farqlanadi.

Jinsiy ko'payishda yangi organizm ikkita jinsiy hujayralarning qo'shilishidan hosil bo'ladi.

Jinssiz ko'payish sporali o'simliklar uchun xos bo'lib, u yoki bu darajada aniq navbatlashadigan jinssiz diploid (sporofit) va jinsiy gaploid (gametofit) ko'payishni o'z ichiga oladi. Jinssiz ko'payishda yangi organizm sporofitlarda hosil bo'ladigan sporalardan rivojlanadi.

Vegetativ ko'payish – o'simliklarning vegetativ qismlaridan, ya'ni tallom bo'lakchasidan yoki tuban o'simliklarda ayrim bir hujayralardan, yuksak o'simliklarda organlar hamda ularning ayrim qismlaridan yangi organizm paydo bo'lishini o'z ichiga oladi.

V.V.Skripchinskiyning (1985) ma'lumotlari bo'yicha o'simliklarda ko'payish evolutsiyasi quyidagicha bo'lgan bo'lishi mumkin. Birinchi bosqichda hujayralarning oddiy bo'linish yo'li bilan ko'payish usuli, spora hosil qiluvchilarga, keyinroq esa jinsiy ko'payishga almashgan. So'ngra jinsiy va jinssiz ko'payishning birlashishi natijasida avlodlarning navbatlashishi xos bo'lgan turlar hosil bo'lgan. Keyinchalik nisbatan yuksakroq rivojlangan suv o'simliklarida yashash muhitiga ko'proq moslashgan ko'payishning bitta turi dominantlik qila boshlagan. Yer usti o'simliklarida bu hol yanada yaqqolroq yuz bergan, masalan, moxlarda sporofit yakka o'zi yashay olmaydi va gametofit hisobiga yashaydi. Qolgan yuksak o'simliklarda buning teskarisi yuz berib, gametofit reduksiyalangandir, ya'ni paporotniksimonlarda ular hali o'simta ko'rinishida mustaqil holda saqlanib qolgan bo'lsa, gulli o'simliklarda mikrogametofit 2–3 hujayraga redusirlangan bo'lib, makrogametofit ertangi bosqichda sakkiz yadroli murtak xaltaga aylangandir.

XIII. 1. YOPIQ URUG'LILARNING JINSIY KO'PAYISHI

Ko'payish bu organizmning o'ziga o'xshash organizmlarni hosil qilish fiziologik jarayoni bo'lib, ular shu tufayli o'z turlarining to'xtovsiz yashab turishi va atrof muhitda tarqalishini ta'minlaydilar. Urug'li o'simliklar ikki xil jinsiy va vegetativ ko'payadilar. Yopiq urug'lilarning vegetativ rivojlanishdan generativ rivojlanishga o'tishi gullash initsiatsiyasi bilan bog'liqdir.

Gullash initsiatsiyasi bu apikal meristemalar tomonidan gul hosilasining hosil qilishi bo'lib, o'z ichiga ikki bosqichni induksiya va evokatsiyani oladi. Mana shu bosqichlardan so'ng floral morfogenez ro'y berib gul shakllanadi.

Gullash induksiyasi bu gulning hosilasini shakllantirish uchun o'simlikning tashqi va ichki omillarga sezgirligidir. Ushbu bosqich, ekologik omillar harorat **(yarovizatsiya),** kun va tunning navbatlanishi **(fotoperiodizm)** yoki o'simlik yoshi bilan bog'liq bo'lgan endogen omillarga bog'liqdir.

Yarovizatsiya–bu bir yillik, ikki yillik va ko'p yillik o'simliklarning nisbiy past harorat ta'sirida generativ organlarning rivojlanishining tezlashishiga olib keladigan jarayondir.

Yarovizatsiyaga muhtoj o'simliklarni, ya'ni past haroratda o'sish davri zarur o'simliklarni kuzgi, muhtojmaslarini bahorgi deyiladi. Birinchi bor, boshoqdoshlarda xususan, bug'doyda yarovizatsiya jarayonini o'rganish 1918-yilda G.Gasner tomonidan boshlangan. Ikki va ko'p yillik o'simliklar uchun yarovizatsiya jarayoni zarur hisoblanadi. Bir yillik o'simliklar uchun esa yarovizatsiya fakultativdir.

Yarovizatsiya past haroratda bo'lib o'tganligi tufayli o'simliklardagi o'sish jarayonlari to'xtaydi, ammo boshqa bir qancha fiziologik jarayonlar u yoki bu darajada davom etib turadi. Masalan, yarovizatsiyadan so'ng o'simlikning o'sish yo'nalishidagi o'tkazuvchi to'qimalarning soni oshadi. Buning natijasida meristema trofik va boshqaruvchi omillar bilan yanada yaxshi ta'minlanadi. Shuningdek, boshoqdoshlarning xususan, bug'doyning to'planishi ham yuqori darajada bo'ladi. Bu o'z navbatida faqatgina o'simliklarning yuqori hosildorligini ta'minlabgina qolmasdan, balki 1 ga maydonga sepilishi zarur bo'lgan bug'doy donlari miqdorini bahorgisiga nisbatan ikki baravar kam bo'lishiga olib keladi.

Hozirgi vaqtda ekinlarga yarovizatsiyaning zarurligi ushbu davrda past harorat tufayli o'simliklarda qandaydir gullashni kuchaytiruvchi

moddaning yig'ilishi bilan bog'liq deb qaraladi. Gullashni kuchaytiruvchi *vernalin* (lotincha–vernalin–bahorgi) deyiladi. Ayrim olimlarning fikricha vernalin GA gormonining faol bo'lmagan shakli ham bo'lishi mumkin.

Yarovizatsiya jarayonida hodisalarning ketma ket kelishligini quyidagi sxema orqali ko'rsatish mumkin.

Past harorat holati ⟶ Yarovizatsiya ⟶ Vernalin kuchaytiruvchi ⟶ Gullashni hosil (GAga o'xshash) ⟶ Gul bo'lishi.

O'simliklarni past haroratga nisbatan sezuvchanligi bitta gen yoki bir nechta gen tufayli boshqarilishi mumkin. Masalan, past haroratga sezuvchanlik lunariya, belina o'simliklarida bitta gen orqali boshqarilsa, arabidopsis o'simligida bir nechta gen tufayli amalga oshadi. Arabidopsis o'simligi urug'lari ivitilgandan 2 kundan so'ng yarovizatsiya qilinsa ularning gullashi 40–45 kundan so'ng ro'y bersa, uning 10–15 kunlik o'simtalarini yarovizatsiya qilish arabidopsisning 105–110 kundan so'ng gullashiga olib keladi.

Yarovizatsiya odatda 1–3 oy davom etadi va nisbatan samarali harorat 0–7°C hisoblanadi. Issiqsevar o'simliklar yarovizatsiyasi mobaynidagi eng muqobil harorat 10–13°C hisoblanadi. Ayrim o'simliklarda, masalan, suli va karam o'simliklarida past haroratning bo'linib-bo'linib turishi yarovizatsiyaning samaradorligini kamaytiradi. Yarovizatsiyaning eng muhim sharoiti bu bo'linuvchi hujayralarning mavjudligidir. Ushbu hol murtakda yoki poya hamda yosh barglarning apikal meristemalarida ro'y beradi. Shuningdek, saqlab qo'yilgan sabzi va karam poyalari tepasida ham, yarovizatsiya yaxshi yuradi. Yarovizatsiya jarayonida hosil bo'lgan o'zgarishlar faqatgina hujayralarning bo'linishi orqali berilishi mumkin.

Yarovizatsiyaning fiziologik-biokimyoviy tabiati hozircha ma'lum emas. Ammo ayrim o'simliklarda yarovizatsiya davrida yoki undan keyin GA gormoni miqdorining ko'payishi kuzatilgan.

Fotoperiodizm. Fotoperiodizm tushunchasi 1920–1923-yillarda amerikalik olimlar U. Garner va G.Allerlar tomonidan fanga kiritilgan. Ularning tajribalar asosida qilgan xulosalariga asosan o'simliklarning vegetatsiyadan gullashga o'tishida hal qiluvchi omil bo'lib kun va tunning nisbiy uzunligi xizmat qiladi.

Kunning uzunligi har xil o'simliklarning gullashiga turlicha ta'sir ko'rsatadi. Bu jihatdan o'simliklarni quyidagi 5 guruhga bo'lib qarash mumkin.

1.Kun uzunligiga befarq o'simliklar. Ularga keng arealda tarqalgan ko'pchilik o'simliklar va ayrim tropik o'simliklar turlari kiradi. Masalan, *g'o'za, no'xot* va *grechka* o'simliklari.

2.Uzun kun o'simliklari. Ular uzun kunda va ayrim vaqtlarda to'la yorug'likda ham gullashi mumkin. Ularga mo'tadil iqlim o'simliklari, Masalan, *boshoqdoshlar, karamguldoshlar* oilalari vakillari va *ukrop, lavlagi* kabi o'simliklar hamda *kleverning* ayrim turlari kiradi.

3.Qisqa kun o'simliklari. Bu o'simliklar uzoq tunli kunlarda gullaydilar. Ular ekvatordan shimolroq yoki janubroqda o'sadi. Qisqa kun ekinlariga *makkajo'xori, sholi, soya* va *xrizantema* kabi o'simliklar misol bo'la oladi.

4.Uzun-qisqa kunli o'simliklar. Ushbu o'simliklarning gullash davriga o'tishi uchun ular avvalo uzun kunlarda, so'ngra esa qisqa kunlarda o'sishi zarur. Shunday o'simliklarga *Bryophyllum srenatum, Sestrum nosturnum* kiradi.

5.Qisqa-uzun kunli o'simliklar. Bu o'simliklar avval qisqa kunda so'ngra uzun kunda o'ssalargina ularning gullashi ro'y beradi. Shunday o'simliklarga *o'rmalovchi sebarga* va *qo'ng'iroqguldoshlarning* ayrim turlari misol bo'la oladi.

O'simliklarning kun uzunligiga sezgirligi bitta gen tufayli, masalan, mamont navli tamakida, arabidopsisning mutant o'simligida yoki bir nechta gen tufayli (sorgo, jenshin) bo'lishi mumkin. Ammo gullashni indutsirlovshi genlar maxsus genlar emas. Bu genlar *pleyotrop* (ko'p qirrali) samaradorlikga ega. Masalan, bug'doydagi gullashga javobgar gen uning bo'yiga ham ta'sir qiladi. No'xotdagi shunday genlar esa bo'g'im oraliqlari uzunligiga, shonalashga va barglarning morfologiyasiga ta'sir qiladi.

Evokatsiya bu lotincha–«evocatio» chaqirish ma'nosini anglatadi va gullash initsiatsiyasining tugallovshi fazasi bo'lib, apeksda gul hosilasi vujudga keladi. Agar biz fotoperiodning gullash initsiatsiyasini barg fazasi deb qarasak, evokatsiya uning poya bosqichidir. Bunda poya apikal meristemasida ketma-ket eruvchan qandlar miqdori, invertaza fermenti faolligi, mitoxondriyalar soni, nafas olish jadalligi hamda nuklein kislotalar va oqsillar sintezi kuchayib oqsilning miqdor va sifat o'zgarishlari ro'y beradi. Buning natijasida hujayralarning mitotik faolligi oshadi va gul hosilasining hosil bo'lishi uchun sharoit yaratiladi.

Apikal meristemaning gul hosil qilishga qatiy o'tishi determinatsiya deyiladi. Bunday vaqtda apeksda gistologik va morfogenetik o'zgarishlar kuchli boshlanadi.

Binobarin evokatsiya o'z ichiga molekular va hujayra ichki jarayonlarini olib floral morfogenez, ya'ni gul shakllanishi uchun sharoit yaratib beradi.

Rossiyalik olim M.Shaylaxyan 1937-yilda o'zining o'simliklar gormonal rivojlanishi nazariyasini yaratdi. Bu nazariyaga asosan o'simliklar uchun qulay fotoperiodda uning barglarida florigen gormoni hosil bo'lib buning natijasida o'simlikning gullashiga induksiya beriladi.

Floral morfogenez. Gullash initsiatsiyasi (induksiya va evokatsiya) gulning rivojlanishi uchun sharoit yaratadi. Shakllangan gul kosachabarglar, gultojibarglar, androtsey (changchilar) va ginetsey (mevabarglardan) iborat. Changchilar mikrosporofillardan, meva barglari esa megasporofillardan iboratdir.

Changchilar changchi ipidan va changdondan iboratdir. Changdon odatda ikki qismdan iborat va ularning har bir yarmida ikkitadan uyacha yoki chang xaltachasi bo'lib, ular mikrosporangiylarga o'xshashdir. Changchi tashqi tomondan epiderma bilan qoplangan. Uning ostida uchta qavat bo'lib, ularning eng keyingisi *tapetum* deyiladi. Tapetumda ko'p yadroli hujayralar bo'lib, oziq to'qimasi vazifasini bajaradi. Har bir uyacha markazida sporogenli to'qima joylashgan bo'lib, uning hujayralarida mikrosporalar (changdonlari) hosil bo'ladi.

Urug'chi 3 qismdan, ya'ni tumshuqcha, poyacha va tugunchadan iborat. Tugunchada meva barglaridan hosil bo'lgan bir yoki bir qancha urug' kurtaklar bor. Meva barglarining ichkarisida urug' murtak mavjud. Urug' murtak ichida esa sakkiz yadrolik murtak xaltasi joylashgan.

XIII.2. JINS DETERMINATSIYASI

Jins determinatsiyasi yoki jinsning aniqlanishi bu yopiq urug'lilarning ma'lum bir jinsli gul va gullar hosil qilishga tayyorgarlik holatidir.

Jins determinatsiyasi genlar faoliyati va tashqi va ichki muhit faktorlariga bog'liqdir. Gullar bir jinsli yoki har xil jinsli bo'lishi mumkin. Har xil jinsli gullar bitta o'simlikning o'zida (bir uyli) yoki har xil o'simliklarda (ikki uyli) shakllanishi mumkin. Tabiatdagi mavjud o'simliklarning ko'pchiligi evolutsiya mobaynida bir uyli o'simliklar bo'lib shakllangandir. Ikki uyli o'simliklar turlari nisbatan juda kam bo'lib, biz ularga ismaloq, terak, tol kabilarni misol qilib ko'rsatishimiz mumkin. Gullari tuzilishini hisobga olmagan holda, morfologik ko'rinishi jihatidan ikki uyli o'simliklar bir-biridan keskin

farqlanmasligi mumkin. Masalan, maymunjon o'simligining ota-ona xillari deyarli farqlanmaydi. Ammo, kanop, ismaloq va terak o'simliklarining ota-ona formalari bir-biridan kuchli farqlanadi.

Jins determizmi faqatgina anatomik tuzilishi va morfologik belgilar bilangina ajralib qolmasdan, balki biokimyoviy va fiziologik xossalari bilan ham farqlanadilar. Masalan, ismaloq o'simligining ona xillari ota o'simliklarga nisbatan anchagina baquvvat hamda ko'p yashaydi. Shuningdek, ona o'simliklar har xil qismlarining to'qimalari faol tiklanadi.

Ota o'simliklar hujayralarida oksidlanish jarayonlarining jadalligi anchagina yuqoridir. O'simliklarda onalik belgilarini hosil bo'lishiga qaratilgan o'zgarishlar feminizatsiya, otalik belgilari tomonga o'zgarishlar maskulinizatsiya deyiladi.

Jinsning fenotipik aniqlanishi. Har xil jinsli gullarda jinsning paydo bo'lishi va ikki uyli o'simliklarning paydo bo'lishi tashqi muhit omillariga, ya'ni yorug'likning spektral tarkibiga, yorug'lik kuchiga va davriga, haroratga, mineral oziqlanishga, havoning tarkibiga va boshqa hollarga bog'liq. Masalan, qisqa kunli ekinlar bo'lgan makkajo'xori, kanop o'simliklarda yorug'lik miqdorining kamayishi ko'proq onalik belgilarini kuchaytiradi. Kunning uzun bo'lishi esa maskulinizatsiyani kuchaytiradi. Shuningdek, qisqa to'lqinli yorug'lik miqdori bodring o'simligida feminizatsiyani chaqiradi.

Yuqori namlik va nisbatan past harorat onalik gullari hosil bo'lishiga olib kelsa, haroratning yuqori bo'lishligi otalik gullarining rivojlanishiga olib keladi. Shuningdek, azotli o'g'itlar feminizatsiyani yuzaga keltirsa, kaliyli o'g'itlar maskulinizatsiyaga sabab bo'ladi.

Jinsning genetik aniqlanishi. Ikki uyli o'simliklardan ismaloq va kanopda jinsiy xromosomalar XX va XY topilgan. Jinsga xos genlar faqatgina jinsiy xromosomalarda emas, balki autosomalarda ham joylashishi mumkin. Bunga misol tariqasida biz kenaf o'simligini ko'rib chiqamiz. Kanop o'simligining vegetativ hujayralarida 18 dona autosoma va X hamda Y xromosomalar mavjud. Demak, undan 2 dona gameta hosil bo'lib 9 X yoki 9 Y bo'ladi

Bundan tashqari kanop o'simligida kuchsiz feminizatsiyani yuzaga chiqaruvchi allel genlar X_m ham mavjud bo'lib va uning natijasida X_m xromosomali o'simliklarda onalik to'pgullari ham hosil bo'lishi mumkin. Ammo ushbu o'simliklarning o'zi doimo ham ona o'simlikga o'xshash bo'lavermaydi. Shuningdek, X_mX_m–xromosomalar onalik

to'pgullarini hosil qilishi mumkin ammo boshqa ko'rinishlari jihatidan ota o'simlikka o'xshaydi.

Jins aniqlanishi va fitogormonlar. Jins determinatsiyasi gormonlar nisbatiga ham bog'liqdir. Masalan, sitokinin, auksin, etilen va ABK feminizatsiyaga, gibberellin esa maskulinizatsiyaga yordam beradi. Buning isboti sifatida ismaloq va kanop o'simliklarida kuzatilgan quyidagi hollarni keltirish mumkin.

1.Yosh o'simliklarni sitokinin, auksin yoki etilen gormonlari bilan ishlash ularda onalik xususiyatlarini yuzaga chiqishini kuchaytiradi. Shuningdek, bodring o'simligi barglariga etilen gormonining analogi bo'lgan uglerod oksidi (CO) bilan ishlov berish ham feminizatsiyani yuzaga chiqishini tezlashtiradi. Ammo boshqa bir gormon gibberellinning ta'siri buning teskarisidir, ya'ni tugunchali gullar yoki onalik o'simliklari rivojlanishini to'xtatadi.

2. Gibberellenning ta'minotchisi bo'lgan barglarni olib tashlash, sitokininning ta'minotchisi bo'lgan ildizlarni qoldirish feminizatsiya tomon, ildizlarni qirqib barglarni qoldirish esa maskulinizatsiya tomon siljishga olib kelgan.

3. Kanop va ismaloq o'simliklari o'rganilganda ular to'qimalarida sitokinin miqdorining yuqoriligi aniqlangan. Shonalash davrida esa ota o'simliklarda gibberellin miqdori ko'pligi kuzatilgan. ABK gormoni o'simlik to'qimalarida GA miqdorini kamaytirganligi tufayli feminizatsiyani kuchaytiradi. Uzun kun fotoperiodik davri ham barglarda GA sintezini kuchaytirganligi uchun maskulinizatsiyani ham kuchaytiradi.

Yuqoridagilardan kelib chiqib, tashqi muhit omillarining (yorug'lik, harorat, mineral oziqlanish, namlik va boshq.) jins determinatsiyasiga ta'siri o'simlik to'qimalaridagi fitogormonlar miqdorlari nisbatining o'zgarishi bilan boradi deb aytish mumkin. Fiotogormonlar, generativ rivojlanish va jins determinatsiyasi genetik programmasini ishga tushiradigan genlarga ta'sir qiladi.

Gulning rivojlanishi. Evokatsiya davomida floral va apikal meristemalarning ta'siri natijasida gullashning morfogenetik programmasini yuzaga chiqaruvchi genlar faollashadi. Bunda apeksning shakli o'zgarib hujayralarning bo'linish miqdori ko'payadi. Birinchi navbatda kosachabarglarning o'rni va gultojibarglarning primordiylari, so'ngra esa tugunchalar hamda meva barglari hosil bo'la boshlaydi. Bunda avvalo xuddi barg primordiylari shakllanganidagi kabi initsial hujayralarning fiziologik va morfologik guruhlari ajraladi. Ushbu

guruhlar keyinchalik gul qismlarining morfogenezini yuzaga chiqishiga xizmat qiladi. Masalan, tuguncha ipi primordiy hujayralarning avvalo apikal so'ngra esa interkalyar bo'linishi va o'sishi natijasida vujudga keladi. Shuningdek, initsial hujayralarning boshqa bir qismi changchi to'qimalarining hosil bo'lishini boshlab beradi.

Meva barglarning primordiylari taqasimon shaklga kelib qirralari bo'ylab o'sadi va uzayadi. Tuguncha mana shunday qilib hosil bo'ladi. Meva barglarining ichki tarafida urug'kurtaklarning primordiylari hosil bo'ladi. Urug'kurtak o'sib rivojlanib *integument* va *nutsellusni* hosil qiladi.

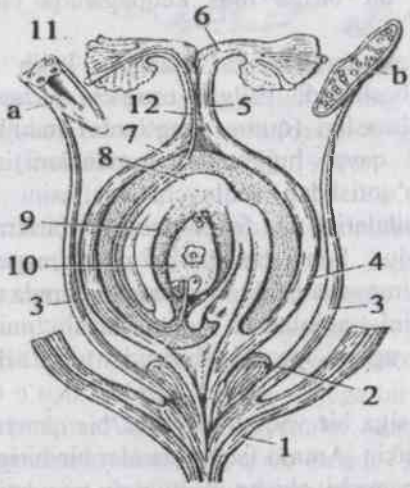
Nutsellus *megasporangiy* vazifasini bajaradi. Uning hujayralaridan bittasidan *arxesporial* shakllanadi. Arxesporial hujayraning meyoz bo'linishi natijasida 4 dona gaploid makrospora hosil bo'ladi. So'ngra ularning 3 donasi yemiriladi va qolgan bittasidan murtak xalta (qiz gametofit) shakllanadi. Murtak xaltadagi hujayraning ketma-ket 3 marotaba mitoz yo'li bilan bo'linishi natijasida 8 dona gaploid yadrolar hosil bo'ladi. Ammo bu yerda shuni aytib o'tish lozimki, birinchi mitoz bo'linishdan so'ng hosil bo'lgan qiz hujayralar qutblangan gametofitning qarama-qarshi tomonlariga qarab yo'naladi va u yerda yana ikki marta bo'linadi. Har bir qutbdagi 3 dona yadro hujayraga aylanadi. Changlanuvchi qutbdagi hujayralardan bittasi tuxum hujayrani (ayol gametofit) qolgan ikkitasi esa *sinergidlarni* hosil qiladi. Gametofitning *xalazal* tomonidagi 3 dona yadro *antipodlar* deb ataluvchi hujayralarni hosil qiladi. Gametofitning har bir tomonida rivojlanmasdan (hujayra hosil qilmasdan) qolgan hujayralar uning markaziga qarab harakatlana boshlaydi va u yerda bir-biri bilan qo'shilib markaziy hujayraning ikkilamchi diploid yadrosiga aylanadi. Mana shu diploid yadroli hujayra keyinchalik endosperm hosil bo'lishining asoschisi bo'lib xizmat qiladi. Tuxum hujayra va ayol gametofit mana shunday holda urug'lanishga tayyor holga keladi.

Sporogen to'qimalarning changchi hujayralari ketma-ket ikki marta, ya'ni avval meyoz, so'ngra esa mitoz yo'li bilan bo'linadi. Buning natijasida har bir ona hujayradan 4 dona gaploid mikrosporalar hosil bo'ladi. Sporogen ona hujayralar mana shu mikrosporalar hosil qilish davrida sitoplazmasidagi ko'p qism RNK va oqsillarni yo'qotadi. Yadroning o'sishi davomida mikrosporalar mitotik hamda assimetrik bo'linadi va buning natijasida changchi donchasining (erkak gametofitning) ichida vegetativ yadro bilan birgalikda kichkinagina generativ yadroga ega bo'lgan generativ hujayra hosil bo'ladi.

Generativ hujayra bo'linib, ikkita spermani (erkak gametofit) hosil qiladi. Ko'pchilik tur o'simliklarda ushbu jarayon changchi naychasining ichidayoq ro'y beradi. Vegetativ hujayralar changchi donachalarining hayot faoliyatiga hamda changchi naychasining o'sishiga yordam beradi.

Changchi donchasida bir qancha oziq moddalari (oqsillar, uglevodlar, lipidlar), vitaminlar, o'sishni faollashtiruvchi va to'xtatuvchi (ingibitor) moddalar mavjud. Shuningdek, yetuk changchi tarkibida 10–15% suv saqlaydi.

Sinergidlarning asosiy ahamiyati shundaki, ular xemotrop moddalarni ajratishi tufayli avvalo changchi naychasining murtak xaltaga tomon jalb qilinishiga, qolaversa spermalarning tuxum va markaziy hujayralar oralig'iga yetkazib beradi. Ammo sinergidlarning *guastoriylar* vazifasini, ya'ni somatik hujayralardan oziq moddalarni yutib ularni tuxum hujayrasi va murtak xaltaga yetkazib berishi ham ehtimoldan xoli emas. Antipodlarning ahamiyati esa murtak xaltani oziq moddalar bilan ta'minlab turishdan iboratdir (XIII.1-rasm).



XIII.1-rasm. Gulning tuzilishi: *1–gultojtbarglar, 2–nektarchi, 3–changshi ipi (a–changchining kundalang kesimi, b–changshining uzunasiga kesimi). 4–tuguncha devori, 5–ustuncha, 6–changdon, 7–tuguncha, 8–xalaza, 9–nijtsellus 10–murtak xalta 11–tumshuqshasi 12–changshi nayi*

Urug'lanish. Ushbu jarayonni uch qismga bo'lib qarash mumkin: a) changlanish, ya'ni shamol, suv, hasharotlar yoki boshqa bir omil

tufayli chang donchasining urug'chi tumshuqchasiga kelib tushishi; b) urug'chi to'qimalaridan changchining va chang naychasi o'sishi; d) urug'lanish, ya'ni zigotaning hosil bo'lishi. Ushbu jarayonlar anatomik va morfologik jihatdan juda yaxshi o'rganilgan. Ammo uning fiziologik va biokimyoviy jihatlari endigina o'rganilmoqda.

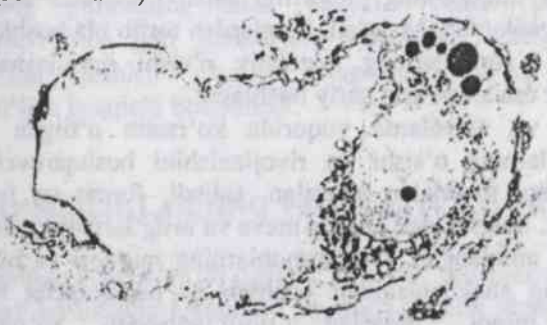
Urug'lanishning yuz berishi uchun avvalo changchi urug'chi yuzasi taramlariga yopishishi lozim. Chang donachasining ikki xili, ya'ni yopishqoq moddasi bor yoki yo'qligi bilan ham bir-birlaridan farqlanadilar. Changchi donchasining qobig'i ikki tashqi va ichki qismlardan, ya'ni *intin* va *ekzin* qavatlaridan iborat. Intin o'z tarkibida selluloza va pektin moddalaridan tashqari urug'chi va changchi to'qimalarining bir-birini o'zaro «tanishida» qatnashuvchi oqsillarni va gidrolitik fermentlarni (nordon fosfatazalar, RNKaza, proteazalar va boshq.) tutadi. Ekzina tashqi muhit omillariga nisbatan chidamlilik xususiyatini beruvchi, terpenoidlar tabiatiga mos *sporopollinin* moddasini tutadi. Shuningdek, ekzinda urug'lanish jarayonida tur ichidagi va turlararo mos keluvchanlikni nazorat qiluvchi, ya'ni urug'chi va changchining bir biriga mos kelmaganida faoliyat ko'rsatuvchi oqsillar mavjud.

Urug'chi yuzasi taramlariga changchi kelib tushganidan so'ng changchi shisha boshlaydi. Etilgan urug'chi yuzasi taramlarida shira bo'lishi yoki bo'lmasligi (quruq urug'larda) mumkin. Shira urug'chi yuzasi epidermal qavat hujayralari tomonidan ishlab chiqiladi va tarkibida suv yo'qotishdan saqlovchi vazifasini bajaruvchi lipidlar (mumlarning hosilalari) va fenol tabiatli birikmalar (antotsianlar, flavonoidlar) mavjud. Fenol birikmalari chang naychasining o'sishida, infektsiyalardan himoyalanishda va changchi hamda urug'chilarning bir-birlariga mosligini aniqlashda qatnashishi mumkin. Ko'pchilik o'simliklarning urug'chi yuzasi shirasida turli xil oqsil birikmalari bo'lishi mumkin.

Urug'chi yuzasiga bir vaqtning o'zida bir qancha changchi donlari kelib tushishi mumkin. Ammo faqatgina ular bir-biriga tur yoki turlararo mos kelsagina changchi shisha boshlaydi va ekzin hamda intindan glikoproteinlar ajrala boshlaydi. Agarda changchi va urug'chi bir-biriga mos kelmasa changchi yuzasida urug'chidan ajratuvchi *kalloz* qobig'i vujudga keladi.

Urug'chi va changchi bir-birlariga mos kelganda urug'chi yuzasini yoruvchi hamda changchi naychasining hosil bo'lishida qatnashuvchi ko'pchilik gidrolitik fermentlarning (kutinaza) faolligi ortadi. Vegetativ

hujayra, keyin ikkita urug' hujayralari (spermiylar) urug' kurtak tomonga harakatlanadi. Sinergidlarning bittasi murtak xaltaga kiradi va spermiylar chiqadi. Ushbu spermiylarning bittasi tuxum hujayrasining yadrosi bilan qo'shilib zigotani hosil qiladi, ikkinchisi esa keyinchalik endosperm hosil qiluvchi markaziy hujayraning qutblangan yadrolari bilan qo'shiladi (ushbu qo'sh urug'lanish holati 1988-yilda S.G.Navashin tomonidan ochilgan). Urug'lanishdan keyin tuxum hujayradan hosil bo'lgan zigota *diploid,* markaziy hujayra esa *triploid bo'lib* qoladi (XIII.2-rasm).



XIII.2-rasm. Go'za *(Gossypium hirsutum)* zigotasining ko'rinishi (urug'lanishdan 4 soat o'tganidan so'ng). *Hujayraning xalazal tomonida yadro atrofida plastidalar va mitoxondriyalarning to'planishi* (Embriologiya rasteniy, 1990).

Urug'langan tuxum hujayradan gulli o'simliklarning murtagi, markaziy hujayradan esa urug'ning endospermi hosil bo'ladi. Qo'sh urug'lanishning ahamiyati shundaki, zigota hamda endosperm hosil qiluvchi birlamchi hujayra qo'sh irsiychanligi sababli yuqori hayotchanlikga va yashash muhitiga moslanuvchanlik xususiyatiga ega bo'ladi. Shuni aytib o'tish lozimki, murtak xaltaga bir nechta changchi naychalari kirishi mumkin. Ammo bu naychalar odatda urug'lanishda qatnashmaydi va degeniratsiyalanib yo'qolib ketadi. Vegetativ hujayra jinsiy hujayralar uchun oziq muhiti bo'lib hisoblanadi.

Urug' va mevalarning rivojlanishi. Mevalarning rivojlanishini uchta qismga bo'lib qarash mumkin: 1) changlanishgacha xumchalarning shakllanishi; 2) changlanish va urug'lanishdan so'ng hujayralarning bo'linishi hisobiga o'sishi; 3) hujayralarning cho'ziishi hisobiga o'sish; 4) pishish. Changlangan tuxum hujayrasi va endosperm va o'z rivojlanishini boshlagan urug' mevaning o'sishiga kuchli ta'sir

eta boshlaydi. Masalan, biron bir sabab bilan rivojlanmay qolgan urug'lar mevalarning to'kilib ketishiga sababchi bo'ladi.

Urug'kurtak va rivojlanayotgan urug'lar mevalarning o'sishi va rivojlanishini o'zlari ajratayotgan gormonlar, masalan, gibberellin orqali boshqaradi. Ko'pchilik o'simliklarda auksin, gibberellin va sitokinin gormonlarining sintezlanishi markazi rivojlanayotgan urug'lar ekanligi amalda isbotini topmoqda. Xususan, birinchi bor gibberellin va zeatin gormonlari pishmagan urug'lardan ajratib olingan. Mana shu o'sish gormonlari miqdorining yuqoriligi sababli mevalar oziq moddalarini boshqa organlardan, Masalan, barglardan tortib ola boshlaydi va buning natijasida o'simliklarning vegetativ o'sishi sekinlashadi. Bir yillik o'simliklar esa sekin asta qariy boshlaydi.

Urug' va mevalarda yuqorida ko'rsatib o'tilgan gormonlardan tashqari ularning o'sishi va rivojlanishini boshqaruvchi bir qancha biologik faol moddalar, Masalan, salitsil, fumar va ferul kislotalari aniqlangan. Shuningdek, ularda meva va urug'larning o'sish ingibitorlari ABK ham aniqlangan. Fitogormonlarning miqdori va nisbati urug' va mevalarning shakllanishidan boshlab to pishgunicha bir necha bor o'zgarib turadi. Masalan, urug'lanishdan so'ng gibberellin gormoninining miqdori juda yuqori bo'ladi. Ozgina keyin esa auksinning miqdori yuqori bo'ladi. Auksin miqdorining oshishi endosperm hujayralarining bo'linishga o'tish davriga mos keladi. Auksinning miqdori maksimumga yetganidan so'ng murtak rivojlana boshlaydi. Auksin gormonining keyingi yuqori miqdori urug' atrofidagi meva endosperm hujayralarining jadal bo'linishi vaqtiga to'g'ri keladi. Bu davrda urug'da eng ko'p auksin to'plangan bo'ladi. Hujayralarning bo'linishini kuchaytiruvshi gormonlarning eng ko'p miqdori yosh mevalar va urug'larda bo'ladi.

Mevalarning pishishi, ushbu holni tezlashtiruvchi va tugallovchi etilen gormoni miqdorining oshishi bilan boradi.

Urug' va mevalarning pishishi davrida bir qancha metabolik o'zgarishlar yuz beradi. Masalan, nafas olish jadalligi urug' va mevalar shakllanishining boshlang'ich davrida eng kuchli bo'lib, keyinchalik susayib boradi. Nafas olishning asosiy substrati bo'lib, qandlar va organik kislotalar xizmat qiladi. Urug' va mevalarning tez rivojlanishi davrida keyinchalik parchalanuvchi kraxmalning sintezi kuchayadi. Pishmagan mevalar tarkibidagi xloroplastlar ishtirokida ham uglevodlar sintezlanishi mumkin, ammo urug' va mevalarga oqib keluvchi assimilatlarning asosiy qismi barglarda sintezlanadi. Mevalarning o'sishi

davrida ular tarkibidagi organik kislotalar–ikki va uchkarbon, limon, olma, uzum kislotalar va boshqalarning miqdori orta boradi, ammo pishish bosqichida birmuncha kamayadi.

Mevalar o'sishdan to'xtaganidan so'ng ularning pishishi boshlanadi. Suvli mevalarning pishishi kislotalar va qandlar nisbatining o'zgarishi, xushbo'y moddalar miqdorining oshishi, xlorofill va dubil moddalarning yemirilishi, antotsian va boshqa vakuolalar pigmentlarining yig'ilishi, hujayra devorlari pektin moddalarining yemirilishi natijasida taranglik va qattiqlikning yumshashi bilan boradi. Ammo pishishning boshlang'ich davrlarida hali sintez jarayonlarining jadalligi yuqori bo'ladi. Mevalar pishish davrini o'taganidan so'ng ularning rivojlanishida o'lish bosqichi boshlanadi.

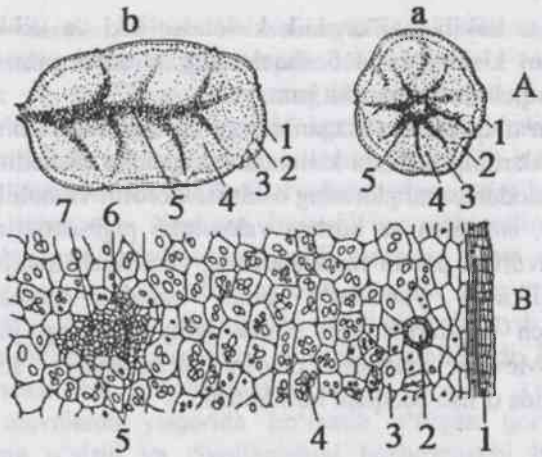
XIII.3. O'SIMLIKLARNING VEGETATIV KO'PAYISHI

O'simliklarning vegetativ ko'payishi, ota-ona qismlaridan yangi individning hosil bo'lishidir. Ushbu ko'payishda genetik jihatdan bir xil organizmlar hosil bo'ladi. Vegetativ ko'payish o'simlik yer ustki qismlarining yangilanishiga ham olib keladi.

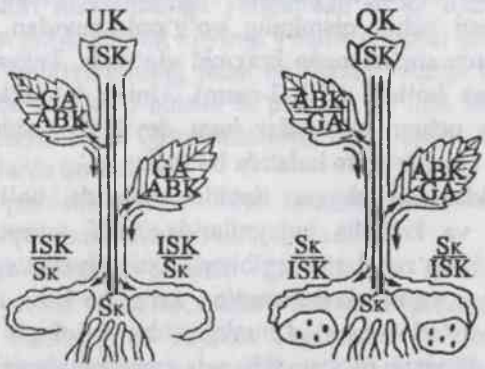
Vegetativ ko'payishi bir necha xil bo'lishi mumkin:

Tugunaklar orqali ko'payish. Tugunak ko'rinishi o'zgargan poya bo'lib, yer osti uchki qismining yo'g'onlashuvidan iboratdir. Unda asosan barglarda sintezlangan kraxmal yig'iladi. Tugunakning bo'g'im oraliqlari qisqa bo'ladi (XIII.3-rasm). Uning kurtaklari chuqurchada joylashganligi uchun ko'zchalar ham deyiladi. Ushbu kurtaklarning meristemalari chuqur tinim holatida bo'ladi.

Bu kurtaklarning chuqur tinchlik holatida bo'lishligi ularning to'qimalarida va ko'zcha hujayralarida ABK gormoni miqdorining yuqori bo'lishi, ko'zchalarda ingibitorlik xususiyatga ega bo'lgan fenol birikmalarining, ya'ni skopolitenning ko'p bo'lishi tinchlik holatiga sabab bo'ladi (XIII.4-rasm). Chunki ushbu fiziologik faol birikmalar RNK va oqsil sintezini to'xtatadi hamda membranalarning holatiga ta'sir qiladi.



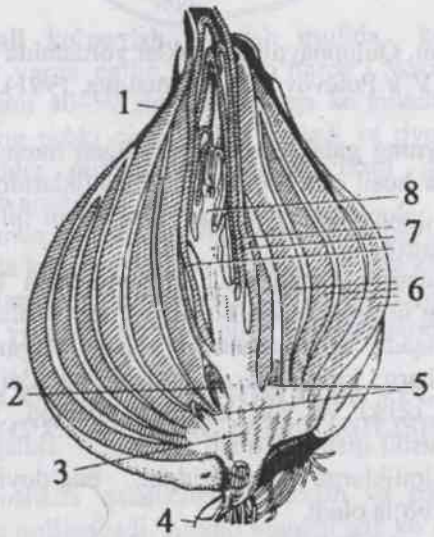
XIII.3-rasm. Kartoshka *(Solatium tuberosuni)* tugunagining tuzilishi (N.S.Kiseleva, N.V.Sheluxina, 1972): A–makroskopik tuzilish: a–*ko'ndalang kesim; b–uzunasiga kesim. 1-po'ka,; 2–po'stloq, 3–o'tqazuvshi to'qimalar, 4–parenxima, 5–o'zak,* B–mikroskopik tuzilish x 80: *1–po'kak, 2–po'stloq parenximasi, 3–toshsimon hujayralar, 4–kraxmal donachalari, 5–floema; 6–kambiy, 7–ksilema.*



XIII.4-rasm. Kartoshka o'simligida yorug'lik davriga nisbatan ildizmevalarning hosil bo'lishini gormonal boshqariluvi (M.X.Shaylaxyan, 1984): *UK–uzun kunli fotoperiodizm; QK–qisqa kunli fotoperiodizm.*

Ko'zchalarning tinchlik holatidan chiqishi davrida esa fenol tabiatli ingibitorlar va ABK gormonining miqdori 10–100 marta kamayib erkin gibberellinning miqdori ortib ketadi. Kartoshka tugunaklarini ekzogen gibberellin bilan ishlash orqali yangi kartoshka tugunaklarini ham ekish va undan bir yilda ikki marotaba hosil olish mumkin.

Piyozboshlar orqali ko'payish. Ma'lumki piyozbosh olti qismdan ya'ni piyoz tubi, yon ildizlar, quruq tangachasimon barg, suvli tangachasimon barg, yon kurtak va uchki kurtaklardan iborat. Ularning tinchlik holati ABK gormonining yuqori miqdori tufayli saqlab turiladi. Piyozboshning ko'karishi oldidan ABK gormonining miqdori kamayib, sitokinin, auksin va gibberellin gormonlarining miqdorlari ortadi (XIII.5-rasm).



XIII.5-rasm. Lola piyozchasi (V.V.Polevoy, T.S.Salamatova, 1991): *1–qobiq, 2–bosh yon piyozchasi, 3–piyoz tubi, 4–yon ildizlar, 5–yon piyozchalar, 6–piyozcha kosachalari, 7–barglar, 8–gulkurtak.*

Gajaklar orqali ko'payish. O'simliklarda gajaklar hosil bo'lishiga asosiy sabab, ularning uchki va yon kurtaklarining ona o'simlikdan oziqlanishi tufayli ularga GA gormonining yetib kelmasligidir.

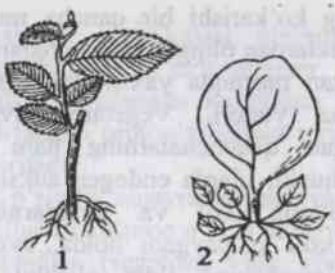
XIII.6-rasm. Qulupnayning gajaklar yordamida ko'payishi (V.V.Polevoy, T.S.Salamatova, 1991).

Agar qulupnayning gajak hosil qilmaydigan mutantlarini GA bilan ishlasak u gajaklar hosil qila boshlaydi. O'simliklarning gajaklar orqali ko'payishiga biz qulupnayning ko'payishini misol qilib ko'rsatishimiz mumkin(XIII.6-rasm).

Ildizpoyalar orqali ko'payish. Ildizpoya juda kuchli o'zgargan novda bo'lib, bo'g'in oraliqlariga bo'lingan. Bo'g'inlardan qo'shimcha ildizlar o'sib chiqadi, tangachasimon shakli o'zgargan barglarning qo'ltig'ida esa barg kurtaklari joylashadi. Xuddi novda singari ildizpoyada ham uchki va yon kurtaklar mavjud. Bu kurtaklardan o'simlikning yer ustki qismlari o'sib chiqadi. Ildizpoyalar orqali ko'payuvchi o'simliklarga marvaridgul, bug'doyiq va g'umay o'simliklari misol bo'la oladi.

Qalamchalar va barglar orqali ko'payish. Barglar orqali ko'payishga begoniya o'simligining barglar orqali ko'payishini misol qilish mumkin.

Qalamchalar orqali ko'payish qishloq xo'jaligi amaliyotida eng ko'p qo'llaniladigan uslublardir. Masalan, tol, terak, tok, anor, anjir, atirgul va boshqa ko'pchilik o'simliklar qalamchalar orqali ko'paytiriladi (XIII.7-rasm). Bunda kuz faslida tayyorlab qo'yilgan yoki bahor faslida olingan novdalar 50–60 sm chuqurlikga, tepada 10–15 sm qoldirib ekiladi va yerning namiga qarab doimiy ravishda sug'orib turiladi.



XIII.7-rasm. Qalamchalar orqali ko'payish (V.V.Polevoy, T.S.Salamatova, 1991): *1–ildiz otgan vias qalamchasi, 2–ildiz otgan barg.*

Parxish orqali ko'payish. Parxish usulida ko'paytirilayotgan o'simlik novdasi yerga egilib, uning o'rtarog'i yoki ildiz ortirishga mo'ljallangan qismi 40–50 sm chuqurlikga ko'miladi. Bunda parxish qilingan novdaning uchki qismi ochiq bo'ladi va rivojlanishda davom etadi. Novda ildiz otganligiga ishonch hosil qilingach, asosiy o'simlikdan qirqib ajratiladi.

Umuman olganda o'simliklarning vegetativ ko'paytirish usullari ham qishloq xo'jaligida keng qo'llanilib kelinadi. O'simliklarning evolutsiya mobaynida shakllangan va rivojlanib kelgan eng yaxshi xususiyatlaridan biri ham ularning vegetativ ko'paya olish xususiyatlaridir.

XIII.4. O'SIMLIKSHUNOSLIKDA VEGETATIV KO'PAYISHNING QO'LLANILISHI

O'simlikshunoslikda qalamchalar, parxish va payvandlash orqali ko'paytirish keng qo'llaniladi. Ammo ulardan eng ko'p qo'llaniladigani qalamchalar orqali ko'paytirishdir. Mana shu tufayli mevali daraxtlarning xilma-xil navlari mavjud. Ayrim hollarda ushbu navlarning bir-biridan morfologik farqlanishi turlarga nisbatan ham ko'proq bo'lishi mumkin. Qalamchalar orqali ko'paytirishda, qalamchalarning o'simlikning qaysi qismidan olinishiga ham etibor berish lozim. Masalan, qalamcha o'simlikning meva tugadigan novdasidan olinsa, ushbu novdadan ko'karib chiqqan o'simlik gullashi mumkin va ularning mevaga kirishi o'simlikning yuvenil qismidan ko'paytirilgan o'simliklarga nisbatan anchagina vaqtli boshlanadi.

Qalamchalarning ko'karishi bir qancha muhit omillariga bog'liq. Ammo yosh o'simliklardan olingan qalamchalarning qari o'simliklardan olinganlarga nisbatan tuproqda yaxshi ko'karib ketishi, ya'ni tutishi ehtimoli anchagina yuqori. Vegetativ rivojlanishi sekinlashgan novdalardan olingan qalamchalarning ham ko'karib-tutib ketishi ehtimoli yuqori. Chunki, ularda endogen auksin gormonining miqdori ancha yuqori bo'ladi. Tol va teraklarning ko'pchilik turlari qalamchalardan yaxshi ko'paygani holda, ayrim turlariniki qiyinroq kechadi. Buni qalamchaning ildiz olishini tezlashtiruvchi auksin gormoni hosilalari bilan ishlash tufayli bartaraf etish mumkin. Ayrim hollarda ildiz olishi qiyin qalamchalar, qalamchalardan yaxshi ko'payuvchi o'simlik tanasiga iskana payvand qilinadi. Bunda payvandust payvandtag ildizlari faoliyati tufayli yaxshi rivojlanib ketadi, ammo o'zining barcha xususiyatlarini saqlab qoladi.

Payvandtag va payvandustning bir-biriga birikib ketishi kesilgan joydagi hujayralarning bo'sh oraliqni to'lg'azishi uchun jadal bo'linishi tufayli bo'ladi. Ayniqsa, kambiy, po'stloq, o'tkazuvchi tutamlar to'qimalari hujayralari juda jadal bo'linadi. Payvandtag va payvandust oralig'i hujayralarga to'lganidan so'ng ular bir-biri bilan plazmodesmalar orqali birikib ketadi. Keyinchalik payvandtag va payvandust o'tkazuvchi tizimlarini birlashtiruvchi differentsiallashgan hujayralar hosil bo'ladi.

Keyingi vaqtlarda qishloq xo'jaligi amaliyotida kerakli xususiyatga ega o'simliklarni olish uchun to'qima kulturalaridan keng foydalanilmoqda. Bitta hujayradan, to'qimalar hujayralar guruhi yoki hujayralar suspenziyasidan o'ta toza sharoitda qimmatbaho o'simliklarning klonini olish uchun butun o'simlik o'stiriladi. Ushbu usulda qishloq xo'jaligi uchun o'ta zararli bo'lgan viruslarsiz o'simliklar ham yetishtirish mumkin. Masalan, kartoshka, sabzi, qand lavlagi, yog'ochlik o'simliklar shular jumlasidandir. Protoplastlarni bir-biriga qo'shish orqali turlararo gibridlar olish mumkin. Shuningdek, ushbu usul virussiz o'simliklar zaxira bankini yaratishda ham keng qo'llaniladi.

XIII.5. O'SIMLIKLARNING IZOLIRLANGAN HUJAYRA VA TO'QIMALARI KULTURASI

Hozirgi zamon biologiyasi moddalar almashinuviga chuqur kirib bormoqda. Shuni aytib o'tish lozimki, somatik hujayralarning

fiziologiyasi, biokimyosi va genetikasini o'rganishda hujayra va to'qimalarning izolirlangan hujayralari juda qulaydir.

Hujayra va to'qimalar izolirlangan kulturalari uslubining asosiy mohiyati shundaki, izolirlangan protoplastlardan tortib to murtakkacha qattiq nazorat ostida o'stiriladi.

Organlar, to'qimalar, o'simlik hujayralarining yoki protoplastlarning suspenziyasi ozuqa muhitlarida ko'proq o'zida mineral ozuqaning mikro va makroelementlari, qandlar (saxaroza yoki glukoza), vitaminlar, aminokislotalar yoki kazein gidrolizati, fitogormonlar (sitokininlar, auksinlar, gibberellinlar va biologik faol moddalar) tutgan suyuq yoki quyuq agar-agarda o'stiriladi.

Birinchi bor hujayra va to'qimalardan o'simlik olish mumkinligi G.Gaberland tomonidan 1902-yilda aytilgan. Ammo ushbu uslubni to'laligicha ishlab chiqqan olimlar amerikalik (AQSh) F. Uayt va fransiyalik R.Gotredir (1932–1934).

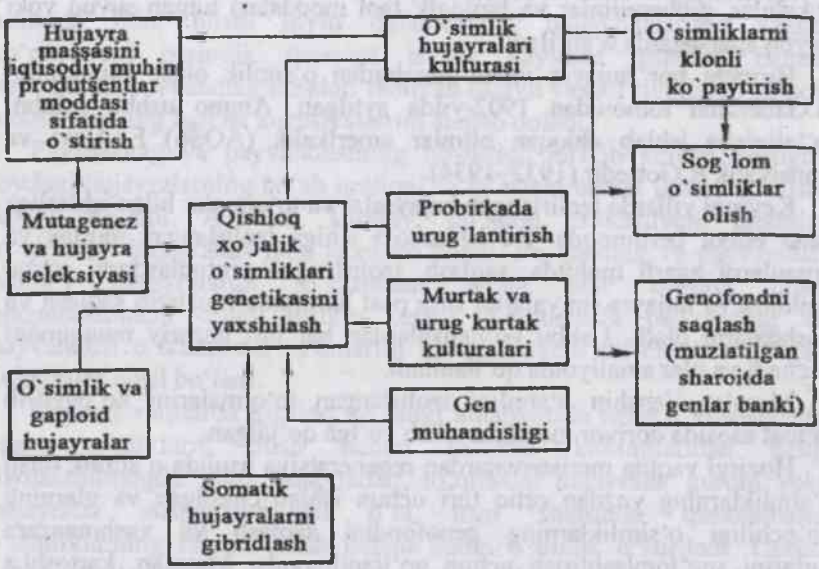
Keyingi yillarda izolirlangan hujayralar va to'qimalar bilan ishlashga katta etibor berilmoqda. Bu ishlar o'z ichiga izolirlangan murtak va organlarni agarli muhitda, saqlash, izolirlangan protoplastlarni suyuq muhitda va hujayra liniyalarini o'ta past haroratda muzlatib saqlash va boshqalarni oladi. Ushbu yo'nalishlardan har biri nazariy muammoni yechadi va ular amaliyotda qo'llaniladi.

Masalan, jenshin o'simligi izolirlangan to'qimalarini ko'paytirib sanoat asosida dorivor moddalar olish yo'lga qo'yilgan.

Hozirgi vaqtda meristemalardan regeneratsiya usulida o'simlik olish o'simliklarning yuzdan ortiq turi uchun ishlab chiqilgan va ularning ko'pchiligi o'simliklarning genofondini saqlash va xushmanzara turlarini sog'lomlashtirish uchun qo'llanilmoqda. Masalan, kartoshka o'simligini viruslardan tozalashda mana shu usuldan keng qo'llanilmoqda. Shuningdek, yuksak o'simliklarning geofondi bankini yaratish uchun ularning o'sish nuqtalari, embrioidlarining meristematik to'qimalari o'ta sovuq (–196°C) holatda saqlanadi. Buning uchun izolirlangan to'qimalarni muzdan tushirish dasturi ishlab chiqilgan, ya'ni hujayralarni zararlanishdan saqlaydigan maxsus kriprotektorlarni (glitsin, qandlar, etilenglikol va ularning hosilalari, polivinilpirrolidin va dimetilsulfoksid) qo'llagan holda harorat ~l°C /daqiqa tezlikda pasaytirib boriladi. Ushbu krioprotektorlar avvaldan izolirlanuvchi hujayra va to'qimalarni muzlatishdan oldin qo'shiladi. Shuni aytib o'tish lozimki, o'simliklar genofondi bankini tashkil qilish yer yuzining hozirgi zamon o'simliklar dunyosini saqlab qolishning asosiy

usullaridan biridir. Hozirgi vaqtda bizning respublikamizda ham izolirlangan hujayra va to'qimalar kulturalaridan foydalanib seleksiya materiallarini yaratishga katta etibor berilmoqda. Shunday izlanishlarning markazi mamlakatimizda O'zbekiston Respublikasi fanlar akademiyasining Genetika va o'simliklar eksperimental biologiyasi institutidir.

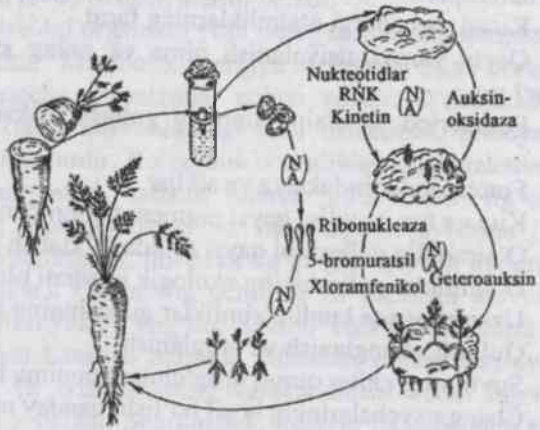
Hujayra va to'qima kulturalaridan foydalanish sxemasi (Buttenko R.G. 1975).



Hujayra seleksiyasi asosan kasalliklarga va sho'rlanishga, og'ir metallarga va noqulay haroratlarga chidamli o'simlik navlarini yaratishga qaratilgandir. Shuningdek, hujayra seleksiyasi mutatsiyalar miqdorini oshiruvchi va o'simliklarning hujayra mutant liniyalarini yaratish maqsadida protoplast va gaploid hujayralar miqyosida mutagenlardan foydalanish uslubini ham o'z ichiga oladi. Somatik hujayralarning izolirlangan protoplastlarni qo'shish orqali hujayralarning va to'qimalarning yangi formalarini olish orqali o'simliklarning yangi formalarini olish, oddiy gibridlarni gibridlash tufayli olib bo'lmaydigan tajribalarni ham amalga oshirishga imkon beradi. Keyingi yillarda, ushbu usulda sabzi, tamaki, kartoshka va

boshqa o'simliklarning gibridlari yaratilgandir (XIII.8-rasm). Shuningdek, keyingi yillarda amaliyotda tomatdoshlar oilasi vakillari kartoshka (Solanium tuberosum L.) bilan pomidori (Solanium essulentum L.) hamda karamdoshlar oilasining vakillarining Arabidopsis thaliana va Brassisa sampestris (dala karami) turlararo gibridlar olingandir.

Somatik gibridlash va transgenoz, ya'ni hujayra (protoplastga) makromolekulalar orqali begona ma'lumotlarni kiritish, xususan, bakteriyalarning genlarini kiritish o'simliklarning yangi formalarini yaratishda qoplanilishi mumkin.



XIII.8-rasm. Sabzining izolirlangan hujayra va to'qimalarida nuklein (N) va auksin (A) tipdagi almashinuvda tenglikni o'zgartirish orqali regeneratsiyalanish jarayonini boshqarish.

Keyingi vaqtlarda avvaldan kasalliklardan tozalab olingan poya meristemalaridan klonlash orqali o'simliklarni ko'paytirish uslubi keng qo'llanilmoqda. Ushbu uslub bilan manzarali gullar (lola, chinnigul, georgina va boshq.), danak-mevali (malina, gilos, olma va boshq.) texnik ekinlar (xmel, lavlagi) va boshqalarning yangi navlarini yaratish iqtisodiy jihatidan foydalidir. Ammo bu uslub kartoshkaning yangi navlarini yaratishda ayniqsa qo'l keladi. Chunki, kartoshka texnik ekinlar orasida eng ko'p viruslar bilan zararlanadigan o'simlikdir.

Kartoshka tuganaklarini issiqlik bilan ishlash, ya'ni o'sayotgan tuganaklarni 37–38°C atrofida qizdirish ham ajratib olinayotgan virussiz meristemali zonani 60–100 mkm.dan 150–250 mkm.gacha oshirishga

olib keladi. Bu esa meristemalardan olinayotgan o'simliklar regeneratsiyasini 60–100% yetkazishga, ya'ni 10 marotaba oshirishga yordam beradi.

Umuman olganda, to'qimalar kulturalari tufayli sog'lomlashtirish kartoshka hosildorligini 1,2–2 marotaba oshirish imkonini berishi mumkin.

NAZORAT SAVOLLARI

1. Yarovizatsiya, uning ahamiyati va yarovizatsiyaning o'zgarishi haroratlari.
2. Kuzgi va bahorgi o'simliklarning farqi.
3. Qayta yarovizatsiyalanish nima va uning sabablari hamda agrousullar?
4. Fotoperiod va o'simliklarning gullash reaksiyalari bo'yicha bo'linishi.
5. Fotoperiodik induksiya va sikllar.
6. Kun va tun uzunligi qaysi pigment tomonidan qabul qilinadi?
7. O'simliklar gullashini qaysi usulda to'xtatish mumkin?
8. O'simliklar gullashining ekologik nazorati nima?
9. Uzun va qisqa kunli o'simliklar gullashining farqlari.
10. Gullash, shanglanish va uruglanish.
11. Suvli urug'chilar quruq urug'chilardan nima bilan farqlanadi?
12. Chang naychalarining hosil bo'lishi qanday ro'y beradi?
13. Ustunchalar nima?
14. Urug' va mevalarning rivojlanishi va pishishi.
15. Mevalarning rivojlanishi qaysi jarayonlardan iborat?
16. Endosperma va murtakning rivojlanishi. Urug' qobig'i nimadan hosil bo'ladi?
17. Urug'da zaxira moddalar hosil bo'lishi va yig'ilishi.
18. Mevalarning shakllanishida va pishishida qatnashuvchi gormonlar.
19. Mevalarni pishishini tezlashtiruvchi usullar.
20. Tuganaklar va piyozboshlarning hosil bo'lishi.

XIV. O'SIMLIKLARNING HARAKATLARI

O'simliklarning o'sishi va rivojlanishi evolutsiya davomida muhim bir joyda o'tganligi sababli ularda bir qancha hayotiy harakatlanish mexanizmlari vujudga kelgan. Bu hol o'z navbatida ularning quyosh nurlaridan va tuproq ozuqasidan keng foydalanishga va yashash uchun kurashga yordam beradi.

O'simliklarning harakatlanish usullari. Ma'lumki, o'simliklar evolutsiya jarayoni mobaynida o'troq yashashga moslashgandir. Shuning uchun ularning o'suvchi organlari tashqi ta'sirlarga o'z harakatlari bilan javob reaksiyalarini beradi.

Harakatlanish–bu organizm yoki uning qismlarining tuproq va havo muhitida siljishidir. Metabolik energiya sarflanishi bilan boradigan faol harakatlanish barcha organizmlar uchun xosdir. O'simliklarning faol harakatlanishi xuddi hayvonlardagi kabi oziqlanish, himoyalanish va ko'payish uchun zarurdir. Ko'pchilik o'simliklarning harakatlanishi juda ham sekin borganligi sababli ularni ko'z bilan ilg'ash qiyin. O'simliklarning tepa novdalari va ildiz uchlari aylanma (nutatsiya) harakatlanadi. Shuningdek, novdalar va barglar quyosh nurlari tomonga intiladi (tropizmlar). Gullarning ochilishi va yopilishi tun va kunning almashishiga (nastiyalar) bog'liq. Ushbu barcha holatlarni seytrafer pribori yordamida kuzatish mumkin. Masalan, mimozalar, uyatchanlar, hasharorxo'rlar va boshqalarning harakatlanishi xuddi hayvonlardagi kabi o'ta tez ro'y beradi. Shuningdek, hujayra ichkarisidagi sitoplazma va organoidlarning harakatlanishi, bir hujayralilarning xivchinlar va kiprikchalar yordamida harakatlanishi ham juda tez sodir bo'ladi.

O'simliklarning (zamburug'laming giflari, changchi naychalari, ildiz tukchalari) harakatlanishi ayrim hollarda ularning tepa qismlarining o'sishi tufayli ham bo'lishi mumkin. Avval aytib o'tganimizdek, turgorning o'zgarishiga nisbatan barg og'izchalarining ochilishi va yopilishi ro'y beradi. Ammo xivchinlilardan boshlab barcha o'simliklarning harakatlanishi ularning o'sishi bilan bog'liqdir. O'simliklardagi harakatlanish, qisqaruvchi oqsillar tufayli bo'ladigan hayvonlardagi harakatlanishdan farqli o'laroq, osmotik harakatlanishga asoslangandir.

O'simliklarning harakatlanishi usullarini quyidagilarga bo'lib qarash mumkin:

1. Sitoplazma va organoidlarning harakatlanishi.
2. Xivchinlar yordamida harakatlanish.

3. Ildiz tukchalaridagi, changchi naychalaridagi va moxlarning protonemasidagi kabi yuqoriga o'sish harakatlari.

4. O'sish harakatlari (o'q organlarining uzayishi, aylanma nutatsiyalar, tropizmlar: foto-, geo-, xemo-, termo va boshqalar, o'sish nastiyalari: foto-, termo- gigro-).

5. Turgor harakatlari (barg og'izchalarining harakatlari, sekin turgor harakatlari-nastiyalar, jadal turgor harakatlari-seysmonastiya). Bularga qo'shimcha qilib harakatlanishning loqayd formalarini, Masalan, sporangiylar va mevalarning yorilishini ko'rsatishimiz mumkin. Shuningdek, hayvonlar va shamol tufayli bo'ladigan changlanish hodisasi ham harakatlanishning faol bo'lmagan bir ko'rinishidir. Evolutsiya jarayonida ushbu harakatlanish uchun xilma xil moslanishlar vujudga kelgandir.

Yuqoridagi harakatlanish xillaridan faqatgina birinchi ikkitasi o'simliklar va hayvonlar uchun birdek xos bo'lib, qisqaruvchi oqsillar tizimi ishtirokida yuz berib harakatlanishning muskullarsiz turiga xosdir. Qolgan barcha harakatlanish xillari faqatgina o'simliklargagina xosdir.

XIV.I. HUJAYRANING ICHKI HARAKATLARI

O'simlik hujayrasining sitoplazmasi doimiy harakatda bo'ladi. Hujayra ichki va tashqi ta'sirlarga o'z sitoplazmasining harakatlanishi yordamida javob beradi. Sitoplazmaning bir necha xil harakatlanishlari farqlanadi. Masalan, tebranuvchan (spirogiradagi kabi hujayra komponentlarining tartiblashmagan harakatlari), aylanma harakat (tradeskansiya va boshqa o'simliklar hujayralaridagi kabi vakuolani kesib o'tuvchi protoplazmaning ipsimon-naysimon hosilalari tufayli), rotatsion harakatlar (xara o'simligiga uxshash suv o'tlarining bo'g'im oraliqlari hujayralari katta vakuolasi tufayli), fontansimon harakatlar (ildiz tukchalaridagi kabi yuqoriga o'suvchi hujayralarda), xuddi zamburug'lar giflarining uning o'sish tomoniga harakatlanishi ya'ni quyilish tipida bo'lishi mumkin.

O'simliklarning sitoplazmasida muskullar tarkibida uchramaydigan aktin va miozin mavjud. Sitoplazmaning harakatlanishiga mikrofilamentlarning xossalari sabab bo'ladi. Har bir 50–100 dona mikrofilamentlar birikib, diametri 5–6 nm bo'lgan va tarkibida F-aktin tutgan fibrilalarni hosil qiladi. Faol filamentlar, ATFaza faolligiga ega miozinning endoplazma bilan kompleksi ishtirokida faoliyat ko'rsatadi.

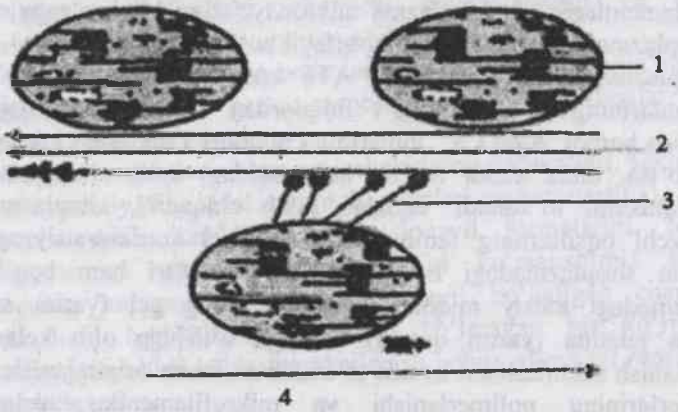
Hozirgi vaqtda sitoplazmani harakatlantiruvchi kuch sifatida aktin mikrofilamentlarining ektoplazma mikronaychalari bilan o'zaro ektop- va endoplazmalar orasidagi bog'lar tufayli bo'ladi deb qaraladi.

Sitoplazmaning harakatlanishi ATF energiyasining sarflanishi va Ca^{2+} ionlarining 0,1 mkmolG'l miqdordan kam konsentratsiyalari ishtirokida boradi. Agar Ca^{2+} ionlarining miqdori 1 mkmolG'l darajadan ortiq bo'lsa, unda xuddi natella hujayrasidagi kabi, sitoplazmaning harakatlanishini to'xtatadi. Bundan kelib chiqadiki, sitoplazmadagi qisqaruvchi oqsillarning faoliyati Ca^{2+} ionlari konsentratsiyasga va binobarin sitoplazmadagi harakatlanish jarayonlari ham bog'liqdir. Sitoplazmadagi kalsiy miqdorini oshishi uning gel (yarim suyuq) holatdan jelatina (yarim quyuq) holatiga o'tishiga olib keladi va harakatlanish sekinlashishi hamda to'xtashi mumkin. Jelatinlanish, aktin monomerlarining polimerlanishi va mikrofilamentlar turlarining uchlamchi tuzilishga o'tishi natijasida sodir bo'ladi. Sitoplazmadan ortiqcha Ca^{2+} ionlarini chiqarish Ca-ATFazalarning funksional faolligi yoki plazmolemmadagi, ehtimol endoplazmatik to'r va tonoplastda ham ro'y beruvchi $H+/Ca^{2+}$ almashinuvga bog'liqdir. Mitoxondriyalar ham ortiqcha kalsiy ionlarini yutishi mumkin.

O'simlik hujayralaridagi Ca^{2+} ionlarining deposi bo'lib, uning devorlaridagi *poligalakturon* kislotalari (pektinlar) xizmat qiladi.

Sitoplazmaning harakatlanishi tezligi har xil hujayralar uchun turlichadir. Masalan, changchi naychalari va ildiz tukchalari sitoplazmasida 2–5 mkm/s bo'lsa, natella bo'g'im oraliqlari hujayralari sitoplazmasida 50 mkm/s va miksomitsitlar plazmodiylarida 1350 mkm/G/s atrofida (XIV.l-rasm). Bu yerda miozin molekulasining boshchasi aktin filamentlari bilan o'zaro ta'sirda bo'ladi, dum tomoni bilan esa xloroplastlarning yuza qismi bilan ta'sirda bo'ladi.

Organoidlarning harakatlanishi. Sitoplazma kabi undagi organoidlar ham doimo harakatlanishda bo'ladi. Masalan, eng katta organoid bo'lgan xloroplastlar faqatgina sitoplazma oqimi bilan birgalikda harakatlanib qolmasdan, balki uning o'zi ham muxtor ravishda harakatlanish xususiyatiga ega. Bu holni natella hujayralari sitoplazmasi misolida sinab ko'rish mumkin. Sitoplazma tomchisida ektoplazmaning yo'qligi sababli harakatlanish yo'q, ammo xloroplastlar bir soniyada bir marotaba aylanib turishadi. Xloroplastlar sitoplazmatik mikrofilamentlar tutami bilan miozin orqali bog'langan.



XIV.l-rasm. Xara suv o'ti hujayralarida xloroplastlarni harakatlantiruvchi mexanizm sxemasi (Williamson, 1975): *1–xloroplast, 2–aktin filamentlari, 3–miozin, 4–sitoplazmaning harakatlanishi yo'nalishi.*

Uning molekulasining boshchasi aktin filamentlari bilan o'zaro ta'sirda bo'ladi. Xloroplastlarning ATF molekulasi hisobiga aylanishi aktin va miozinning o'zaro ta'siri, ya'ni miozin molekulasi burilish burchagining aktinga nisbatan o'zgarishi natijasida yuzaga keladi.

XIV.2. YUQORIGI O'SISH

Tuproq va havoda ildiz tukchalarining, changchi naychalarining, zamburug' giflarining va moxlar protonemalarining harakatlanishi yuqorigi o'sish tufayli yuzaga chiqadi. Bu yuqori darajada qutblangan o'sish tipi bo'lib, unda hujayralarning o'qiga nisbatan qatiy ravishda hujayra devorlari bo'ylab moddalar sintezi ro'y beradi. Yuqoriga o'suvchi hujayralarning uchki qismida turli elektron zichligiga ega bo'lgan vezikulalar, Golji apparati va Endoplazmatik retikulum hosilalari joylashgandir. Hujayraning boshqa organoidlari uning ushbu uchki qismidan birmuncha nariroqda joylashgandir.

Hujayralarning uchki o'suvchi qismiga xos xususiyatlardan biri bu sitoplazmada mikronaychalarning gumbazchasimon uchining yo'qli-

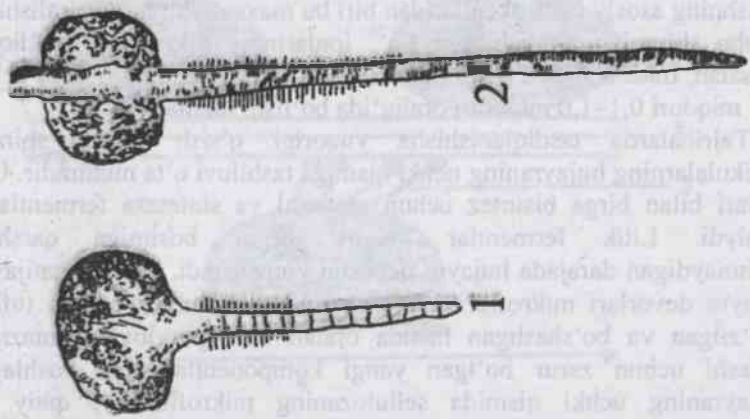
gidir. Ular hujayraning silindrik qismida paydo bo'ladi. Yuqoriga o'sishning asosiy ishtirokchilaridan biri bu maxsus shiraning ajralishidir. Ushbu shiraning ajralishi esa Ca^{2+} ionlarining miqdoriga bog'liqdir. Masalan, tradeskansiya o'simligi changchi naychalarining o'sishi uchun Ca^{+} miqdori 0,1–1,0 mkmol/l oralig'ida bo'lishi lozim.

Tajribalarda tasdiqlanishisha yuqorigi o'sish uchun shirashi vezikulalarning hujayraning uchki qismiga tashiluvi o'ta muhimdir. Ular o'zlari bilan birga bisintez uchun material va sintetaza fermentlarini tashiydi. Litik fermentlar yuqori turgor bosimiga qarshilik qilinmaydigan darajada hujayra devorini yumshatadi. Buning natijasida hujayra devorlari mikrofibrillari suriladi. Ushbu turgor bosimi tufayli cho'zilgan va bo'shashgan hamda oralari ochilgan joyga sintazning ishlashi uchun zarur bo'lgan yangi komponentlar kela boshlaydi. Hujayraning uchki qismida sellulozaning mikrofibrillari qatiy bir o'lchamsiz yig'ila boshlaydi. Zamburug'larda esa xitin yig'iladi.

XIV.3. O'SISH HARAKATLARI

Evolutsiya jarayonida o'simliklarda *hujayralarning qaytmas cho'zilishi* asosida maxsus harakatlanish shakllangandir. Ushbu usul o'q organlarining uzayishi, barg plastinkasi yuzasining kengayishi va hujayralarning cho'zilishi tufayli yuz beradigan nastik harakatlarning asosini tashkil qiladi. Hujayralarning qaytmas cho'zilishi o'simliklarning oziq muhiti manbasi tomon harakatlanish imkonini beradi.

Cho'zilishli o'sish hisobiga harakatlanish. Cho'zilish tufayli o'sish hodisasi hujayrada markaziy vakuolaning vujudga kelishi, unda osmotik faol moddalarning yig'ilishi, suvni surilishi va hujayra devorining yumshashi hamda cho'zilishini o'z ichiga oladi. Bunda vakuolada hosil bo'lgan turgor bosimi, hujayra devori cho'zilishining asosini tashkil qiladi. Hujayra devorining cho'zilishi unga keluvchi yangi polisaxarid molekulalari tufayli ushlab turiladi. Ammo hujayra devori unga bo'layotgan bosimga teng ravishda qarshi bosim ko'rsatadi. Mana shu tufayli hujayra va to'qimalarning tarangligi (tonusi) ushlab turiladi. Hujayraning cho'zilishi bilan bir vaqtda sitoplazma komponentlari ham sintezlana boshlaydi (XIV.2-rasm). Cho'zilishning boshqarilishi gormonlarning faoliyati tufayli ro'y beradi.



XIV.2-rasm. Makkajo'xori maysalari: *1–ildiziga belgi qo'yilgan maysa, 2–ushbu maysa bir sutkadn so'ng.*

Hujayralarning cho'zilish tufayli o'sishida asosiy vazifani ISK bajaradi. Auksin novdaning uchki qismida sintezlanadi va cho'zilish zonasiga harakatlanib cho'zilishga tayyor hujayralarning o'sishini indutsirlaydi. Cho'ziluvchi hujayralarda auksin sitoplazma membranalaridagi retseptorlar bilan o'zaro ta'sirda bo'ladi. Ushbu o'zaro ta'sir natijasida hujayra devori shakllanish bosqichlarning nordonlashishi va hujayralardan H+-ionlarining chiqishi ro'y beradi. Shu bilan birgalikda membrana potensialining geper qutblanishi ro'y beradi.

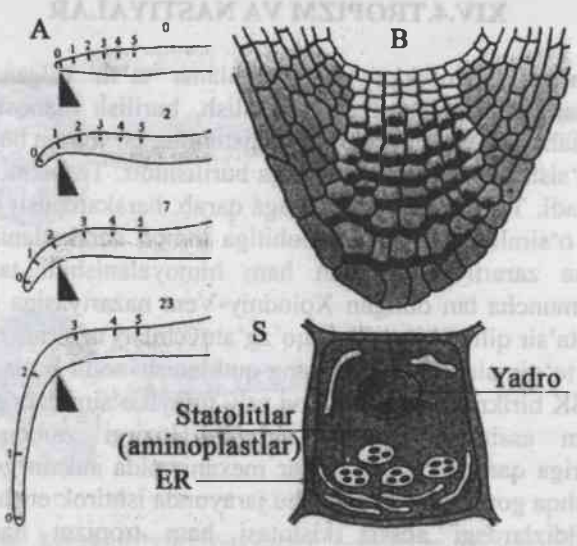
Binobarin, plazmolemma H+-pompasining auksin tufayli faollanishi cho'zilishli o'sish induksiyasining eng birinchi hodisasidir. Hujayra devori sintezi bosqichlarining nordonlashishi ularning yumshashiga, pektat tarkibidan Ca^{2+} chiqishiga, bir qism vodorod bog'larining kuchsizlanishiga, nordon gidrolazalar faoliyati uchun kerakli muhit pH ning hosil bo'lishi va hujayra devorining cho'ziluvchanligini oshiradi. Shuning bilan bir vaqtda ISK, retseptorlar bilan birgalikda oqsillar va RNK sintezini faollashtiradi. Oqsillar va RNK sintezining faollashishi hujayraning cho'zilishli-o'sishining zaruriy shartidir. Nafas olish jarayonining jadallashishi esa cho'zilishli-o'sishdagi barcha metabolik jarayonlarni energiya bilan ta'minlanishini ro'yobga chiqaradi.

XIV.4.TROPIZM VA NASTIYALAR

Tropizmlar. O'simlikka bir tomonlama ta'sir qilganda paydo bo'luvchi harakatlanishdir. Tropizm-egilish, burilish manosini beradi. Tropizmga sabab bu o'simlik o'suvchi qismining bir tomon hujayrasi tez o'sishi va o'sish sekinlashgan tomonga burilishidir. Tropizm musbat va manfiy bo'ladi. Ta'sir etuvchi manbaga qarab, harakatlanish musbatdir. Tropizmlar o'simliklarning oziq muhitiga tomon harakatlanishi, ayrim hollarda esa zararli ta'sirlardan ham himoyalanishini ta'minlaydi. Hozirda birmuncha tan olingan Xolodniy-Vent nazariyasiga asosan bir tomonlama ta'sir qiluvchi omillar (qo'zg'atuvchilar) ta'sirida o'simliklar organlarida to'qimalarning ko'ndalang qutblanishi sodir bo'ladi. Buning natijasida ISK birikmasining tashiluvi va u tufayli o'simlik organlarining o'sishi ham assimetrik bo'lib qoladi. Hozirgi zamon fanining ma'lumotlariga qaraganda tropizmlar mexanizmida auksin gormonidan tashqari boshqa gormonlar ham ushbu jarayonda ishtirok etishi mumkin. Masalan, ildizlardagi abssiz kislotasi ham tropizm harakatlarida qatnashadi.

Tropizmlarning tabiatiga qarab uning bir qancha xillarini ajratib ko'rsatish mumkin. Masalan, geo-, foto-, tigmo-, gidro-, aero-, termo-, elektro-, travmo- va avtotropizmlar. Musbat tropizmlarda o'simliklarning harakatlari qo'zg'atuvchilarga tomonga qarab bo'ladi. Manfiy tropizmlarda esa uning teskarisi ro'y beradi. O'simlik organlarining qo'zg'atuvchiga nisbatan joylashishi ham har xil bo'lishi mumkin. Agarda organlar qo'zg'atuvchilar bo'ylab joylashgan bo'lsa *ortotrop,* to'g'ri burchak ostida joylashgan bo'lsa *diatrop,* boshqa har qanaqa burchak ostida joylashgan *bo'haplagiotrop* deyiladi.

Geotropizm. Bu o'simliklar yerning tortish kuchiga nisbatan o'sishidir. Urug' tuproqqa qanday holatda tushishidan qat'iy nazar ildiz pastga, poyacha esa yuqoriga qarab o'sadi. O'simliklarning ildizlarida musbat geotropizm, yer ostki qismlarida esa manfiy geotropizm kuzatiladi, chunki poya yerning tortish kuchiga qarama-qarshi o'sadi. Ildizning geotropik sezgir qismi, uning uchi hisoblanadi (1–2 mm). Ildizning geotropik harakati statolitlarga bog'lab ko'rsatiladi (XIV.3-rasm). Statolitlar kraxmal tutuvchi tanachalar bo'lib sitoplazmada joylashgandir. Ildizcha qinining markaziy hujayrasi statolit vazifasini bajaradi. Geotropizm hodisasida auksin va ABK gormonlari qatnashadi degan fikr mavjud.



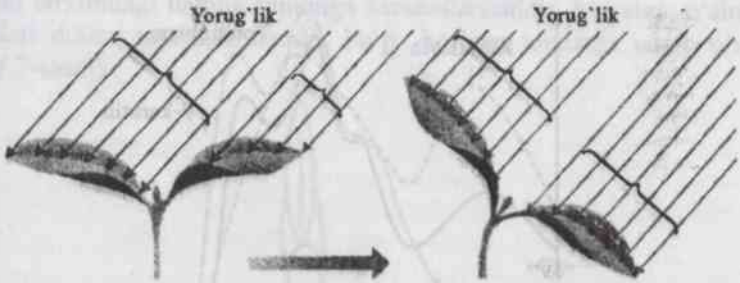
XIV.3-rasm. Ildizning geotropik reaksiyasi (YU.Saks bo'yicha,V.V.Polevoy, 1989): *A–ildizning geotropik bukilishi ekspozitsiya vaqti 0, 2, 7, 23 soatdan so'ng; B–ildiz qinchalaridagi statotsitlar; S–statotsitning tuzilishi sxemasi.*

Fototropizm. Bu bir tomonlama yorug'lik ta'sirida o'simlikni manbaga burilish xususiyatidir. Bu hol xonada o'suvchi o'simliklarda yaqqol kuzatiladi. Fototropizm musbat va manfiy bo'lishi mumkin. Fototropizm o'simlikning faqatgina yer ustki organlariga xos bo'lib, xlorofillga bog'liq emas. Aksincha xlorofillsiz o'simliklar yorug'likni yaxshi sezadilar.

Fototropik sezgirlikni o'simlikning apikal qismidagi meristematik hujayra to'qimalari bajaradi. Fototropizmlar musbat yoki manfiy bo'lishi mumkin. Musbat fototropizm deganda yorug'likning yo'nalishi emas balki organlarning yoritilgan va qorong'ulik tomonlari o'rtasidagi farq tushuniladi. Manfiy fototropizm o'simliklarning ildizlarida kuzatilishi mumkin.

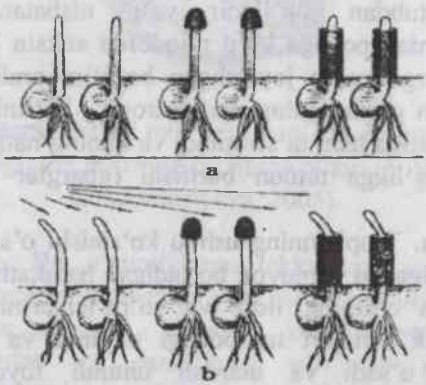
Barglar yorug'likga nisbatan perpendikulyar joylashib *diafototropizm* hodisasini ham yuzaga chiqarishi mumkin. Fototroflk bukilishlar yorug'lik tushgan va tushmagan tomonlarning har xil darajada o'sishiga bog'liqdir. Ammo o'simlikning qorong'ulik tomoni nisbatan tezroq o'sadi.

Fototropizm hodisasi nisbatan bir pallali o'simliklarda to'laroq o'rganilgandir. O'simlikning o'sishi jarayonida bukilishi uning uchki qismidan boshlanib so'ngra butun koleopteley bo'ylab tarqaladi. Fototropik reaksiyalarning belgilari tajriba boshlanganidan so'ng 20–25 daqiqadan keyin boshlanishi mumkin. Ammo uning yuzaga chiqishi 24 soatdan keyin bo'ladi (XIV.4-rasm).



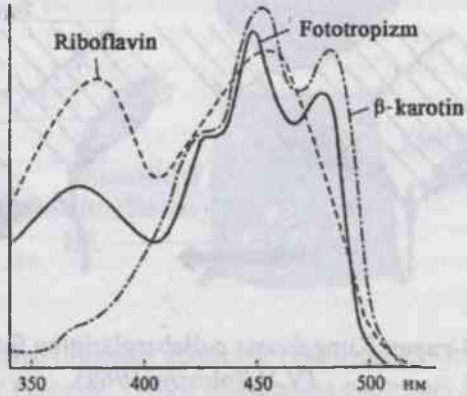
XIV.4-rasm. Kungaboqar pallabarglarining fototropik burilishi (V.V.Polevoy, 1989).

Fototropizm chaqiruvchi nurlar spektrida bitta ultrabinafsha (370 nm) va uchta ko'k no'rlar (425, 445 va 474 nm) uchraydi. Ushbu nurlarning barchasi riboflavin, sitoxrom b_5 va β-karotinlarning nur yutish zonalarida joylashgandirlar (XIV.5-rasm).



XIV.5-rasm. O'simlik maysalarining fototropizmi (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva, 2005): *a–yorug'lik berishdan oldin; b–bir tomonlama yorug'lik berilganidan so'ng.*

V.V.Polevoyning (1989) fikricha karotinoidlar o'simlik organining ikki tomoniga tushuvchi nurlarni konstatatsiyalovshi ekran vazifasini bajarishi mumkin. Riboflavin esa ko'k nurlarning *kriptoxrom* deb ataluvchi flavoproteinli retseptorlari tarkibiga kiradi. Makkajo'xori koleoptellari hujayralari plazmolemmasida flavoprotenga bog'liq oksidoreduktaza va sitoxrom b_5 topilgan (XIV.6-rasm).



XIV.6-rasm. Suli o'simligining fototropik reaksiyalari spektri va riboflavin va β-karotinni yutish spektrlari (E.Libbert, 1976).

Shuni aytib o'tish kerakki, fototropizmning ro'y berishi auksin gormoni bilan tubdan bog'liqdir, ya'ni nisbatan ko'p yorug'lik olayotgan barglardan poyaga ko'p miqdorda auksin kela boshlaydi va poyaning shu yerga yaqin joyiashgan bo'g'im oraliqlari tezroq o'sa boshlaydi. Auksin gormonining diafototropik bo'linishi o'z navbatida barg bandlari holatiga ham ta'sir qiladi va buning natijasida barglarning o'ziga xos yorug'likga tomon burilishi («barglar mozaikasi») ro'y beradi.

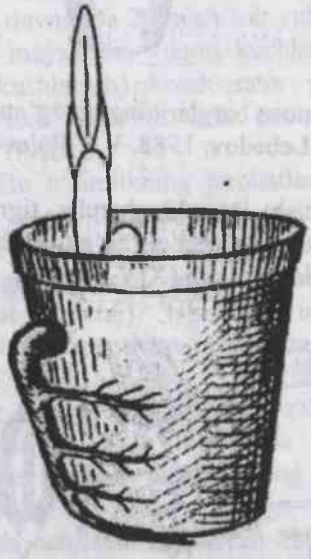
Xemotropizm. Tropizmning ushbu ko'rinishi o'simlikka kimyoviy moddalar ta'sir etganda namoyon bo'ladigan harakatlanishdir. O'simlik buning natijasida o'zining ildiz va so'rg'ichlarini ozuqa tomonga qaratadi. O'simlik ildizlari tuproqdagi organik va mineral o'g'itlar tomonga qarab o'sadi va ulardan unumli foydalanadi (musbat xemotropizm). Kislota, ishqor va boshqa zaharli moddalardan ildiz qochadi (manfiy xemotropizm). Bu yerda shuni aytib o'tish lozimki,

moddalarning muhitdagi miqdoriga qarab kimyoviy birikmalarga nisbatan harakat manfiy yoki musbat bo'lishi mumkin.

O'simlik ildizlaridagi xemotropizm sezgirligi ildiz uchlarida joylashgandir.

O'simliklarda suvda eruvchi kimyoviy birikmalardan tashqari gazsimon birikmalarga nisbatan ham xemotropizm bo'lishi mumkin.

Gidrotropizm. Bu o'simlik ildizlarining, zamburug' giflarining tuproq tarkibidagi namlik tomonga harakatlanishidir. Masalan, o'simlik ildizlari doimo tuproqda namlik ko'p bo'lgan tomonga qarab o'sadi (XIV.7-rasm).

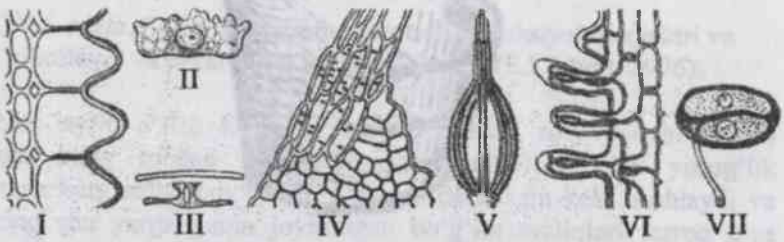


XIV.7-rasm. Tashqi muhitdagi suv miqdorining teng bo'linmaganligining ildizning o'sishiga ta'siri (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva, 2005).

Tigmotropizm. Bu o'simliklarga tekkandagi javob reaksiyalari bo'lib o'sish davomida buralishlar yuz berishi bo'lib, ayrim hollarda tigmotropizm ham deyiladi. Masalan, koleoptileyning tigmotropik harakatlari, devorlar va daraxtlarga o'rmalab o'suvchi ayrim o'simliklarning gajaklari, havo ildizlarining uchki qismlari va ko'pchilik o'simliklardagi barglar bandlarining buralishlari (XIV.8-rasm).

XIV.8-rasm. Mimoza barglarining qo'zg'atuvchiga nisbatan javobi (S.I.Lebedov, 1988, V.V.Polevoy, 1989).

Shuni aytib o'tish lozimki, barcha tigmotropik (ta`sirga javob reaksiyasiga ega) o'simliklarda qo'zg'atuvchilar ta`sirini qabul qiluvchi o'ziga xos moslamalari bo'ladi (XIV.9-rasm).



XIV.9-rasm. O'simlik hujayralarida tigmotropik qo'zg'atuvchilar ta'sirini qabul qilish uchun moslamalar (V.V.Polevoy, 1989): *I–barbaris changchilarining sezgir hujayralari, II-qovoq o'simligi gajaklari uchlari sezgir hujayralari, III–mimoza tukchasining ko'ndalang kesimi, IV–vasilka changchilarining tukchalar bilan, V–vasilkaning changchilari, solishtirish uchun, VI–o'rdak burun hujayrasi, VII–rosyanka o'simligining boshchasining sezgir tukchasi.*

Termotropizm. Tropizmning ushbu turi o'simliklarga haroratning ta'siri natijasida sodir bo'ladigan harakatlanishdir. O'simlik o'sayotgan muhitda harorat notekis tarqalganda, ildiz va poyada egilish paydo

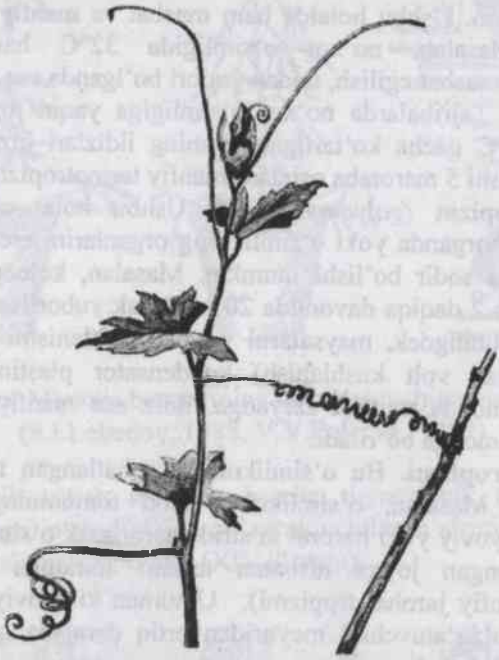
bo'lishi mumkin. Ushbu holatda ham musbat va manfiy termotropizm kuzatiladi. Masalan, no'xot o'simligida 32°C haroratdan past ko'rsatgichda musbat egilish, undan yuqori bo'lganda esa manfiy egilish sodir bo'ladi. Tajribalarda no'xot o'simligiga yaqin joyning harorati 26°C dan 41°C gacha ko'tarilganda uning ildizlari qizdirilgan joyga nisbatan burilishi 5 marotaba oshgan (manfiy termotropizm).

Elektrotropizm *(galvanotropizm)*. Ushbu holat o'simlik orqali elektr toki yuborganda yoki o'simlikning organlarini elektr maydoniga joylashtirganda sodir bo'lishi mumkin. Masalan, koleoptilning apikal zonasi bo'ylab 2 daqiqa davomida 20 mkA tok yuborilsa uning egilishi kuzatiladi. Shuningdek, maysalarni yuqori kuchlanishli (1 sm yuzaga nisbatan yuzlab volt kushlanish) kondensator plastinkalari orasida joylashtirilsa novda musbat zaryadga, ildiz esa manfiy zaryadlangan plastinkalar tomonga bo'riladi.

Jarohat tropizmi. Bu o'simlikning jarohatlangan tomonga qarab reaksiyasidir. Masalan, o'simlikning ustki tomonining biror qismi mexanik, kimyoviy yoki harorat ta'sirida zararlasak o'simlik organining shu jarohatlangan joyga nisbatan teskari tomonga qarab o'sishi kuzatiladi(manfiy jarohat tropizmi). Umuman kimyoviy, issiqlik yoki boshqa bir qo'zg'atuvchini meyoridan ortiq darajada qo'llash jarohat tropizmiga olib keladi.

O'sishning nastik harakatlari. Bu qo'zg'atuvchining har tomonlama ta'siri natijasida o'simliklarda paydo bo'ladigan harakatlanishdir. Bulardan nisbatan tabiatda keng tarqalgani niktinastik harakat bo'lib, kun bilan tun almashinuviga bog'liqdir. Masalan, ko'pchilik gullar ertalab ochiladi, keshqurun esa yopiladi. Ayrimlari (nomozshomgul) aksincha kechasi ochilib, kunduzi yopiq bo'ladi. O'simlik barglari ham kun va tunga karab o'z harakatini o'zgartiradi. Ayrim o'simliklarda nastiyalar hujayralarning notekis o'sishi natijasida yuz beradi. Agarda yuqori organlar (barglar, gultojibarglar) juda jadal o'ssa ularning yerga tomon egilishi – *epinastiya* ro'y beradi. Buning teskarisida esa tepaga tomon *o'sish-giponastiya* ro'y beradi.

O'simliklarda u yoki bu qo'zg'atuvchiga nisbatan nastik harakatlar foto-, termo-, gidro-, nikti-, xemo-, tigmo-, seysmo-, travmo- va elektronastiyalarga bo'linishi mumkin (XIV.10-rasm). Umuman o'simliklardagi nastik harakatlar ular organlarining himoyasiga (barg og'izchalarining yopilishi) yoki narsalarni olishga (barg mo'ylovchalarining harakati) qaratilishi mumkin.



XIV.10-rasm. O'simliklarda gajaklar hosil bo'lishining turli bosqichlari (V.V.Polevoy, 1989).

Fotonastik harakat. Bu o'simliklarda yorug'likning o'zgarib turishi natijasida paydo bo'luvchi harakatlanishdir. Ko'pchilik kunduzgi o'simliklarda yorug'lik kamayishi bilan ularning gullari yopiladi, ayrimlarida esa kechasi ochiladi. Masalan, nilufar va qoqio't o'simligining gullari faqatgina yorug'likda ochiladi.

Termonastik harakat. Ushbu harakat haroratning o'zgarishi natijasida hosil bo'ladi. Masalan, yopiq lola guli issiq xonaga (25°C) olib chiqilsa tezda ochiladi. Ko'pchilik gullar haroratning 2°C o'zgarishiga ham reaksiya qiladi.

Tigmonastiyalar. Ushbu holat yuqoriga o'rmalovchi o'simliklarga xos harakatdir. Tigmonastiya xos o'simliklarning uchki gajaklari (mo'ylovlari) faqat biron bir narsaga tegsagina harakatlanadi. Masalan, u yomg'ir tomchilariga yoki shisha tayoqchalarga nisbatan umuman reaksiya ko'rsatmaydi. Ammo jun ip yoki ishqalanish hosil qiluvchi narsalarga nisbatan hatto ta'sir juda kichik bo'lsa ham tezda javob reaksiyasini beradi. Masalan, no'xot gajaklari 0,25 mg massali

qo'zg'atuvchiga nisbatan ham javob reaksiyasini berishi mumkin. Ushbu og'irlikdagi qo'zg'atuvchini sut emizuvshilar terisi sezmaydi ham.

Aylanma nutatsiya harakatlari. *Nutatsiya* (lotincha nutatio-tebranish, silkinish) o'simlik organlarining aylanma yoki tebranma harakati bo'lib, ayrim hollarda muxtor xarakterga ega. Masalan, daraxt uchlari novdalari silkinib tebranib turadi va buning natijasida ular daraxtning tanasiga nisbatan tebranadi. Xuddi shu holat ildizlarning o'sishida ham kuzatilishi mumkin. Harakatlanishning ushbu tipi *aylanma nutatsiya* deyiladi (XIV.11-rasm). O'simliklar poyasi va ildizlari o'sishining aylanma nutatsiyalari asosida avtotropizm va gravitatsion maydondagi getropik korrektirovka yotadi.

XIV.11-rasm. Turkiya fasoli poyasining aylanma harakati (V.V.Polevoy, 1989).

Chirmashuvchi o'simliklar. Ushbu hol o'simliklarning boshqa bir o'simlik tanasiga o'ralib, yoki chirmashib o'sishga qarab harakatlanishdir. Bularga zarpechak, liana kabi o'simliklar kiradi. Nutatsiya harakatlari ular poyasining tashqi va ichki tomonlari bir meyorda o'smaganligi natijasida sodir bo'ladi. Ularni bir marta aylanish davri 2–12 soat bo'lishi mumkin. Lianalarning poyasi soat strelkasiga qarama-qarshi o'sish nuqtasiga ega, boshqa o'simliklarniki esa aksincha, soat strelkasi bo'yicha o'ralib o'sadi. Nutatsion harakatlar o'simliklarga yorug'lik energiyasidan samarali foydalanish imkonini beradi. Ayrim hollarda o'simliklarning nutatsion harakatlari daraxt uchlarigacha yetishi mumkin.

Seysmonastik harakat Bu o'simlikning har xil tebranishlarga nisbatan javob qaytarishidir. Masalan, uyatchan mimozaning bargiga salgina ta'sir etilsa, u darhol shalpayib osilib qoladi, ya'ni bo'g'inlarning ustki va pastki yarmida turgor holat o'zgaradi. Shuningdek, **kliver, kislitsa chivin ovlovchi venerina** o'simliklarida ham seysmonastik harakatlar mavjud. Bularning barchasi tashqi ta'sir tufayli hujayralardagi turgor holatining o'zgarishidir. Vaqt o'tgandan keyin yana turgor holat tiklanadi. Bu o'simlikning o'ziga xos himoya vazifasini bajaruvchi harakatlanishidir.

XIV.5. HARAKATLANISH USULLARINING EVOLUTSIYASI

O'simliklarga xos yuqorida keltirilgan harakatlanish turlarining xilma-xilligiga qaramasdan ularning asosiysi bu cho'zilishli o'sish tufayli harakatlanishdir. Cho'zilishli o'sishning o'ziga xos tomoni faqatgina uning osmotik kuchlar ta'sirida ro'y berishi emas, balki ushbu jarayonning qaytar hol emasligidir. Shuning uchun ham cho'zilishli o'sish bir vaqtning o'zida morfogenez elementi ham hisoblanadi.

Ko'pchilik tadqiqotchilarning fikricha yuksak o'simliklar tuban o'simliklardan kelib chiqqandir. Xususan, organik dunyoda o'simliklarning rivojlanishi quyidagicha ham bo'lishi mumkin.:

Xlamidomonadalar ⟶ xlorokoklar ⟶ ulotrikslar ⟶ xetoforalilar ⟶ birlamchi yer usti yuksak o'simliklari, ya'ni riniofitlar paporotniksimonlar ⟶ ochiq urug'lilar ⟶ gulli o'simliklar.

Sitoplazmaning harakatlanishi

↓ ↓

Xlomidomonadalar singari ⟶ Amyobasimon

xivchinlar yordamida harakatlanish ⟵ harakatlanish

↓

Xlorokoksimonlarning suvning harakati tufayli harakatlanishi

↓

Hujayralarning bo'linishi tufayli ipsimon suv o'tlarining paydo bo'lishi

↓

Hujayralarning qaytmas chuzilishi tufayli ipsimon suv o'tlarining uzayishi

↓

Yuksak o'simliklar hujayralarining bo'yiga va izodiammetrik uzayishi

Tropizmlar Nutatsiyalar Chirmashuvchi o' simliklar

↓

Nastiyala (Turgor va o'sish)

↓

Seysmonastiyalar

Binobarin o'simliklar olamida harakatlanish evolutsiyasi doimo jadal rivojlanib borgan. Masalan, hujayralarning qaytmas cho'zilishli harakatlanishi keyinchalik qaytar o'sish harakatlariga (aylanma nutatsiyalar, tropizmlar) so'ngra esa cho'zilishli o'sishga bog'liq bo'lmagan turgor harakatlanishga (nastiyalar) va oxir oqibatda juda tez boruvshi turgorli harakatlanishga (seysmonastiyalar) aylangan. Seysmonastik harakatlarning o'ziga xos tomoni shundaki, bu yerda faqatgina gormonlarning ta'sir yetarli bo'lmasdan, balki harakatlanish faolligini boshqariluvida elektrik impulslar (potential ta'sir) ham ishtirok etadi. O'simliklarda harakatlanishning barcha shakllari u yoki bu darajada kombinatsiyalashgan holda saqlanib qolgan.

NAZORAT SAVOLLARI

1. Tropizmning sabablari.
2. Turgor harakatlanish nima?
3. Musbat va manfiy tropli organlar orasidagi farqlar.
4. Barg mozaikasi nima?
5. Statolit kraxmal va uning ahamiyati.
6. Geo va fototropik reaksiyalarning qo'zg'atuvchilar miqdoriga bog'liqligi qonunini qanday tushuntirish mumkin?
7. Xemotropizm nima? Uni qaysi omillar chaqiradi? Uning ahamiyati.
8. Aerotropizm va gidrotropizm nima?
9. Nastiyalar va ularning ahamiyati hamda uning tiplari.
10. Fotonastiya va fototropizmning farqi.
11. «Biologik soatlar» nima?
12. O'simlikning harakatlanish usullari.
13. Harakatlanish usullari evolyutsiyasi.
14. Hujayra ichki harakatlari.
15. Sitoplazmaning harakati.
16. O'sish harakatlari.
17. O'sish nastiyalari.

XV. O'SIMLIKLAR CHIDAMLILIGI, FIZIOLOGIYASI ACOSLARI

Barcha tirik organizmlarning abiotik va biotik muhitning noqulay omillaridan himoyalanishi xuddi oziqlanish, harakatlanish va ko'payish kabi ularning yashab qolishi va hayot faoliyatida katta ahamiyatga ega. Bu holat birlamchi tirik organizmlar paydo bo'lgan vaqtdan boshlab mavjud bo'lib evolutsiya davomida rivojlanib, mustahkamlanib kelgandir.

XV.I. O'SIMLIKLAR CHIDAMLILIGI VA HIMOYALANISH FIZIOLOGIYASI

Ma'lumki, barcha tirik organizmlar muhitning biotik va abiotik omillariga moslashuv va noqulaylaridan esa himoyalanish xususiyatlariga ega. Bu hol tirik organizmlarning shakllanishidan boshlanib evolutsiya davomida rivojlanib va takomillashib borgan. Organizmlarga zarar yetkazadigan va ularni halokatga olib boradigan omillar juda ko'p bo'lganligi sababli ulardan himoyalanish mexanizmlari faqatgina metobolitik o'zgarishlar bilan cheklanib qolmasdan, balki morfologik o'zgarishlar ham vujudga kelgan. Masalan, tikonlarning shakllanishi.

O'simliklar fiziologiyasida o'simliklarning muqobil va noqulay sharoitlarda o'sib rivojlanishi «mustahkamlilik» tushunchasi bilan ifodalanadi.

«Mustahkamlilik» o'z ishiga turg'unlanish va qayta tiklanish jarayonlarini oladi. Biologik rivojlanishning har bir bosqichi o'z mexanizmlariga ega. Masalan, molekulyar darajada, poliploidiya ko'rinishida, organizm darajasida ko'plab gameta va urug'larning hosil bo'lishi va boshqalar.

Qayta tiklanish jarayonlariga esa zararlangan DNKning fermentlar yordamida tiklanishi, o'sish kurtaklarining hosil bo'lishi, regeneratsiya va hokazolar misol bo'lishi mumkin.

Qo'zg'alish fiziologiyasi. «Qo'zg'alish» organizmning noqulay omilga javobi sifatida ush bosqichdan iborat bo'ladi. Bular «jonlanish», moslashish va holsizlanish bosqichlaridir. Agar qo'zg'alishning oxirgi Uchinchi bosqichi tez rivojlansa, organizm halok bo'lishi mumkin.

O'simlik organizmi hayvon organizmidan farqli o'laroq qo'zg'alishga modda almashinuvining faollanishi bilan emas, balki

pasayishi bilan javob beradi. Bu qo'zg'alish holatida organizmda moddalar almashinuvini to'xtatuvchi etilen va ABK gormonlarining ko'payishi tufayli bo'ladi.

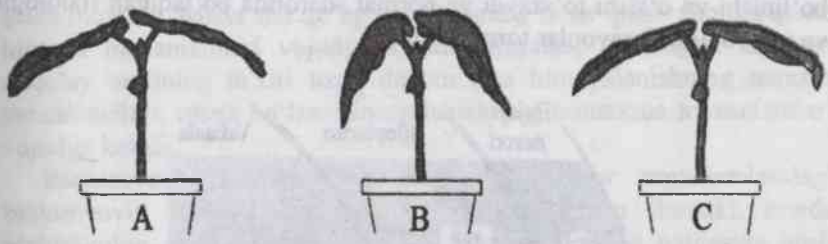
O'simliklarda qo'zg'alish holatini chaqiruvshi omillarni ush guruhga bo'lib qarash mumkin.

Fizik omillar. Bularga namning yetishmasligi yoki ortiqchaligi, yorug'lik, harorat, radioaktiv nurlanish, mexanik ta'sirlar kiradi.

Kimyoviy omillar. Bularga tuzlar, gazlar, gerbitsidlar, insektitsidlar, fungitsidlar, sanoat chiqindilari va boshqalar kiradi.

Biologik omillar. Bularga zararkunandalar va kasalliklar bilan zararlanish, boshqa o'simliklar bilan raqobat, hayvonlarning ta'siri, gullash, mevalarning pishishi kabi hollar kiradi.

Bir xil omilning u yoki bu o'simlikga ta'siri uning turiga qarshiligiga qarab qo'zg'alish chaqirishi yoki chaqirmasiligi mumkin. Masalan, qurg'oqchilikga nisbatan o'simliklarning ikki guruhga bo'lib qarash mumkin XV.l-rasmda loviya o'simligi o'simtalarining stressor – issiq havo oqimiga moslashishini ko'rishimiz mumkin.



XV.l-rasm. Loviya o'simligi o'simtalarining stressor–issiq havo oqimiga moslashishi (R.W. Hiron, S.T.S. Wright, 1973):
A–nazorat; B–o'simlikga 30 daqiqa davomida 38°C haroratli issiq havo purkab turilganda; C–issiq havo 90 daqiqa davomida yelvizak qilib turilganda (o'simlik muhitga moslashib o'z turgor holatini tiklab oladi).

Hujayraning qo'zg'alish mexanizmlari. Hujayraga kuchsiz ta'sirlar bo'lganda ham Masalan, unga bo'yoq moddalarning yutiljshi sitoplazmaning yorug'lik o'tkazishi va uning yopishqoqligi o'zgaradi. Ta'sir kuchli bo'lganda esa yuqoridagi hollarning teskarisi bo'ladi. Qo'zg'atuvchi kuchli bo'lib, uning ta'siri tez ortib borsa, hujayrada quyidagi o'zgarishlar bo'ladi:

1. Membrana o'tkazuvchanligining ortishi va plazmalemma membrana potensialining qayta qutblanishi.

2. Ca^{2+} ionining hujayra devoridan, vakuoladan, ET, mitoxondriyadan va boshqa hujayra ichki komportmentlaridan sitoplazmaga o'tishi.

3. Sitoplazma muhit pH ning nordon tomonga surilishi.

4. Hujayra skeleti to'rlari va aktin mikrofilamentlari yig'ilishining faollanishi va buning natijasida sitoplazmaning yopishqoqlik darajasi va nur o'tkazuvchanligining ortishi.

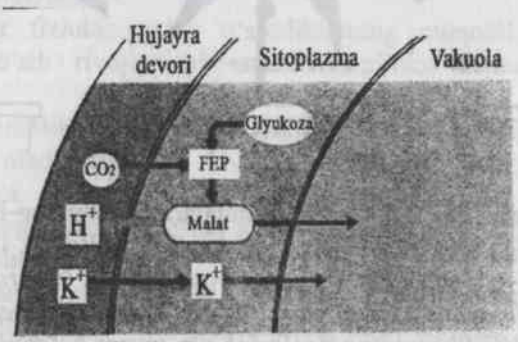
5. Kislorod yutilishining kuchayishi, ATF sarflanishining ortishi va erkin radikalli reaksiyalarning rivojlanishi.

6. Gidrolitik jarayonlarning ortishi.

7. Qo'zg'alish (stress) oqsillarining sintezi va faolligining kuchayishi.

8. Plazmolemmadagi H^+pompasi faolligining kuchayishi. Bu hol tonoplastda ham bo'lishi mumkin va ionlar gomeostazining maqbul bo'lmagan tomonga o'zgarishiga qarshilik qiladi (XV.2-rasm).

9. Etilen va ABK gormonining sintezi kuchayadi. Hujayralarning bo'linishi va o'sishi to'xtaydi va normal sharoitda bo'ladigan fiziologik va metobolitik jarayonlar tormozlanadi.



XV.2-rasm. Barg o'gizchalarining tutashtiruvchi hujayralarning H^+–pompasi ishtirokida osmoregulatik harakatlanish mexanizmi (K.Rosshke, 1976).

Hujayra funksional faolligining to'xtashi ingibitorlar ta'sirida bo'lib, hujayraning energetik qiymati nomaqbul o'zgarishlarga qarshilik qilish sarflanadi.

Qo'zg'alish reaksiyalari bar qanaqa qo'zg'atuvchi ta'sirida ham bo'lishi mumkin va u hujayra ichki kompartmentlarini himoyalashga hamda nomaqbul o'zgarishlarni bo'lmasligiga qaratilgandir. Bularning barchasi bir-biri bilan uzviy bog'liq bo'lib birgalikda rivojlanib ro'y beradi.

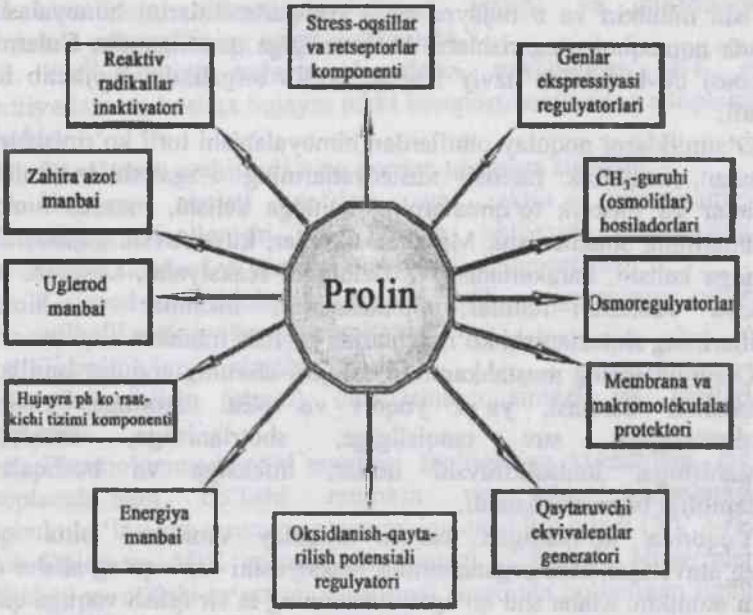
O'simliklarni noqulay omillardan himoyalanishi turli ko'rinishlarda. Masalan, anatomik tuzilish xususiyatlarining o'zgarishi–kutikulalar, qobiqlar va mexnik to'qimalarning vujudga kelishi, maxsus himoya organlarining shakllanishi, Masalan, tikonlar, kuydiruvshi gajaklarning vujudga kelishi, harakatlanish va fiziologik reaksiyalar, xususan, turli himoya vositalari–mumlar, fitoaleksinlar, toksinlar va himoya oqsillarining sintezlanishi ko'rinishlarida bo'lishi mumkin.

O'simliklarning mustahkamlilik darajasi ularning noqulay omillarga chidamlilik darajasi, ya'ni yuqori va past haroratga, kislorod yetishmasligiga, suv tanqisligiga, sho'rlanishga, muhitning ifloslanishiga, ionlashtiruvshi nurlar, infeksiya va boshqalarga chidamliligi bilan o'lchanadi.

Yuqorida ko'rsatilgan barcha noqulay omillarni bitta qilib qo'zg'atuvchilar deb, organizmning reaksiyasini esa «qo'zg'alish» deb atash mumkin. Mana shu qo'zg'atuvchilaning ta'sir qilish vaqtiga qarab himoya mexanizmlari vujudga keladi. Masalan, o'simlikga nisbatan noqulay omilning ta'siri uzoq davom etsa himoyalanishning maxsus mexanizmlari, qisqa bo'lsa, himoyalanishning nomaxsus mexanizmlari vujudga keladi.

Biokimyoviy himoya vositalari. O'simliklar organizmlaridagi biokimyoviy himoya vositalarining asosi shundan iboratki, bunda o'simlikning, noqulay muhit omiliga javob reaksiyasi natijasida hosil bo'lgan, ya'ni yuqori molekulyar moddalarning parchalanishidan yuzaga kelgan ayrim zaharli birikmalarni barglar va boshqa organlar orqali ajralishi yuz beradi. Masalan, qurg'oqchilik sharoitida sitoplazmaning suv saqlab qolish xususiyati uning tarkibida kichik molekulyar gidrofil oqsillarning vujudga kelishi bilan ta'minlanadi. Bu gidrofil oqsillar esa anchagina suvni gidrat qobiqlar sifatida bog'lab turadi.

Qurg'oqchilik vaqtida sitoplazmada suvning saqlanib turishiga prolin moddasi ham anchagina yordam beradi. Shuning uchun ham suv tanqisligida hujayradagi prolinning miqdori ancha ko'payib ketadi. Shuningdek, sitoplazmada suvning saqlanishiga undagi monosaxaridlar miqdorining ko'payishi ham ijobiy ta'sir qiladi (XV.3-rasm).



XV.3-rasm. O'simliklar hujayralarida prolinnig fiziologik roli (Kuznetsov, Shevyakova, 1999).

O'simliklarning qurg'oqchilikdan so'ng o'z holatini tiklashi, suv yetishmasligi va yuqori harorat sharoitida hujayraning o'z genetik tarkibining saqlab qolishiga bog'liqdir. Masalan, DNK molekulasining qurg'oqchilikdan himoyalanishi uning molekulasining yadro oqsillari yordamida qisman o'z faolligini yo'qotish xususiyati bilan belgilanadi. Shuning uchun ham DNK miqdorining o'zgarishi faqat uzoq davom etgan kuchli qurg'oqchilik holatidagina kuzatilishi mumkin.

Qurg'oqchilik, o'simliklar gormonlar sistemasida ham bir qator sezilarli o'zgarishlarga olib kelishi mumkin. Shunday o'zgarishlarga o'simlik o'sishini jadallashtiradigan auksin, sitokinin, gibberellin hamda fenol tabiatli o'sishni tezlashtiradigan moddalar miqdorining kamayishini, ABK va etilen gormonlari miqdorining oshishini ko'rsatish mumkin. Bunda ayniqsa qurg'oqchilikning boshlang'ish davrlarida, o'simliklarda o'sishni to'xtatuvchi gormonlar miqdorining oshishi

muhim ahamiyatga ega. Chunki, o'simlik suv bilan muqobil ta'minlanmaganda barg og'izchalarining tezda yopilish xususiyati shu o'simliklarda bir necha daqiqa davomida juda ko'p marta ko'payib ketadigan ABK gormonining miqdoriga bog'liqdir. Masalan, o'simlik uchun suv yetishmasligi juda kam miqdorda–0,2 MPa bo'lgandayoq ABK gormonining miqdori bir necha barobar ortib ketadi. Ammo mezofit o'simliklarda ABK miqdorining oshishiga olib keladigan suv potensiali har xildir. Masalan, makkajo'xori uchun ABK gormonining oshishiga olib keladigan suv potensiali 0,8 MPa bo'lsa, javdar o'simligi uchun ushbu ko'rsatkich 1,0 MPa.

Umuman qurg'oqchilik sharoitida o'simlik to'qimalaridagi ABK gormonining miqdori uning suvlilik holati 1 gr og'irligiga nisbatan bir soatda o'rtasha 0,15 mikrogrammgacha ortishi mumkin. O'simlik tuqimalarida ABK gormonining ko'payishi natijasida vujudga kelgan barg og'izchalarining yopilishi holati esa ular orqali bo'ladigan bug'lanish natijasida sarflanadigan suv miqdorini anchagina kamaytiradi. Shuningdek, ABK prolin sintezini tezlashtiradi, bu esa oqsillarning sersuvlanishiga sabab bo'ladi. Bu holat ham hujayrada suvning ma'lum miqdorda saqlanib qolishiga sabab bo'ladi.

O'simlik ildizlarida ABK gormonining yig'ilishi RNK va oqsillar sintezining to'xtashiga olib keladi, hamda boshqa bir o'sish gormoni bo'lgan sitokininning sintezining sekinlashishiga olib keladi.

Xulosa qilib shuni aytish mumkinki, suv tanqisligi sharoitida o'simlik tuqimalarida ABK gormoni miqdorining ko'payishi o'simlikning barg og'izchalari orqali suv yo'qolishini kamaytiradi. Oqsillarga ko'p miqdorda suv bug'lanishga sabab bo'lib hujayradagi modda almashinuvini nisbatan muqobil holatiga o'tkazadi.

O'simliklarga suv yetishmagan sharoitda yuzaga keladigan biokimyoviy o'zgarishlardan yana biri bu o'simlik to'qimalarida o'sish ingibitori gormonlaridan biri bo'lgan etilen ($CH_2=CH_2$) gormonining ma'lum miqdorda ko'payishidir. Masalan, bug'doy barglarida suv miqdorining 9% kamayishi 4 soat davom etsa etilen gormonining barglardagi miqdori 30 marta ko'payadi. Agarda o'simlikninng suv bilan ta'minlanishi yaxshilansa, o'simlik to'qimalarida etilenning hosil bo'lishi va uning umumiy miqdori yana o'zining avvalgi holatiga qaytadi.

Suv tanqisligi sharoitida o'simlik to'qimalarida etilen gormonining ko'p miqdorda hosil bo'lishining asosiy sababi, bu suv yetishmasligi natijasida ushbu moddaning hosiladori bo'lgan 1-aminosiklopropan-

karbon kislotasi sintezining jadallashishidir. Chunki, o'simlik to'qimalarida etilen gormoni erkin holda bo'lmaydi va u faqat zarur hollardagina to'qimalarda doimiy ravishda harakatlanuvchi 1-amino-siklopropankarbon kislotasidan sintezlanadi. Shuningdek, qurg'oqchilik natijasida, o'simliklarda o'simlik o'sishini to'xtatuvchi fenol tabiatli moddalar miqdorining o'zgarishi ham ro'y berishi mumkin. Ammo bu holat faqatgina mezofit o'simliklarga xosdir. Boshqa biryer usti o'simliklar guruhi, poykilokserofit o'simliklarda esa qurg'oqchilik sharoitida ular o'sishining to'xtashi, ingibitor (o'sishni to'xtatuvchi) moddalar miqdoriga bog'liq emas. Chunki, ular qurg'oqchilik sharoitida tinim, ya'ni anabioz holatiga o'tishadi.

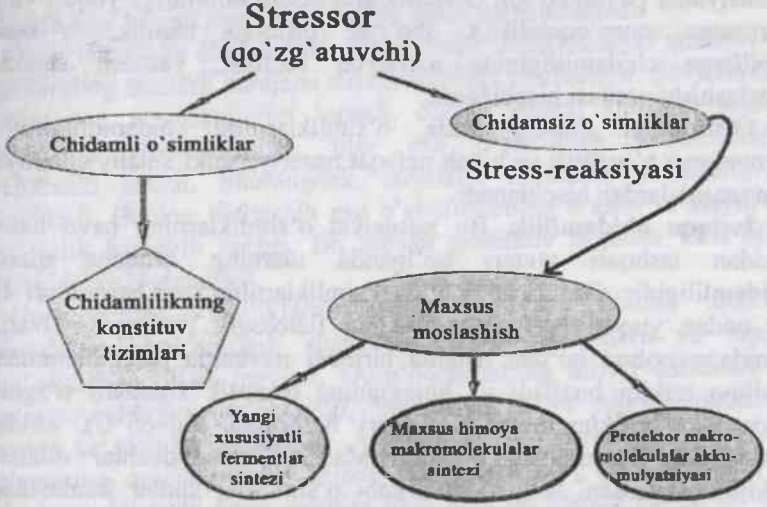
O'simliklarda o'sish gormonlari miqdorining kamayishi, jumladan indolsirka kislotasining kamayishi o'simliklarda o'sish to'xtagan vaqtdan boshlanadi. Masalan, kungaboqar barglarida, bug'doy boshoqchalari hamda poyasining uchida va boshqa bir qancha o'simliklarda ular o'sishining sekinlashishi tuproq namligi uning to'la namligidan 60% bo'lganda boshlanadi. Ammo boshqa bir o'sish gormoni–auksin miqdorining kamayishi esa ushbu ko'rsatkich 30% va undan kam bo'lgan hollardagina sezilarli darajada kamayadi.

O'simlik to'qimalarida auksinning kamayishi uning biosintezi uchun xizmat qiladigan triptofan aminokislotasi miqdorining kamayib ketishi hamda bu gormonning o'simlik organlari bo'ylab tashilishining qiyinlashishi tufayli bo'ladi.

Qurg'oqchilik sharoitlarida o'simliklarga auksin, sitokinin yoki gibberellin kabi o'sish gormonlari eritmasini sepish mumkin emas. Chunki bunda qurg'oqchilikning salbiy ta'siri yanada kuchayadi. Ammo qurg'oqchilikdan so'ng o'simlik o'z holatini tiklash vaqtida ularga sitokinin gormoni eritmasini sepish maqsadga muvofiqdir, chunki u ma'lum miqdorda o'simlikning o'z holatini tiklashga yordam beradi.

XV.4-rasmda chidamli va chidamsiz o'simliklarni stressga nisbatan moslashuv javobi qanday ekanligi ko'rsatilgan.

Rossiyalik olima O.N. Kulayevaning fikricha, sitokinin gormonining qurg'oqchilik vaqtlarida, o'simliklar chidamliligini oshirishiga asosiy sabab, ushbu gormonning o'simlik hujayralari yuqori molekulyar birikmalari tuzilishiga, vazifasiga, xususan, hujayra membranasi tuzilmalariga ta'siridir. Bundan tashqari sitokinin gormoni o'simliklarmng issiqlikga, nisbatan yuqori haroratga chidamliligini kuchaytiradi. Shuningdek, sitokinin gormoni urug'larning unib chiqishini tezlashtiradi.



XV.4-rasm. Chidamli va chidamsiz o'simliklarni stressga nisbatan moslashuv javobi (Kuznetsov, 1992).

Qishloq xo'jaligida o'simliklarning qurg'oqchilikga chidamliligini ma'lum darajada oshirish mumkin. Buning uchun o'simlik urug'lari ekishdan oldin shiniqtiriladi, ya'ni bir necha marta ivitilib quritiladi. Bunda o'simlik urug'larida suvsizlikka nisbatan moslanish paydo bo'ladi. Bunday urug'lardan unib chiqqan o'simliklar barglari morfologiyasida kseromorfologik belgilar vujudga keladiki, bu o'z navbatida barglardan suv bug'lanishiga ta'sir qilib o'simliklarga ko'proq qurg'oqchilikka chidamlilik xususiyatlarini beradi.

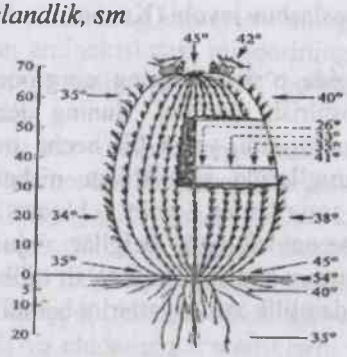
XV.2. O'SIMLIKLARNI ISSIQQA VA QURG'OQCHILIKKA CHIDAMLILIGI

O'simliklarni tabiatda tarqalishi ularning irsiyati bilan belgilanadi. O'simliklarni irsiy xususiyatlari ma'lum bir areal chegarasida ularning topografik joylashishini belgilaydi. Masalan, namga talabchan o'simliklar suv havzalariga yakin joyda o'ssa, soyaparvar o'simliklar daraxtlar tagida joylashadi. Shuningdek, tashqi muhit omillarining o'simliklar irsiyatiga ta'siri natijasida, ularda xilma-xil ekologik

xususiyatlar paydo bo'ldi. O'simliklarni tashqi omillariga yuqori va past haroratga, qurg'oqchilikka, sho'rga, ortiqcha namlik va boshqa omillarga chidamliligining namoyon bo'lishi, yashash sharoitiga moslashishi natijasi hisoblanadi.

O'simliklar fiziologiyasida, o'simliklarning chidamdiligini har tomonlama o'rganish va bilish nafaqat nazariy, balki amaliy ahamiyatga ega masalalardan hisoblanadi.

Issiqqa chidamlilik. Bu xususiyat o'simliklarning havo harorati haddan tashqari yuqori bo'lganda ularning ortiqcha qizishga chidamliligidir. Odatda ko'pchilik o'simliklarning tana haroratlari 40°C va undan yuqori bo'lganda ulardagi fiziologik funksiyalar buziladi hamda u nobud bo'ladi. Bunda birinchi navbatda plazmolemmaning tuzilma tarkibi buziladi va hujayraning osmotik xossalari o'zgaradi. Ammo o'simliklar olamida yuqori haroratga (60–65°C), chidamli o'simliklar turlari ham mavjud. Masalan, semizdoshlar oilasining vakillari, xususan, kaktus, aloe kabi o'simliklar shular jumlasidandir (XV.5-rasm). Bizning sharoitimizda respublikamizning texnik ekinlaridan g'o'za, sholi, kanakunjut o'simliklari ham issiqqa chidamli hisoblanadi.



XV.5-rasm. Kaktus (*Ferrosastus wistizenii*) to'qimalari haroratiga havo haroratining (32°S) ta'siri (Burian, 1976, Larxer, 1978).

Ko'pchilik kserofitlar va mezofitlar yuqori transpiratsiya jadalligi tufayli, o'zlari barglarining haroratini past darajada saqlab turadi. Ayrim o'simliklar hujayralari sitoplazmasi yuqori yopishqoqlikka ega bo'lib,

oqsillar sintezi jadalligi pasaymaydi. Ushbu o'simliklar hujayralari o'zlarida bog'langan suvni ko'p tutishi bilan xarakterlanadi.

Qurg'oshilikka chidamlilik. Bu o'simlik hujayralari, to'qimalari va organlarining sezilarli darajada suvsizlanishiga chidashidir. Suvsizlanish sitoplazmani xususiyatlarini buzadi, oqsil sintezi kamayib ketadi, polisomalar ribosomalarga, ular esa o'zlarining. subbirliklarga parchalanib ketadi. Shuningdek, suvsizlik moddalar almashinuvini pasaytiradi. Buning natijasida esa o'simliklarning o'sishi to'xtaydi va hosildorlik kamayib ketadi. Bu asosan generativ organlar kam hosil bo'lishi bilan ifodalanadi.

Qurg'oqchilik–o'simliklarni suvga bo'lgan talabini qondira olmaydigan meteorologik sharoitdir. Uning atmosfera va tuproq qurg'oqshiligi xillari mavjud. Qurg'oqchilikning asosiy sabablari bu yog'ingarchilikning bo'lmasligi, transpiratsiya va tuproq yuzasidan suvning ko'plab bug'lanishidir. Ayniqsa, kuchli shamollar tuproq ildiz qatlamining qurishiga olib keladi. Atmosfera qurg'oshiligi quruq va issiq havo ta'sirida havo namligi juda kam bo'lganda paydo bo'ladi. Bunda o'simlik o'sishdan to'xtaydi va barg sathi kengaymaydi, natijada ekinlarning hosildorligi kamayadi.

Qurg'oqchilik o'simliklar tanasida ketuvchi biosintetik jarayonlarni keskin kamaytiradi, oqsillarning parchalanishi ro'y berib, organik zaxira moddalar miqdori keskin pasayadi. Bu esa o'z navbatida o'simlik o'sishini sekinlashtiradi. Ushbu va boshqa hollar tufayli barg quriy boshlaydi va undan kraxmal yo'qoladi. Shuningdek, o'simliklar ildiz tizimlarida fosfor almashinuvi keskin o'zgaradi, fosforirlanish jarayoni jadalligi pasayadi. Qurg'oqchilik oxir oqibatda o'simliklar hosildorligining o'ta pasayib ketishiga olib keladi.

O'simliklarning qurg'oqchilikka chidamliligini birmuncha oshirish ham mumkin. Buning uchun P.A. Genkel o'simliklar urug'larini avvalo biroz undirish, so'ngra unayotgan urug'ni oz-moz quritib ekishni tavsiya qilgan. Ushbu usul orqali o'simliklar chidamliligini birmuncha oshirish mumkin. Hozirgi vaqtda ushbu ishlar amaliyotda keng qo'llanib kelinmoqda. Shuning bilan birgalikda o'simliklarning qurg'oqchilikka chidamliligini oshirishda kimyoviy uslublar ham qo'llaniladi. Masalan, o'simliklar urug'larini 0,2 foizli kalsiy xlorid tuzida 18–20 soat ivitib ekish ularning qurg'oqchilikka chidamliligini oshirishda yaxshi amaliy natijalar berishi mumkin.

Qurg'oqchilik maydonlarida o'sadigan o'simliklarni *kserofitlar* ham deyiladi. Kserofitlar tuproq va atmosfera qurg'oqshiligida o'sishga

moslashgan o'simliklardir. Ularning xarakterli belgilaridan biri, bu,yer ustki qismining yer ostki qismlaridan o'lchamlari o'yisha kichik bo'lishi hamda bug'latuvsni yuzaning ham kam bo'lishidir.

P.A.Genkel ta'limoti bo'yicha, kserofitlarning o'zi ham qurg'oqchilikka chidamliligi bo'yicha bir necha guruhlarga bo'linadi.

Sukkulentlar–issiqga o'ta chidamli o'simliklar bo'lib, suvsizlanishga ham bemalol shidaydi. Ular suv tanqisligini deyarli sezmaydi, tanasida suv ko'p, lekin suvni o'ta sekin sarflaydi. Sukkulentlarga kaktus va aloe kabi o'simliklarni misol qilib ko'rsatish mumkin.

Evkserofitlar–issiqqa chidamli o'simliklar bo'lib, qurg'oqchilikni bemalol o'tkazadi. Ushbu o'simliklarning hujayra shirasi osmotik bosimi nihoyatda yuqori, transpiratsiya jadalligi past bo'lib, ildizlari keng tarmoqlangan va ayrim hollarda sizot suvlarigacha yetib boradi. Evkserofitlar juda yuqori issiqlikda barg va novdalarni tashlab yuboradilar. Ularga yantoq, shuvoq, astra kabi o'simliklar kiradi.

Gemikserofitlar–suvsizlik va tanasining qizishini ko'tara olmaydigan o'simliklar. Ulardagi transpiratsiya jarayoni yuqori, lekin protoplazmaning yopishqoqligi va elastikligi yuqori emas. Ildizlari anchagina chuqur ketgan. Gemikserofitlarga shalfey, rezak kabi o'simliklar kiradi.

Cho'lkserofitlari–bular cho'llarning boshoqli va kovil kabi o'simliklaridir. Ushbu o'simliklar qisqa muddatli yomg'irlardan yaxshi foydalanadi va qizib ketishga chidamlidir. Ammo faqatgina tuproqda qisqa muddatli suv tanqisligiga chidamlidir xolos.

Poykilokserofitlar–o'zlarining suv rejimini boshqara olmaydigan o'simliklardir. Ular yuqori haroratda qizishi ammo yoz yomg'irlaridan so'ng yana jonlanib faol hayot keshirishi mumkin. Bu o'simliklarga biz lishayniklarni misol qilib ko'rsatishimiz mumkin

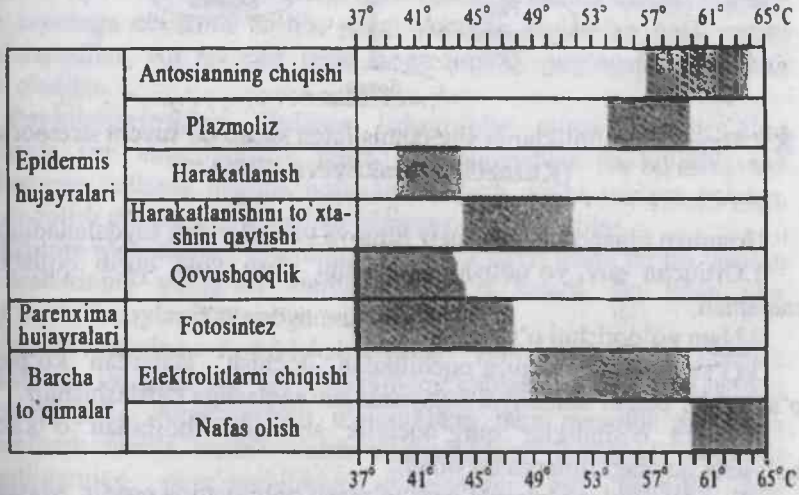
Gigrofitlar–bu o'simliklar hujayralarida suv sarflanishini chegaralovshi moslamalar bo'lmaydi. Hujayralari katta bo'lib, yupqa devorli qobiq va yupqa kutikula bilan qoplangan. Barglarining sathi katta, ammo og'izchalar yirik bo'lsada son jihatidan kamrok. Kutikulyar transpiratsiya yuqori, poyasi uzun, ildizlari yaxshi rivojlanmagan. Tuproqda ozgina suv yetishmasligi ham ularning tezda so'lishiga olib keladi. Bularga mannik, mox va boshqa shunga o'xshash o'simliklar kiradi.

Mezofitlar–bular ko'pchilik hollarda o'rta, ya'ni oraliq o'simliklar ham deb yuritiladi. Ular asosan, namlik yetarli bo'lgan sharoitlarda

o'sadi. Hujayra shirasini osmotik bosimi 1–1,5 MPa atrofida bo'lib suv yetishmasligida oson so'liydi. Ularga yaylovlarda o'suvchi boshoqli o'simliklar va dukkakli o'tlar vakillari kiradi.

XV.3. O'SIMLIKLARNING QURG'OQCHILIKKA MOSLASHUVI

O'simliklar qurg'oqchilik ta'sirida holsizlanadi, bu esa o'simliklarga suv etishmaganligidan yoki suvsizlik va issiqlikning birgalikdagi ta'siridan kelib chiqadi (XV.6-rasm).



XV.6-rasm. Tradeskansiya barg hujayralarida haroratning oshishi bilan 5 minut qizdirish davomida jarohatlanish belgilarining rivojlanishi (V.Ya.Alelsandrov, 1964). *Qora ranglarning boshlanishi muqobil holatdan birinchi bor chiqish haroratini ko'rsatadi. Ushbu ranglarning tugashi eng yuqori darajada zararlanish harorat chegarasini ko'rsatadi.*

Nam kam joylarda o'sadigan o'simliklar, ya'ni kserofitlarda qurg'oqchilik davrini o'tkazishga nisbatan moslanishlar vujudga kelgandir. Umuman olganda, o'simliklarda suv tanqisligiga sabab bo'luvchi stressorlarni XV.7-rasmda keltirib o'tganmiz.

XV.7-rasm. O'simliklarda suv tanqisligiga sabab bo'luvchi stressorlar (Kuznetsov, Dmitriyeva, 2005).

Umuman olganda o'sib asosiy himoya vositalaridan foydalanadilar.

1.Ortiqcha suv yo'qotishning olidini olish yoki qurib qolishdan saqlanish.

2.Nam yo'qotishni o'tqazish.

3.O'sish davrida qurg'oqchilikdan qochish. Bulardan ko'pgina o'simliklar uchun umumiysi hujayrada suv saqlashga moslashishdir.

Kserofit o'simliklar qurg'oqchilik sharoitini boshidan o'tkazish bo'yicha quydagi tiplarga bo'linadi.

Bu o'simliklar o'zlarida nam to'plash qobiliyatiga egadir. Masalan, aloe, kaktus o'simliklari. Ularda suv kutikulalar va tuklar bilan qoplanish barg va tanalarida yig'iladi. Sukkelent o'simliklarda suv bug'lanishi, fotosintez va o'sish juda sekin bo'ladi. Ular suv yo'qotishga juda chidamsiz. Sukkelentlarning ildiz sistemasi keng tarqalgan bo'ladi, ammo chuqurga ketmaydi.

Sukkulent bo'lmagan o'simliklar. Bu o'simliklar o'zlarida ketadigan suv bug'lanish jarayonlariga qarab bir necha guruhga bo'linadi:

Haqiqiy kserofitlar. Ularga shuvoq, itgunafsha va boshqalar misol bo'la oladi. Bu o'simliklarga xos xususiyatlaridan barglarinig nisbatan kichik bo'lishi hamda ularning erga osilib turishini ko'rsatish mumkin. Shuningdek, haqiqiy kserofitlar issiqqa chidamli bo'lib barglarning suv bug'lantirish darajasi past bo'ladi. Shuningdek, ular kuchli suvsizlanish

holatiga chidamli bo'lib, hujayralarida osmotik bosim yuqori bo'ladi. Ildiz sistemasi uncha chuqurga ketmagan holda bo'lib keng tarqalgandir.

Kserofitsimonlar. Bu tipga kserofitlarga yarim o'xshash o'simliklar kiradi. Masalan, marmarak va boshqa o'simliklar. Ularda suv bug'lantirish xossasi juda kuchli bo'lib, bu o'z navbatida juda kuchli ildiz sistemasi orqali vujudga keladi va ushlab turiladi. Ayrim hollarda kserofitsimon o'simliklar ildizi er osti suvlariga etib boradi. Bu o'simliklarga xos xususiyatlardan ularning suvsizlikka va havo qurg'oqshiligiga chidamsizligini ko'rsatib o'tish mumkin.

Cho'l kserofitlar. Bu tipga cho'l boshoqli o'simliklari, jumladan, bedacha ko'z va boshqalar kiradi. Bu o'simliklar havoni haddan tashqari isib ketishiga chidamli bo'lib, yozgi yomg'ir suvlaridan juda yaxshi foydalanadilar. Ammo ular faqat qisqa tuproq qurg'oqshiligiga dosh bera oladilar.

Poykilokserofitlar. Bularga lishayniklar misol bo'ladi. Ular o'zlarida suv almashinuvini idora qila olmaydilar va ko'proq suv etishmagan hollarda tinchlik holatiga o'tishadi, ya'ni anabioz holatga. Qurib qolish davrini o'zlari uchun bezarar o'tqaza oladilar.

Efimer o'simliklar. Ularning rivojlanish davri qisqa bo'lib, asosan yil fasllarining yomg'irli vaqtlariga to'g'ri keladi. Bu bilan ular qurg'oqchilik joylarda o'sishga moslashadilar.

Atoqli fiziolog A.A.Maksimovning fikricha (1953) kserofit o'simliklar va ularning qurg'oqchilikka chidamli turlari suvsizlikni sevuvshi emas. Agar kserofit o'simliklarni ham muqobil suv bilan ta'minlasak ularda kuchli o'sish va rivojlanish kuzatiladi. Kserofit o'simliklarning qurg'oqchilikka chidamliligi esa ularning suv yo'qotishga moslanishidir. Mezofit o'simliklar ham qurg'oqchilikka moslashishi mumkin.

V.R.Zelenskiy (1904) o'simlikda joylashgan barglarning anatomik tuzilishini o'rganib shunday xulosaga keldiki, barg qanchalik poyada balanda joylashgan bo'lsa uning hujayralari shunchalik mayda bo'ladi. Shuningdek, balandda joylashgan barglarda parenxima kuchli rivojlangan bo'ladi hamda bir birlik maydonda barg og'izchalarning soni ko'p bo'ladi, ammo ularning o'lchami kichik bo'ladi. O'simlik poyasidagi barglardagi bu holat Zelenskiy qonuni deyiladi.

Shuningdek, o'simlik poyasidagi barglar qanchalik balandda joylashgan bo'lsa, ular shunchalik ko'p suv bilan yomon ta'minlanadi, ayniqsa, baland o'simliklarda. Ammo balandda joylashgan barglarda

suv bug'lanish pastroqda joylashgan barglarga nisbatan kuchliroq bo'ladi.

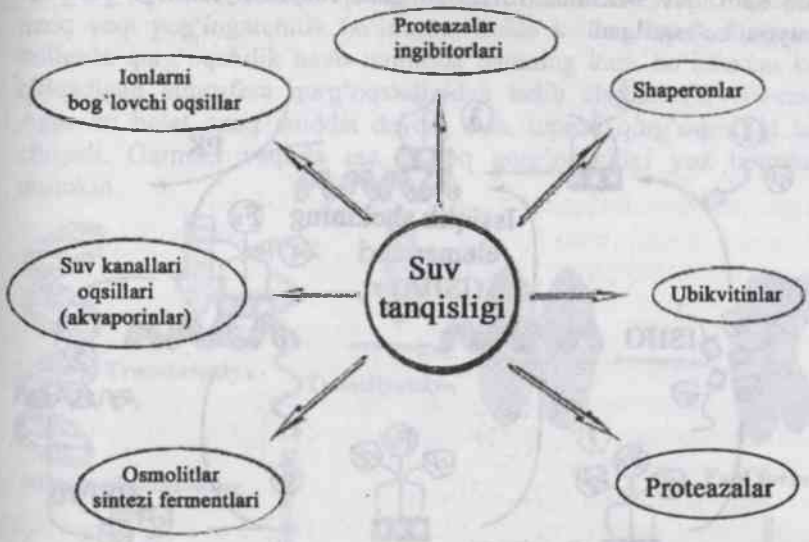
O'simlikning yuqori shoxlarida joylashgan barglardagi barg og'izchalari suv etishmagshan holatda ko'proq ochiq holda bo'ladi. Bu holat bir tomondan fotosintez jarayonini qo'llab tursa, ikkinchi tomondan hujayra shirasi konsentratsiyasining oshishiga ta'sir qiladi. Bu esa o'z navbatida yuqorida joylashgan barglarning, pastda joylashgan barglar tarkibidan suvni tortib olishiga olib keladi. Yuqoridagi holatlar ko'pgina kserofit o'simliklar barg tuzilishiga xos bo'lganligi sababli bu tuzilish kseromorf tuzilish deb ataladi.

Demak, barglarda kseromorf tuzilishning vujudga kelishi bu suv tanqisligiga nisbatan barglarda yuzaga kelgan anatomik moslanishdir. Bu moslanish barglarning reduksiyasi, qalin kutikula, barglarning osilgan holda bo'lishi, barg og'izchalarining chuqurlashishi bilan birgalikda o'simliklarning suv tanqisligiga ma'lum miqdorda moslashuviga va chidamligiga olib keladi.

Issiqlikning fiziologik jarayonlarga ta'siri. Qurg'oqchilik paytida o'simliklar suvsizlanishi bilan birgalikda ma'lum darajada qiziydi ham. Yuqori harorat (35°C va undan ko'p) tufayli hujayra sitoplazmasida har xil tipdagi o'zgarishlar yuz beradi. Ammo, o'simlikning isishi kam vaqtda, masalan, 5 minut davom etsa, sitoplazma o'z holiga kelishi mumkin.

Yuqori harorat hujayrada bir qancha o'zgarishlarga olib kelishi mumkin. Masalan, hujayra shirasi bir muncha quyuqlashadi. Shuningdek, hujayraning o'tkazuvchanligi bir qancha moddalar jumladan eozin, mochevina va glitserin uchun oshadi. Hujayrada ketadigan moddalar ekzoosmosi tufayli hujayra shirasida osmotik bosim sekin asta pasayib ketadi. Ammo 37°C da osmotik bosimning yana oshishi kuzatiladi, chunki kraxmalning parchalanishi kuchayib, birlamchi qandlar miqdori ortadi. O'simliklarda ketadigan jarayonlardan eng muhimi bo'lgan fotosintez jarayoni, nafas olishga qaraganda yuqori haroratga ancha beriluvchandir. Shuningdek, suvsizlik natijasida ro'y beradigan polimerlarning parchalanishi, chunonchi, oqsillarning parchalanishi yuqori haroratda yana ham kuchayib ketadi (XV.8-rasm).

Oqsil moddalarning parchalanishi ammiak hosil bo'lishi bilan boradi. Bu esa yuqori haroratga chidamsiz o'simliklarda ularning zaharlanishiga olib keladi. Ayrim yuqori haroratga chidamli o'simliklarda ortiqcha ammiakni bog'laydigan organik kislotalar miqdori oshadi.



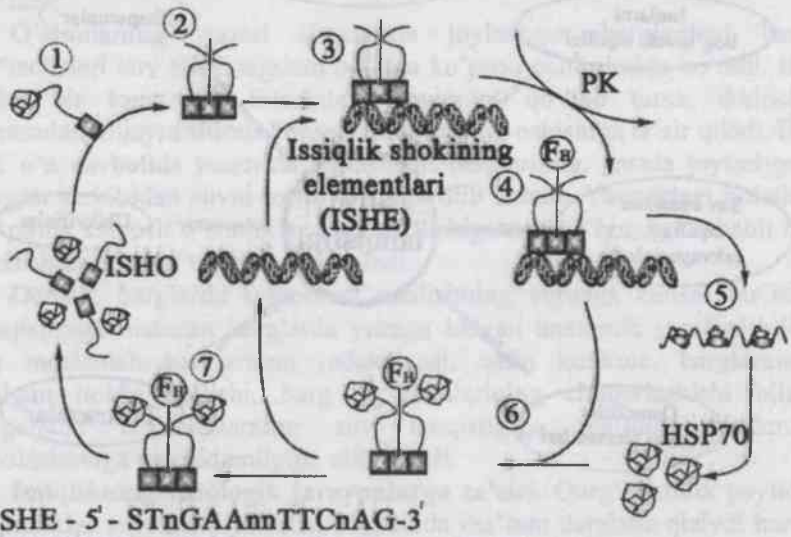
XV.8-rasm. O'simliklarda suv tanqisligiga nisbatan sintezlanuvchi oqsillar (Kuznetsov, Dmitriyeva, 2005).

Shuningdek, sitoplazmaning muzlash nuqtasi pasayib hujayra ichki qismida suv kamayadi va u yerda muz hosil bo'lishi bir muncha susayadi.

Chiniqishning ikkinchi fazasi –10°C, –20°C gacha davom etib haroratning bir sutkada 2–3°C gacha pasayishi bilan boradi. Bunda hujayra oraliqlarida muz hosil bo'lib birinchi fazada paydo bo'lgan hujayrani suvsizlanishdan saqlovchi himoya vositalari ishlay boshlaydi. O'simliklarning o'ta sovuqqa chidamliligiga ham xuddi sovuqqa chidamlilik kabi mikroelementlar katta ta'sir qiladi. Masalan, rux hujayralarda bog'langan suv miqdorini oshirib, qandlar yig'ilishini kuchaytirsa, molibden, mis, vanadiy, kobalt, azotning oqsildagi va umumiy miqdorini kuchaytiradi.

Shuni aytib o'tish lozimki, yer shari quruqlik qismining anchagina qismi namgarshilikka muhtoj joylar hisoblanadi, ya'ni bu joylarda yillik suv bug'lanish 100mm va undan ochiq bo'lgani holda yog'ingarchilik miqdori 250–500 mm.ni tashkil qiladi. Yuqoridagi maydonning yarmidan ko'prog'ida esa yillik yog'ingarchilik miqdori 250 mm.dan

ham kam. XV.9-rasmda ISHE–70 geni ekspressiyasining induksiyasi jarayoni ko'rsatilgan.

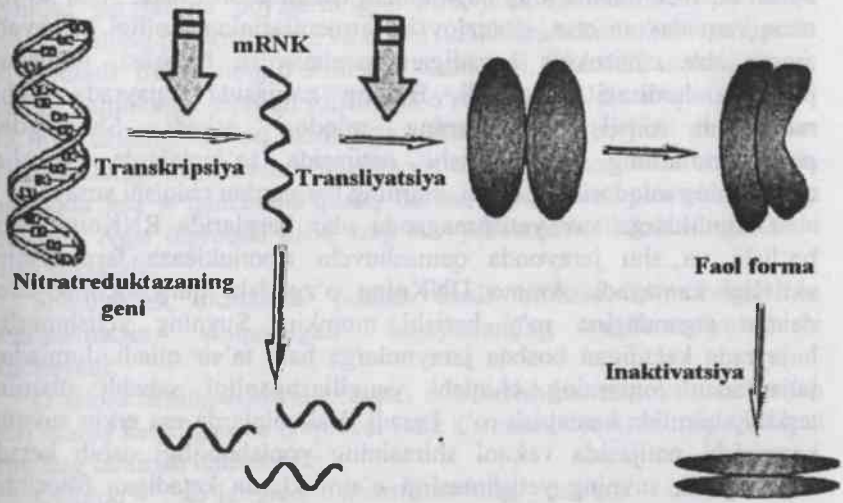


XV.9-rasm. ISHE–70 geni ekspressiyasining induksiyasi *(Bashanan et al, 2000, V.V.Kuznetsov va G.A.Dmitrieva kiritgan o'zgartirishlar bilan, 2005):*

ISHE–issiqlik shokining elementi; ISHO – issiqlik shokining omili; PK–proteinkinaza; F_H –fosfor qoldg'i. 1–ISHE–70 bilan ISHO komleksi, 2–haroratning ko'tarilishi bilan ISHE–70 va ISHO elementlarining bir-biridan ajralishi hamda uchta ISHO elementining kompleks hosil qilishi, 3–ISHO tripleti ISHE-70 elementini taniydi, 4-ISHO elementining bittasi proteinkinaza yordamida fosforillanadi, bu o'z navbatida issiqlik shoki geni ekspressiyasini kuchaytiradi, 5–m–RNK da ISHE–70 sintezlanadi, 6–ISHE–70 bilan ISHO bog'lanadi,bu o'z navbatida ISHE–70 va ISHO kompleksning dissotsialanishiga olib keladi, 7–ISHO omili tripleti haroratning navbatdagi oshishigacha parchalanadi.

Bizga ma'lumki, o'simliklarning yaxshi rivojlanishi uchun uning o'sish davrida namgarchilik muqobil ravishda bo'lishi maqsadga muvofiq. Ammo kontinental iqlim rayonlarida yozning eng issiq vaqtlarida yog'ingarchilik deyarli bo'lmaydi yoki kam bo'ladi.

Qurg'oqchilik. Kuchli quyosh nurlari sharoitida yuqori issiqlikda uzoq vaqt yog'ingarchilik bo'lmagan holda kelib chiqadi. Ko'pchilik hollarda qurg'oqchilik havo muhitida namning kam bo'lishidan kelib chiqadigan atmosfera qurg'oqshiligidan kelib chiqadi (XV.10-rasm). Agar bu holat uzoq muddat davom etsa, tuproq qurg'oqshiligi kelib chiqadi. Garmsel vaqtida esa tuproq qurg'oqshiligi yuz bermasligi mumkin.



XV.10-rasm. Yuqori haroratning nitratreduktaza geni ekspressiyasiga ta'siri. (V.V.Kuznetsov, G.A.Dmitriyeva, 2005).

Suv yetishmasligining o'simlikka ta'siri. O'simlik to'qimalarida suv yetishmasligining hodisasi uning barglari va boshqa organlari orqali suv bug'lanish miqdori ushbu o'simlik tomonidan qabul qilayotgan suv miqdoridan oshib ketsagina ro'y beradi.

Suv tanqisligi issiq, quyoshli kunlarda peshin vaqtida ham ro'y berishi mumkin, chunki bu vaqtda barglarning so'rish kuchi oshib, uning natijasida suvning tuproqdan o'simlikka o'tishi ham tezlashadi.

O'simlik o'z navbatida suv tanqisligi ko'rsatkichini o'z barglaridagi barg og'izchalarining o'lchamlarini o'zgartirish orqali idora qilishi mumkin. Agar tuproqda o'simlik o'zlashtira oladigan suv bo'lmasa, unda kuchli so'lish paydo bo'ladi. Bu esa o'z navbatida o'simlikning halok bo'lishiga olib keladi.

O'simlikka suv yetishmaslik belgilaridan ular to'qimalarida ertalab suvning bo'lishi hamda poyasi kesilganda undan shira ajralishining to'xtashidir.

Qurg'oqchilik birinchi navbatda hujayradagi erkin yoki kuchsiz bog'langan suvning kamayishiga olib keladi. Bu esa o'z navbatida sitoplazma oqsil qobig'ining suvsizlanishiga olib keladi. Shuningdek, ayrim oqsil-fermentlarning bajaradigan ishiga ta'sir qiladi. Agar so'lish uzoq vaqt davom etsa, sintezlovshi fermentlarining faolligi kamayadi, amme suv ishtirokida boradigan parchalanish hodisasi, jumladan, proteoliz hodisasi tezlashadi. Buning natijasida hujayrada kichik molekulali oqsil moddalarning miqdori oshadi. Shuningdek, polisaxaridlarning parchalanishi natijasida to'qimalarda eruvchan qandlarning miqdori ko'payadi, ularning barglardan chiqishi susayadi.

O'simliklarga suv yetishmaganda ular barglarida RNKning hosil bo'lishi va shu jarayonda qatnashuvchi ribonukleaza fermentining aktivligi kamayadi. Ammo DNKning o'zgarishi qurg'oqchilik uzoq davom etgandagina ro'y berishi mumkin. Suvning yetishmasligi hujayrada ketadigan boshqa jarayonlarga ham ta'sir qiladi. Jumladan, hujayradan ionlarning chiqishi yengillashganligi sababli ularning tarkibiy qismida kamayish ro'y beradi. Vakuolalarda esa erkin suvning kamayishi natijasida vakuol shirasining yopishqoqligi oshib ketadi. Shuningdek, suvning yetishmasligi o'simliklarda ketadigan fotosintez jarayoni mahsuldorligiga, ya'ni fotosintez jarayoniga ham salbiy ta'sir qiladi. Ammo ayrim hollarda o'simliklarga suv yetishmasligining boshlang'ish davrida fotosintez jarayoning borishi tezligi qisman oshishi mumkin. Fotosintez jarayoni tezligining suv yetishmasligi natijasida kamayishiga quyidagi hollar sababchi bo'lishi mumkin.

Suv kam bo'lganligi tufayli barg og'izchalarining gidrofaol yopilishi va buning natijasida fotosintez jarayonining tarkibiy qismlaridan bo'lgan CO_2 gazining o'simliklarga yutilishining kamayishi.

1. Barg hujayralarida xlorofillning sintezini ishining buzilishi.
2. Yorug'lik fosforlanishining va elektronlar tashiluvining buzilishi.
3. CO_2 qaytarish reaksiyalarining va yorug'lik ishtirokida boradigan kimyoviy reaksiyalarning (foto ximik) o'zgarishi.
4. Xloroplastlar tuzilishining buzilishi.
5. Assimilyatlarning barglardan chiqishining sekinlashishi yoki umuman to'xtashi.

Qurg'oqchilik sharoitida nafas olish jarayoni. Fotosintez jarayonidan farqli o'laroq oldin anchagina kuchayadi, so'ngra pasayadi.

Bu holatga avval aytib o'tganimizdek, qurg'oqchilikda ro'y beradigan polisaxaridlarning parchalanishidan hosil bo'ladigan qandlar miqdorining keskin oshib ketishi sabab bo'lishi mumkin. Chunki, nafas olish jarayoni uning asosiy tarkibiy qismi bo'lgan qandlarga chambarchas bog'liqdir.

O'simlikka suv yetishmasligi natijasida uning o'sishi to'xtaydi, ayniqsa barglar va poyalarning o'sishi juda sekinlashadi. Bu holat hujayralarning bo'linishining va ularni tuzilishini sekinlashishi natijasida ro'y beradi. Ildizlarning o'sishi esa kuchayadi. Masalan, makkajo'xori, har xil namlikdagi tuproqli idishlarda o'stirilganda ildiz to'qimalari soni va ildiz uzunligi tuproq namligiga teskari tartibda bo'lishi aniqlangan, ya'ni makkajo'xori suvda o'stirilganda tuklar mutlaqo hosil bo'lmagan, tuproqda esa u qanchalik quruq bo'lsa, tuplar soni shunchalik ko'p bo'lgan. Agar tuproqda uzoq vaqt suv yetishmasa, ildizlarning o'sishi ham susayadi.

Shuningdek, ildizlarda po'kak hosil bo'lishi ro'y beradi va meristemadan shiqayotgan hujayralarning differensiyalashishi kuchayadi.

O'simliklarning haddan tashqari isib ketishdan saqloyshi hollardan biri ularda ketadigan va baquvvat ildiz sistemasi orqali ta'minlanadigan suv bug'lantirish hodisasidir.

Qishloq xo'jaligida o'simliklarning issiqqa chidamliligini oshirish uchun ularni barglari va tanasi rux tuzining 0,05%li eritmasi bilan ishlanadi.

XV.4. O'SIMLIKLARNING PAST HARORATGA CHIDAMLILIGI

Yer yuzida o'sadigan o'simliklar o'zlari o'sadigan muhitga qarab har xil past haroratlarda zararlanadilar. Masalan, uzoq Sibirda o'suvchi o'simliklar 60°C sovuqqa ham chidamli bo'lib, qishni o'tkazish xususiyatiga ega. Masalan, asosan Markaziy Yevropada ko'plab o'suvchi dastargul qishda gullash xususiyatiga ega. Shuningdek, o'rtacha yulduzo't ham qishda muzlashga chidamli bo'lib, havo harorati oshgandan so'ng o'z hayot-faoliyatlarini boshlab yuboradilar. Shuning bilan birgalikda ko'pgina issiqsevar janub o'simliklari nisbatan past haroratga, ya'ni 10°C va undan past issiqlikda ham yashay olmaydilar. Masalan, kakao o'simligi bir sutkada harorat 1–3°C gacha bo'lganda halok bo'lishi mumkin.

Makkajo'xori o'simligi urug'ining unib chiqishi va uning o'simtalarining rivojlanishi uchun tuproq harorati 10°C dan yuqori bo'lishi lozim.

O'simliklar o'zlarining sovuqqa chidamliligi bo'yicha ikkita guruhga bo'linadi, ya'ni sovuqqa chidamli va izg'iringa chidamli o'simliklar. Sovuqqa chidamli o'simliklarga nisbatan past havo haroratiga chidamli, issiqsevar janub o'simliklari mansub bo'lsa, izg'iringa yoki muzlashga chidamli o'simliklarga 0°C haroratdan past haroratga ham chidamli turlar kiradi.

Sovuqqa chidamlilik. O'simliklarning sovuqda halok bo'lishiga bir qancha holatlar sabab bo'lishi mumkin. Masalan, o'simlik yer ustki qismi hujayralarining turgorni yo'qotishi, havoning suv bug'lariga to'yinganligi va boshqalar. Agar bodring o'simligining 3°C issiqlikdagi sharoitga joylashtirsak, 3 kundan so'ng u so'liydi va o'ladi, chunki uning organlarida turgor yo'qoladi. Buning natijasida esa suv bug'lantiradigan organlarga suv yetkazib berish buziladi. Ammo nisbatan past haroratda, o'simlik suv bug'lantirish ta'siridan boshqa holatlar natijasida ham, ya'ni havo suv bug'lari bilan to'yingan holatda ham halok bo'lishi mumkin. Bunda havo harorati to'g'ridan to'g'ri o'simlikda ketadigan modda almashinuviga ta'sir qiladi.

Ko'pgina o'simlik turlarida oqsillarning yemirilishi natijasida azotning eruvchan formalari miqdorining oshishi kuzatiladi. O'simliklardagi moddalar almashinuvi jarayonining nomaqbul tomonga surilishi hamda nisbatan past havo haroratining uzoq davom etishi natijasida o'simliklarning halok bo'lishiga asosiy sabalardan biri bu hujayra membranasidagi o'zgarishlardir.

Nisbatan past haroratda issiqsevar o'simliklar hujayra membranasi tarkibiga kiruvchi to'yingan yog' kislotalari suyuq-zarracha holatidan quyuq holatga o'tadi. Bu o'z navbatida membrananing moddalar o'tkazuvchanligini buzilishiga olib keladi. Qishloq xo'jaligiga issiqsevar o'simliklarni sovuqqa chidamliligini bir qancha usullar bilan oshirish mumkin. Masalan, o'simliklarning nish urgan urug'larini yoki ko'shatlarini 12 soatdan navbat bilan 5°C va 10–20°C haroratda ushlab turish orqali o'simliklarni chidamliligini oshirish mumkin. O'simlik urug'larini 0,25%li mikroelementlar yoki ammoniy nitrat tuzi eritmasida 18–20 soat ushlab turish ham shu urug'lardan unib chiqqan o'simliklarning nisbatan past haroratga chidamliligiga olib keladi. Bizning regionimiz asosiy ekini g'o'zaning sovuqqa chidamliligini ham xuddi shu usul bilan nisbatan oshirish mumkin.

O'ta sovuqqa chidamlilik – bu o'simliklarning suvning muzlash haroratidan past haroratga (0°C) ham chidamliligidir. Ushbu hol ko'pincha bir yillik, urug'lari qishlaydigan va ko'p yillik tuganakli, piyozli va ildizmevali o'simliklarda kuzatiladi. Bunda o'simlikning qishlovshi organlari tuproq va qor tagida qoladi. Kuzgi o'simliklarda va daraxtlarda, past harorat ta'sirida ular to'qimalari muzlab qolishi mumkin, biroq o'lmaydi. Past harorat sitoplazmada koagulatsiyani vujudga keltiradi va to'qimalar nobud bo'lishi mumkin.

O'ta sovuq muhitda, hujayra oralig'ida hosil bo'lgan muz kristallari atrofdan ularni siqa boshlaydi. Agarda hujayra oraliqlarida muzlar kam hosil bo'lsa, hujayra tirik qolishi mumkin. Shuningdek, hujayralarning o'z xususiyatlarini saqlab qolishi muzning holatiga ham bog'liqdir. Masalan, muzning shishasimon bo'lmagan holati shishasimon holatiga nisbatan ko'proq zararlidir.

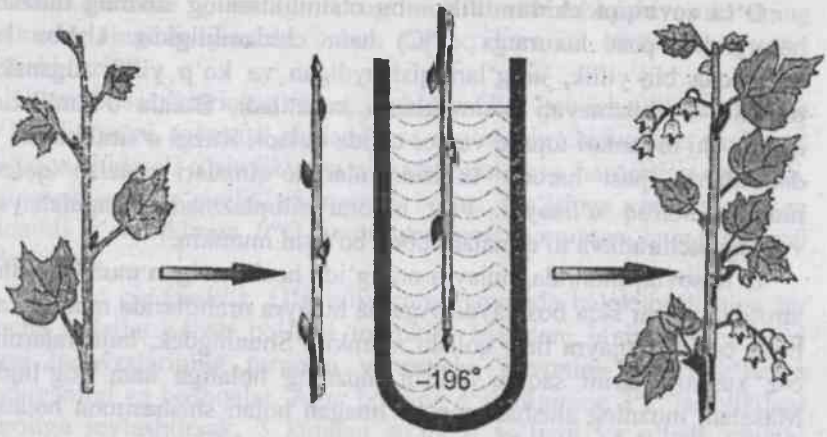
O'ta sovuqqa chidamlilik o'simliklarning turlariga ham bog'liqdir. Masalan, kartoshka tuganagi O°C haroratda tezda nobud bo'lsa, karam va piyoz mevalari ushbu haroratni bemalol o'tkazishi mumkin. Kuzgi boshoqli ekinlar masalan, bug'doy –15°–20°C haroratda ham bemalol qishlab chiqishi mumkin. Shuningdek, nina bargli daraxtlarning kurtagi ham o'ta sovuqqa chidamlidir. Sovuqqa chidamli o'simliklarda qandning miqdori yuqori ahamiyatga ega bo'lib va ularning qish davomida sarflanish dinamikasi ham muhim ahamiyatga ega.

Shuningdek, maymunjon o'simligi poyasini –196°C haroratda shiniqtirish natijasida meva berishining davom etishi kuzatilgan (XV.11-rasm).

Nitrifikatsiya – bu suvni past haroratda shishasimon holatga o'tishidir. Ushbu hol o'simlik hujayralarida harorat –20°C va undan yuqori bo'lganda kuzatiladi. Bunda amorf shishasimon massaga o'xshab qolgan to'qima uzoq vaqt o'z hayotchanligini saqlab qoladi. Sunday holatda hosil bo'lgan muz sekin asta eritilsa hujayradagi fiziologik jarayonlar va uning hayotshanligi saqlanib qoladi. Ammo muzning erishi to'satdan ro'y bersa hujayralar tezda nobud bo'lishi mumkin.

Yer yuzining 42% da past harorat minimum o'rtasha 20°C haroratdan pastdir.

O'simliklarning o'ta sovuqqa chidamlilik nazariyasiga N.A.Maksimov, I.I.Tumanov va boshqalar katta hissa qo'shishgan.



Tinim va chiniqish holatiga o'tish.

Chiniqtirilgan novdalarning siqilgan gaz haroratida jonlanishi.

XV.11-rasm. Maymunjon o'simligi poyasini –196°C haroratda chiniqtirish natijasida meva berishining davom etishi (Tumanov, 1979).

Tabiiy sharoitlarda haroratning bir soatda 0,5–1°C ga sekin asta pasayishi hujayra oraliqlarida muz hosil bo'lishiga olib keladi. Bu muz hujayra oraliqlaridan havoni siqib chiqaradi. Agar hujayra tirik qolgan bo'lsa, muzning erishidan paydo bo'lgan suv hujayralar tomonidan so'riladi.

O'simlik hujayrasining sovuqda o'lishiga ikki narsa sabab bo'lishi mumkin.

1. Ularning suvsizlanishi.

2. Hosil bo'lgan muzning mexanik ta'siri natijasida hujayra tuzilishining buzilishi.

Birinchi holat hujayra oraliqlarida paydo bo'lgan muz zarrachalarining hujayra tarkibidan suvni tortib olishi bilan bog'liq. Bu holat harorat issiq bo'lganda hujayralarning suvsizlanishiga o'xshashdir. Agar sovuq uzoq davom etsa, muz kristallari kattalashib hujayrani mexanik jihatdan zararlaydi.

Hujayralarning sovuqdan zararlanish belgilari bu ularning turgor holatini yo'qotishi hamda ionlarning hujayradan yuvilishidir. Bu holat, ham K^+ ionlarining va qandlarning hujayradan chiqishi uning membranasining suv o'tkazuvchanligi buzilishidan emas, balki

ATFazalar yordamida bo'ladigan ionlar tashiluvini olib boradigan membrana sistemalari yordamida bo'ladi.

O'simliklarning past haroratga moslashuvi. O'ta sovuqqa chidamli o'simliklar past salbiy harorat ta'sirini bartaraf qilishga yoki uni kuchsizlantirishga qodirdirlar. Bu holatga quyidagi uchta hol sabab bo'ladi.

1.Hujayra ichida muz hosil bo'lmasligi uchun undagi suv tezlikda hujayra tashqarisiga chiqarib yuboriladi. Bu membrananing yuqori o'tkazuvchanligi tufayli sodir bo'ladi. Bu esa o'z navbatida membranadagi lipidlar xossasi tufayli sodir bo'ladi. Jumladan, to'yinmagan yog' kislotalarining membranadagi miqdori oshishi tufayli bo'ladi. To'yinmagan yog' kislotalari miqdorining oshishi lipidlarning suyuq-zarracha holatidan gel (qattiq) holatga o'tish haroratini pasayishiga olib keladi. Bu holat o'z navbatida o'ta sovuqqa chidamli o'simliklarda hujayralar muzlaganda membranalarning yuqori o'tkazuvchanligini ta'minlaydi.

2.Krioprotektorlar, ya'ni to'qimalarni himoya qiluvchi moddalar sintezining kuchayishi. Masalan, suv bog'lovchi gidrofil oqsillar, mono- va oligosaxaridlar. Bu moddalarga qobiq holatda bog'langan suv muzlamaydi va hujayra tashqarisiga tashilmaydi. Bu holat hujayralar ichida muz hosil bo'lishdan va ularning haddan tashqari suvsizlanib qolishidan saqlaydi. O'ta sovuqqa chidamli o'simliklarda past haroratda kraxmalning parchalanishi kuchayib ketadi. Ko'pgina o'simliklar hujayralarida suvda eruvchi oqsillar miqdori oshib ketadi. Qandlar va eruvchan oqsillar miqdori qancha ko'p bo'lsa, o'simlikning o'ta sovuqqa chidamliligi ham shuncha yuqori bo'ladi. Shuningdek, polimerlarning boshqa bir tipi-gemetselluzlar (ksilanlar, arabinoksilanlar) ham past haroratga chidamliligini oshiradi. gemitsellulozaning miqdori ham krooprotektor sifatida muhimdir. Ular u muz zarrachalarini o'rab olib ularni kattalashishiga yo'l qo'ymaydi. Burring natijasida muzning kichik ferisstallari yuzaga keladi va ular hujayra hamda to'qimalarni kamroq zararlanishiga olib keladi.

3. O'ta sovuqqa chidamli o'simliklarda qishga tayyorgarlik davrida zaxira oziq moddalar ko'p to'planadi. Bu moddalarda o'simlik sovuq tugaganidan so'ng o'sish va rivojlanishni boshlashda foydalaniladi.

O'simliklarning sovuqqa chidamliligini ularni chiniqtirish yo'li bilan oshirish mumkin.

Chiniqish nazariyasi I.I. Tumanov tomonidan ishlab chiqilgan. Bu nazariyaga asosan o'simlik sovuqqa chidamlilik xossasini o'zlashtirish

uchun uchta tayyorgarlik bosqichini o'tish zarur, ya'ni tinim holatiga o'tish va birinchi hamda ikkinchi chiniqish fazalarini o'tash lozim. Tinim holati birinchi va ikkinchi chiniqish fazalarisiz o'simlikni ozgina chiniqishiga olib keladi. Tinim holatiga o'tish fitogormonlar nisbatan o'zgarishi bilan, ya'ni auksin va gibberellinning kamayishi ABK miqdorining esa oshishi bilan ro'y beradi. O'simliklarni tinim davrida xlorxolinxlorid bilan ishlash ularning chidamliligini oshirsa, IUK va gibberillin bilan ishlash chidamlilikni pasaytiradi.

Daraxt o'simliklarda tinim kuz boshlanishi bilan ro'y beradi hamda birinchi chiniqish fazasida u chuqurlashadi. O't o'simliklarda esa tinim holatiga o'tish birinchi chiniqish fazasi bilan birgalikda boradi.

Chiniqishning birinchi davri o't o'simliklarida 0,5–2°C da 6–9 kunda, daraxtlarda 30 kun davom etib, 0°C haroratda o'sish to'xtaydi, hujayralarda himoya vositalari qandlar, eruvchan oqsillar va boshqalar, jumladan, membranada to'yinmagan yog' kislotalarining miqdori kamayadi.

XV.4.1. O'SIMLIKLARNING QISHGA CHIDAMLILIGI VA QICHKI-BAHORGI DAVRDA TUPROQ, OB-HAVO SHAROITLARINING TA'SIRI

Qishda o'simliklarga nafaqat manfiy harorat, balki qalin qor qopłami va muz qobiqlari hamda boshqa omillar ta'sir qiladi. Shuning bilan birgalikda qish fasli davomida qisqa muddatli yoki keng nisbatan uzoq davrli havoning isishi ham kuzatilishi, qor bo'ronlarining bo'lishi, qorsiz qishda esa ashshiq izg'irin bo'lishi mumkin. Bularning barchasi o'simlikning kuchsizlanishiga, oxir oqibatda esa uning o'limiga olib kelishi mumkin. Bunda faqatgina kuzgi ekinlar halok bo'lib qolmasdan, balki ko'p yillik o'tlar va daraxtlar ham nobud bo'lishi mumkin. Noqulay omillarning barchasi qishki va bahorgi vaqtlarda turli hodisalarni, ya'ni dimiqish ho'llanish, ivish o'simliklarni qishki-bahorgi «kuyish»ga olib kelishi mumkin. Shuning uchun ham qishga chidamlilik tushunchasi yuzaga kelgan.

O'simliklarning ***«qishga chidamliligi»***, bu o'simliklarning faqatgina sovuqqa emas balki, ularning qishlashi bilan bog'liq bo'lgan bir qancha noqulay omillar majmuasiga nisbatan chidamliligidir.

Dimiqish. Ushbu hol qish unchalik sovuq bo'lmagan davrda qalin qor ostida ro'y beradi. O'simliklarda qalin qor tagida, harorat 0^0C atrofida bo'lganda nafas olish jadallashadi. Buning natijasida kuz fasli

davomida sovuqqa chiniqish davrida yig'ilgan zaxira qand moddalarining parchalanishi ro'y beradi. Shuni aytib o'tish lozimki, o'simliklarda qandlarning miqdori 20–25% atrofida bo'ladi. Dimiqish natijasida esa qandlarning miqdori 5–10 marotaba kamayib ketadi, ya'ni 2–4% ko'rsatkichga tushib qoladi. Bu esa o'simliklarning chidamsizligiga olib keladi va qorlar erigandan so'ng ro'y beradigan bahorgi sovuqda nobud bo'ladi. Bundan tashqari holsizlangan o'simliklar zamburug'li kasalliklarga ham tez chalinadi.

Dimiqish hodisasiga pastki musbat haroratlarda nafas olish jadalligi past bo'lgan va o'z to'qimalarida katta miqdorda qandlarni zaxiralovshi o'simliklar nisbatan chidamli bo'ladi.

Ivish. Ayrim yillarda bahor faslida havoning uzoq muddatli isishi ro'y beradi. Agar ushbu davrda yer hali muzlagan holatda bo'lsa qorlarning erishidan hosil bo'lgan suv yerga singimaydi. Buning natijasida o'simliklarni suv qoplaydi. Bunday holda o'simliklarga kislorod yetishmasligi natijasida gipoksiya holati ro'y beradi va ular o'ladi. Chunki, gipoksiya holatida aerob nafas olish to'xtaydi va anaerob nafas olish kuchayadi. Bizga ma'lumki, anaerob nafas olish jarayonida hujayralarda ATF moddasining sintezi kamayadi va to'qimalarda spirtlar hamda kislotalar yig'ila boshlaydi. Spirtlar va kislotalar ta'sirida membranalar o'tkazuvchanligi ortadi va hujayra atrof muhitga turli suvda eruvchi moddalarni ajrata boshlaydi.

Gipoksiya sharoitida bir gramm molekula glukozaning oksidlanichidan hosil bo'lgan ATF miqdori aerob sharoitga nisbatan 19 marotaba kam bo'ladi. Shuning uchun ho'llanish sharoitida o'simliklar o'z hayotiy jarayonlarini saqlab qolish uchun zaxira moddalarni ayniqsa qandlarni ko'p sarflaydi. Buning natijasida ushbu moddalarning miqdori tezda kamayib ketadi.

Suv bosgan o'simliklar 7^0C haroratda 5–7 kun, 20^0C esa 1 kun yashashi mumkin.

Muz qobig'i. Ushbu hol o'simliklarni suv bosgan holatda havoning sovub ketishi natijasida ro'y beradi. Buning natijasidayer yuzasida turib qolgan suv muzlaydi va o'simliklarni muz qoplaydi. Muz qobig'i esa amaliy jihatdan kislorodni o'tkazmaydi. Agarda muz qatlamining qalinligi 1 sm bo'lsa uning 1 sm^2 yuzasi orqali bir soatda 0,00017–0,00037 ml kislorod o'tishi mumkin. Ammo o'simliklar barglarining bir qismi muzning yuzasida bo'lsa, ular orqali kislorod ta'minoti saqlanib qolganligi sababli, o'simliklar nobud bo'lmaydi. O'simlik barglari qanchalik ko'p muz bilan qoplangan bo'lsa, ular shunchalik yuqori

darajada zararlanadilar. O'simliklarni butunlay muz qoplagan holda ular –3°C haroratdan ham nobud bo'lishlari mumkin.

O'simliklarni muz qobig'i tagida nobud bo'lishining ikkinchi sababi, bu muzning haroratni yaxshi o'tkazishidir. Muzning issiqlik o'tkazishi qorga nisbatan bir nesha baravar yuqori. Shuning uchun ham atmosferaning sovushi natijasida o'simliklarga past harorat tez ta'sir qiladi va ular muzlaydi. Shuningdek, muzning o'simliklarga siquvshi ta'siri natijasida ham ular nobud bo'lishi mumkin. Ayrim hollarda muz qobig'i o'simlikning ustida emas, balki butun tanasi bo'ylab ro'y beradi. Bu hol o'simliklar uchun ayniqsa xavflidir.

Bo'rsish. Bu hol havoning bahorgi isishi natijasida uning tuproqqa singishi, so'ngra esa sovuq harorat natijasida ushbu tuproq qatlamining muzlashi va uning tuproqning erimagan qismi bilan muz qatlami hosil qilishi natijasida ro'y beradi. Ushbu qatlam tuproqning yuqori qatlamini ko'taradi, chunki suv muzlaganda uning hajmi kengayadi. Buning natijasida ildizlarning yorilishi-uzilishi ro'y beradi.

Bahorgi havoning isishi natijasida tuproq-muz qatlami eriydi va ko'tarilgan tuproq qatlami o'tiradi. Natijada yorilgan-uzilgan ildizlar yotiq holda tuproq yuzasiga chiqib qoladi. Agar ular tezda tuproqqa ildiz otmasa issiq havo ta'sirida tezda qurib qolishi mumkin

Ayrim o'simliklarda bo'rtishga nisbatan moslanishlar vujudga kelgan. Masalan, kok-sagiz o'simligida kuzda S-simon ildizlar hosil bo'ladi. Ushbu ko'rinishdagi ildizlar parenxima hujayralarining asosiy o'q bo'ylab siqilishi natijasida vujudga keladi. Bunda ildiz qisqaradi va poya tuproqqa tortiladi. Muzlagan tuproqning kengayishidan esa ildiz tug'rilanadi. Bu hol o'simliklarning bo'rsishini va ildizlarning yorilishi-uzilishini oldini oladi.

Qichki qurg'oqchilik. Daraxtlar va butalarning qishlovshi poyalari qor yuzasida qolib ketsa qishda ular kuchli suvsizlikka uchrashi mumkin va qurib qoladi. Chunki, o'simliklarda barglarning tukilishi sababli ular orqali boradigan transpiratsiya to'xtagani bilan daraxtlarning poyalari va tanasidagi yasmiqchalar orqali suvning bug'lanishi ro'y berib to'radi. Yasmiqchalar orqali bug'langan suvning miqdori barglar orqali bo'ladigan transpiratsiya ko'rsatkichidan ancha kam, ammo muzlagan tuproqdan ildizlar suv shima olmaydi. Buning natijasida suv balansi buziladi. Shuning uchun ham quyosh nurlari va uzoq-davomiy shamol natijasida hamda kunlar ravshan bo'lgan holatda o'simliklar tomonidan suvning yuqotilish darajasi 50% va undan ortiq bo'lishi va ular qurib qolish tufayli ulishi mumkin. Masalan, oktabr oyidan to martgacha dub

shoxlaridagi suv 52 foizdan 41 foizga kamaysa, yasenda 50 foizdan 36 foizga, gledishiyda–70 foizdan 36 foizga kamayadi.

Daraxtlarning kuzgi barg to'kishi, bu ularning qishki qurg'oqchilikka tayyorgarligidir. Bundan tashqari daraxt shoxlari qalin po'kak bilan qoplanadi. Po'kak bir yillik va o't o'simliklarda bo'lmaydi. Daraxt tanalaridagi buyraksimon kosachalar ham suv yig'ishi natijasida daraxtlarning yer yuzi organlariga xavf soluvchi qichki qurg'oqchilikdan saqlaydi. Igna bargli va doimiy yashil o'simliklarda juda qalin kutikula qatlami hosil bo'ladi. Ular barglarni suv yo'qotishdan muhofaza qiluvchi qattiq holatga kelishiga sababchi bo'ladi.

Qishki-bahorgi «kuyishlar». Qish quyoshli bo'ladigan hududlarda daraxtlar shoxlarining janubiy tarafida va yosh poyalarda kuyish belgilari kuzga tashlanadi. Chunki, o'simlikning pukaklanmagan qismlari quyosh nurlari ta'sirida qiziydi va qish vaqtida sovuqqa chidamlilikni yo'qotadi hamda keshasi bo'ladigan sovuqqa chidamaydi. Buning natijasida shoxlar va poyalarda kichik yoriqlar paydo bo'ladi. Ushbu yoriqlardan esa kasallikka sabab bo'luvchi mikroorganizmlar kirishi mumkin.

Binobarin o'simliklarning qishda zararlanishi, hattoki nobud bo'lishiga sababchi omillar turlicha bo'lishi mumkin.

Yuksak o'simliklarga va ultrabinafsha nurlar radiatsiyasining ta'siri. Ma'lumki, yashil o'simliklarda fotosintez jarayoni borishi uchun quyosh yorug'ligi zarurdir. Ammo quyoshdan tarqalayotgan elektromagnit nurlar tarkibida ko'rinadigan (380–770nm) spektrlardan tashqari ultrabinafsha (180–400nm) nurlar ham mavjuddir. Ultrabinafsha nurlarning miqdori Yergacha yetib kelayotgan quyosh umumiy radiatsiyasining 7% atrofidadir.

Ultrabinafsha nurlarni ularning to'lqin uzunligiga qarab ush qismga bo'lib qarash mumkin, ya'ni: A (400–320 nm), V (320–280 nm), C (280–180 nm). Bulardan faqatgina to'lqin uzunligi 290 nm va ortiq bo'lgan radiatsiya nurlarigina Yer yuzigacha yetib keladi, qolganlari esa atmosferaning ozon qatlamida yutilib, ushlab qolinadi. Ultrabinafsha nurlarning fotonlari atomlarni ionlashtirishga yetarli bo'lganligi sababli barcha biologik muhim tuzilmalar tomonidan yutilishi mumkin. Shuning uchun ham tiriklik olamining evolutsiyasi uchun ultrabinafsha nurlar radiatsiyasining ahamiyati nihoyatda kattadir.

Planetaning ozon qatlami 400 mln yil oldin shakllanishni boshlagan bo'lib Yer yuzidan 10–50 km balandlikda joylashgandir. Atmosferada ozon ekranining paydo bo'lishi tirik organizmlarni qisqa

to'lqinli «qattiq» ultrabinafsha nurlar ta'siridan saqlab qoldi va organizmlar yashash muhitiga ushbu nurlar radiatsiyasi ta'sirini anchagina pasaytirdi. Ammo ozon qatlamining qalinligi sutka, mavsum va anchagina uzun (10–12 yil) davrda o'zgarib turadi.

Ozon qatlamining holati ob-havo sharoitlariga va Yer atmosferasini freon gazi bilan ifloslanishiga olib keluvshi inson faoliyatiga ham bog'liqdir. Chunki, freonning yemirilishi azot va xlor oksidlarining hosil bo'lishiga olib kelishi va ularning atmosferaning yuqori qatlamida ozon qatlamini yemiruvshi turli-tuman fotokimyoviy jarayonlarning tezlashishiga olib keladi. Bu hol atmosferaning ozon qatlamini yemirilishiga va u yerda ma'lum bir teshiklar paydo bo'lishiga olib keladi.

Planetaning ozon qalqonining siyraklashishi va mavsumiy ozon teshiklarining paydo bo'lishi faqatgina qutblar va yuqori kenglik atmosferasida bo'lib qolmasdan ayrim hollarda o'rta kengliklar tepasida ham yuz berishi mumkin. Ayrim ekspertlarning fikricha yer atmosferasidagi ozon birlamchi holatdagiga nisbatan 8-10 % kamaygan va har yili 0,5 % atrofida ozayib bormoqda.

Binobarin o'simliklar va hayvonlar nafaqat ultrabinafsha B–nurlarning jadal nurlanishiga, balki qisqa to'lqinli «qattiq» nurlar ta'siriga ham duchor bo'lmoqda. Ultrabinafsha B–radiatsiya'ning ta'siri organizmlarda evolutsiya davomida shakllangan himoya mexanizmlari imkonidan yuqori bo'lishi va fiziologik, biokimyoviy va makromolekulyar mexanizmlar jarayonini buzilishiga olib kelishi mumkin. Atmosferadagi ozon qatlami umuman bo'lmasa Quyoshning B–ultrabinafsha radiatsiyasi nurlari ta'sirida planetamizdagi o'simliklar ikki–ush sutkadan so'ng nobud bo'la boshlaydi.

B-ultrabinafsha radiatsiya nurlarining fiziologik va molekulyar jarayonlarga ta'siri. Ultrabinafsha nurlarning kichik miqdori ham tirik organizm faoliyati uchun ijobiy ta'sir qiladi, ya'ni moddalar almashinuvini kuchaytiradi, D–vita'minning biosintezini tezlashtiradi va immunitetni oshiradi. Ammo ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi miqdorining kupayishi o'simliklarda juda ko'p ko'rinadigan va bilinmaydigan salbiy jarayonlarga sabab bo'ladi. Xususan, D. K, oqsillar, membranalar zararlanadi, ikkilamchi m .abolizmda o'zgarishlar yuz beradi. Shuningdek, transpiratsiya, fotosintez, o'sish, rivojlanish, morfogenez, nafas olish va moddalar tashiluvida salbiy o'zgarishlar yuz beradi.

Ultrabinafsha nurlar radiatsiyasi plazmalemmaning oqsillari va lipidlarini ham zararlaydi. Ultrabinafsha nurlar B–radiatsiyasidan ayniqsa K^+–ionlariga bog'liq ATFazalar ko'p zararlanadi. ATFaza faolligining inaktivatsiyasi (faolligining to'xtashi) membranalarning ionlar o'tkazuvchanligini va ularning nisbatini buzilishiga olib kelib ionlar nisbatining nomutanosibligining kuchayishiga olib keladi. Bundan tashqari ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi tufayli vita'minlar, antioksidantlar va boshqa biologik faol moddalarning xususan, fitogormonlar ya'ni ISK (indolsirka kislotasi) inaktivatsiyasi va tuzilishining buzilishi ro'y beradi.

O'simliklar ultrabinafsha nurlar radiatsiyasi jadalligiga o'zlarining suvli va quruq massasining kamayishi, barg sathining kamayishi, nekroz hosil bo'lishi, yer osti va yer usti organlari korrelyatsiyasining buzilishi, generativ organlar rivojlanishining pasayishi apikal dominantlikning bo'shashi va boshqa o'zgarishlar bilan javob beradi. Ayniqsa fotosintetik apparat jiddiy zararlanadi. Buning asosiy sabablari xloroplastlar ultratuzilishining o'zgarishi va barg og'izchalarining suv va CO_2 uchun o'tkazuvchanligining kamayishi, fotosintetik fermentlar, xususan, karboksilazaning faolligining pasayishi va II-fototizim faolligining inaktivatsiyasi va boshqalardir.

Gultojibarglar va changchi devorlari urug'chini to'la himoya qilib turadi. Shuning uchun ham uning ultrabinafsha nurlardan zararlanishi faqatgina changchilarning to'la ochilganidan so'ng ro'y beradi. Ammo hasharotlar bilan changlanuvchi gullar urug'chilariga quyosh nurlari tushishi ehtimolligi borligi sababli ularning ultrabinafsha nurlar radiatsiyasidan zararlanishi ehtimoli ko'proq. Ultrbinafsha nurlar radiatsiyasi ta'siridan eng ko'p zararlanuvchilar shamol yordamida shanglanuvshi gullar urug'chilaridir. Chunki, ular uzoq uchib yurganligi sababli urug'chilarga quyosh nurlari to'g'ridan to'g'ri tushadi.

Ultrabinafsha nurlar baland tog'lar o'simliklarning genotipiga va binobarin fenotipiga ham anchagina ta'sir ko'rsatadi. Buning natijasida o'simliklarning o'sishi sekinlashadi, barglarning tukliligi paydo bo'lib ularning tuzilishi va poyada joylashishi o'zgaradi. Shuningdek, butasimon shakllar tarmoqsimon ko'rinishga o'zgaradi. Masalan, ultrabinafsha nurlarning yuqori miqdorida o'suvchi Pamir usti o'simliklarida to'pgullarning miqdori ortadi, bir yillik o'simliklarning gullash dinamikasi kamayadi. Shuni aytib utish lozimki, o'simliklarga ultrabinafsha nurlarning ta'siri uning to'lqin uzunligiga, jadalligiga va nurlash davomiyligiga bog'liqdir.

O'simliklar hayot faoliyati tarzining ultrabinafsha nurlar ta'sirida zararlanishi asosida avvalo biologik makromolekulalarning, xususan, DNK va oqsillarning zararlanishi yotadi. Oqsillarning yorug'lik ta'siridagi inaktivatsiyasi asosida triptofanning ultrabinafsha nurlarning yutishi va bunga yordam beruvchi fotokimyoviy reaksiyalar yotadi. Buning natijasida metabolizm va fiziologik jarayonlarni asosini tashkil qiluvchi oqsillarning boshqaruvchilik, fermentlik, tashuvchilik va boshqa funksiyalari bo'ziladi.

Ultrabinafsha nurlarning o'simliklarga eng yomon ta'siri bu uning mutagen ta'siridir. Buning asosida esa DNK moddasining zararlanishi yotadi. Bu hol ayrim vaqtlarda o'simliklarning o'lishiga ham olib kelishi mumkin. DNK asoslari tomonidan ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi fotonlarining yutilishi o'z navbatida pirimidin asoslarining siklobutan dimerlari hosil bo'lishiga turtki bo'ladi. Shuningdek, pirimidin (6–4) –pirimidin dimerlari ham hosil bo'ladi.

Pirimidin asoslarining siklobutan dimerlari ikkita qo'shni asoslarning 5' – va 6' –uglerod atomi hamda tsitidin va timidin qoldiqlari o'rtasidagi qo'shbog'larning uzilichidan hosil bo'ladi. Buning natijasida *siklobutanli tuzilma* yuzaga keladi. Xuddi DNK molekulasiga o'xshab RNK-polimeraza ham DNK molekulasida pirimidin asoslarining siklobutan dimerlari borligi tufayli undagi informatsiya'ni (ma'lumotni) o'qiy olmaydi. Bu esa o'z navbatida DNK replikatsiyasini va genlar transkripsiyasini to'xtashiga olib keladi.

Ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi tufayli pirimidin asoslarining siklobutan dimerlarining hosil bo'lishi ichki to'qima hujayralariga nisbatan tashqi to'qimalar hujayralarida ko'proq Pirimidin asoslarining siklobutan dimerlari bo'ladi. Genetik apparatning bu darajada ko'p zararlanishi albatta o'simliklar hayotini xavf ostiga qo'yadi.

Evolutsiyasi davomida o'simliklarda ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalanishning murakkab mexanizmlari vujudga kelgan. Bu hol zararlangan DNK molekulasining tiklanishiga ham xosdir.

O'simliklarning ultrabinafsha nurlar radiatsiyasiga chidamliligi mexanizmlari. O'simliklarning ultrabinafsha nurlar radiatsiyasiga chidamliligini ikki bo'limga bo'lib qarash mumkin, ya'ni nurlanish ta'sirini pasaytirish va zararlanganlikni tiklash. O'simliklar hujayralari hayotiy makromolekulalari va biologik tuzilmalariga nurlanish ta'sirini pasaytirish hujayra va organizm darajasida bo'lib barglarda anatomik va biokimyoviy o'zgarishlarning yuzaga kelishi bilan bog'liq.

Zararlanganlik darajasini tiklanishi esa molekulyar darajada yuz beradi. Biz quyida evolutsiya davomida ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasiga nisbatan o'simliklarda yuzaga kelgan himoya mexanizmlarini ko'rib o'tamiz. Bulardan eng asosiysi barglar tuzilishidagi o'zgarishlardir.

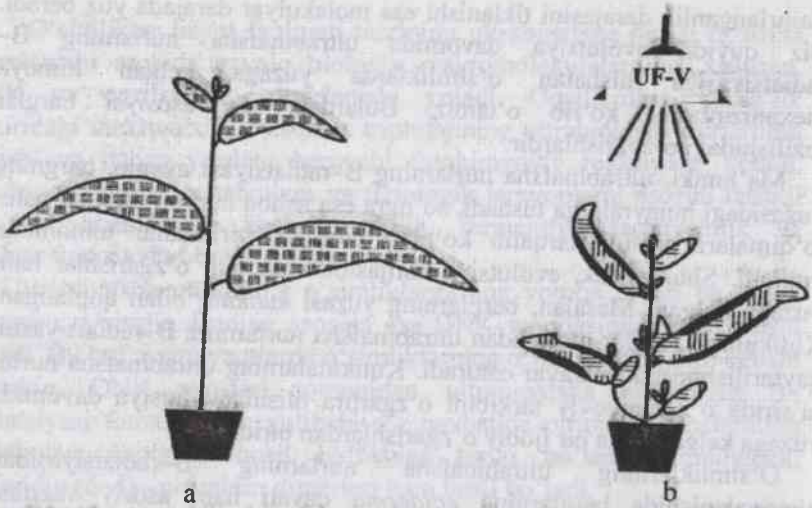
Ma'lumki, ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi avvalo, bargning yuzasidagi hujayralarga tushadi, so'ngra esa ushbu nurlar bargning qalin to'qimalari orasida tarqalib ko'plab biologik birikmalar tomonidan yutiladi. Shuningdek, evolutsiya natijasida anatomik o'zgarishlar ham yuzaga kelgan. Masalan, barglarning yuzasi *kutikula* bilan qoplangan. Kutikulalar barglar tomonidan ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasini qaytarilishini ikki baravar oshiradi. Kutikulalarning ultrabinafsha nurlar ta'sirida o'z kimyoviy tarkibini o'zgartira olishi evolutsiya davomida yuzaga kelgan yana bir ijobiy o'zgarishlardan biridi.

O'simliklarning ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalanishida barglarning *epiderma* qavati ham asosiy vazifani bajaradi. Epiderma filtrlik xususiyatiga ega bo'lganligi sababli barglarga tushuvshi ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasining 10% miqdorinigina o'tkazishi mumkin. Shuningdek, barg mezofill hujayralari ham o'simliklarning ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalanishiga yordam beradi. Ligninli hujayra devorlari ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasini yaxshi o'tkazuvchi sellyuloza va gemitsellulozadan tashkil topgan hujayra devorlaridan farqli o'laroq o'zlariga tushayotgan jami ultrabinafsha nurlarning yarmisini yutish qobiliyatiga ega.

O'simliklarning ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalanishida ularning bo'yining va barg sathining kamayishi ham alohida o'rin tutadi. Bu ham o'simliklarning eng muhim moslashish reaksiyalaridan biridir. Barg sathining kamayishi uning qirralarining o'ziga xos buralishi natijasida ro'y beradi (XV.12-rasm).

Shuningdek, barglarning tuklilik darajasining ortishi va ularning qalinlashishi natijasida xlorofillning qayta taqsimlanishi ro'y beradi, ya'ni ular ko'proq bargning ustki tomonida yig'iladi.

O'simliklarning ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalanishida ikkilamchi metabolitlar, xususan, *flavonoidlar* ham muhim o'rin tutadi. Flavonoidlar ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi salbiy ta'sirini 90% atrofida kuchsizlantiradi. Flavonoidlar fenilalaninsintezlovshi suvda eruvchi xushbuy moddalar guruhidan iboratdir.



XV.12-rasm. Ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi ta'sirida barg plastinkasining o'zgarishi (Marsel, 1998): a–nazorat; b–tajriba.

Ularning ko'pchiligi Masalan, antotsian yorqin qizil, to'q qizil yoki sariq rangga bo'yalgandir. Flavonoidlar faqatgina yuksak o'simliklarga xos bo'lib ko'plab to'qimalarda-epidermada, asosiy to'qimalarning vakuolasida va xromoplastida hamda ayrim o'simliklarning xloroplastlarida joylashgandir.

Ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasini yutuvchi flavonoidlarning sintezi transkripsiya darajasida boshqariladi. Uning boshqarilishida 290 nm to'lqin uzunligidagi ultrabinafsha–B–fotoretseptorlar qatnashadi. Ushbu fotoretseptorlar yakka yoki fitoxrom bilan majmua hosil qilib birlashgan holda ishlashi mumkin.

Binobarin hujayralarida flavonoidlar sintezlovchi genlar bo'lmagan o'simliklar ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi ta'siriga chidamsiz bo'ladi. Masalan, arabidopsis o'simligida flavonoidlar sintezlovshi genlar tanqisligi sababli u ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalana olmaydi. Ammo flavonoidlar sintezlash qobiliyatiga ega bo'lgan o'simliklar ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasiga anchagina chidamlidir.

O'simliklarning ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalanishida karotinoidlar va alkaloidlar ham qatnashadi.

Shuni alohida takidlab o'tish lozimki, o'simliklarning ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalanib yashab qolishida *poliaminlar*

ham asosiy o'rinni tutadi. Masalan, soya o'simligida ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasidan himoyalanish bilan poliaminlar miqdori o'rtasida tug'ri proportsianallik kuzatiladi.

B–ultrabinafsha nurlar ham xuddi boshqa *«qo'zg'atuvchilar»* (stressorlar) kabi o'simlik hujayralarida fermentlar faolligini to'xtatuvchi, DNK, oqsillar va membranalar tuzilishini buzilishiga olib keluvchi kislorodning faol shakllarining, masalan, superoksidradikallar, gidroksiradikallar va vodorod pereksining hosil bo'lishiga olib keladi. Poliaminlar xuddi flavonoidlar, vita'minlar, pigmentlar va organik osmolitlar kabi kislorodning faol shakllarini kamaytirishi hisobiga o'simliklar chidamliligini oshishiga olib keladi.

Poliaminlar va shu kabi xossaga ega bo'lgan organik birikmalar ***antioksidantlar*** deyiladi. Antioksidant so'zi greksha bo'lib anti–qarshi; oxys-nordon manosini bildiradi. Shuningdek, organik birikmalar oksidlanishini to'xtatuvchi yoki sekinlashtiruvshi tabiiy va sintetik birikmalar ham antioksidantlar deyiladi.

Yuqorida keltirilgan moslashish mexanizmlari ultrabinafsha nurlar oqimini sezilarli darajada pasaytiradi va shu tufayli to'qimalar ayniqsa barg to'qimalarini zararlanishdan saqlaydi. Ammo ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi tufayli qisman bo'lsada to'qimalar zararlanadi. Shuning uchun ham evolutsiya davomida zararlangan to'qimalarni tiklashga qaratilgan bir nechta mexanizmlari mavjud. Ularni biz tiklanish tizimlari deb ataymiz. Hozirgi vaqtda asosan, bulardan biz uchta tiklanish mexanizmiga etibor beriladi. Bular yorug'lik, qorong'ulik va replikatsiyadan so'ngi tiklanish mexanizmlaridir.

Yorug'lik tufayli tiklanish hozirgi kunda bakteriyalar va hayvon organizmlarida topilgan fotoliaza fermenti ishtirokida ro'y beradi. Fotoliaza pirimidin dimerlari fermentlariga o'xshash bo'ladi. Fotoliaza yorug'lik energiyasi hisobiga pirimidin asoslarining siklobutan dimerlariga birikadi va uni parchalab avvalgi zararlanmagan asoslar hosil bo'lishiga olib keladi. Fototiklanish ko'k va ultrabinafsha nurlar ta'sirida o'z-o'zidan samarali tiklanish xossasiga ega.

Arabidopsis o'simligida fototiklanishda qatnashuvchi fermentlar sintezini kodlovshi mRNK moddasining yig'ilishi faqatgina o'simlikni fotosintetik faol bo'lgan 400–700 nm uzunlikdagi radiatsiya tufayli ro'y beradi. Ammo bu hol uzun qizil nurlar yoki B–ultrabinafsha nurlar ta'sirida ro'y bermaydi. Shuningdek, arabidopsis o'simligiga xos bo'lgan fototiklanish zararlangan DNK molekulasining tiklanishining asosiy mexanizmi hisoblanadi. Dukkakdoshlar oilasi vakillarida

fototiklanish jarayonlari fitoxrom nazoratida bo'ladi va ehtimol genlar darajasida ham bo'lishi mumkin.

Shuni alohida takidlab o'tish lozimki, o'simliklarga xos bo'lgan fototiklanish ultrabinafsha nurlar ta'sirida DNK molekulasida yuzaga kelgan barcha o'zgarishlarni muqobil holga qaytara olmaydi. Chunki, fototiklanish faqatgina zararlangan pirimidin asoslari siklobutan dimerlarinigina avvalgi holiga qaytara olish xususiyatiga ega.

Ma'lumki, zararlangan DNK va RNK molekulalari tiklanishining qorong'ulik reaksiyalari ham mavjuddir. Masalan, zararlangan DNK molekulasining tiklanishi va buzilgan nukletidlarni kesib olish ekzo va endonukleaza fermentlari yordamida amalga oshiriladi. Zararlangan DNK molkulasini qayta tiklash DNK polimeraza fermenti yordamida amalga oshiriladi va u DNK – ligaza fermenti yordamida ushbu DNK molekulasi oxiridagi 5' – va 3' – asoslarning birikishi bilan oxirlanadi. Ammo DNK molekulasining tiklanishi bu bilan tugamaydi. Shuning uchun ham DNK molekulasining tiklanishi yuqoridagi jarayonlar tugaganidan so'ng ham davom etadi.

DNK keyingi, ya'ni to'la tiklanishi DNK polimeraza va ligaza fermentlari yordamida DNK molekulasining qiz hujayralarida hosil bo'lgan uzilishlarni qayta qurishdan iboratdir. Ushbu jarayon asosan, quyosh nurlaridan ma'lum darajada barglar yoki qobiq bilan himoyalangan kurtaklarning apikal meristema to'qimalarida va unga yaqin bo'lgan hujayralarda ro'y beradi. Shuning uchun ham ultrabinafsha nurlar ta'sirida zararlangan DNK molekulasining tiklanichida unchalik ahamiyatga ega emas. Ammo ultrabinafsha nurlaning V-radiatsiyasidan zararlangan DNK molekulasining qorong'ulikda keyingi tiklanishi soya o'simligi uchun alohida ahamiyatga egadir. Masalan, soya o'simligining zararlanish darajasi 1 mln asoslarga nisbatan 30 pirimidin asoslarining siklobutan dimerlarining miqdori 30 atrofida bo'lsa fototiklanish ro'y bersa ushbu ko'rsatkich 50 va undan ortiq bo'lganda tiklanish qorong'ulik bosqich orqali amalga oshiriladi.

Yuqoridagilardan va adabiyotlar ma'lumotlaridan kelib chiqib aytish mumkinki, ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasi quyosh radiatsiyasining kam miqdorini tashkil etsada, o'simliklarning anchagina kuchli darajada zararlanishiga olib keladi.

Ultrabinafsha nurlar B–radiatsiyasining asosiy ta'siri bu DNK, oqsillar va membranalardir. Bular o'simliklarning o'sishi va rivojlanichida asosiy o'rinni tutgani uchun ularda evolutsiya mobaynida

ultrabinafsha nurlarning B–radiatsiyasga nisbatan moslanishlar hamda ushbu nurlarning ta'sirini kamaytiruvshi ikkilamchi metabolitlarning sintezi va yig'ilishi vujudga kelgan. Nurlanish ta'sirida DNK molekulasida yuzaga kelgan o'zgarishlarni to'g'rilashda uchta tizim qatnashadi. Ammo ularning orasida o'simliklar uchun fototiklanishning ahamiyati kattadir.

O'simliklarning og'ir metallarga nisbatan chidamliligi. Ma'lumki, XX asr sanoatni industriallashtirish bilan xarakterlanadi. Industriallashtirish xalq xo'jaligiga ko'p foyda keltirish bilan birgalikda birqancha salbiy hollarga ham olib keldi. Bulardan biz planetamizni atom massasi 40 daltondan katta va zichligi 5 g/sm^3 bo'lgan kimyoviy elementlar bilan ifloslanishini misol qilib keltirishimiz mumkin. Kimyoviy elementlar orasida o'simliklar va hayvon organizmlariga birmuncha ko'proq zaharli ta'sir etadigani bu konsentratsiyasi 10^{-5} M va undan katta bo'lgan og'ir metallardir. Bu yerda shuni ham aytib o'tish lozimki, ushbu og'ir metallarning ko'pchiligi mikroelementlardir va ularning muhitdagi kichik konsentratsiyalarisiz o'simliklarning muqobil o'sishi va rivojlanishi mumkin emas.

Og'ir metallar orasidan biz o'simliklar uchun ko'proq zararli bo'lgan Co, Ni, Su, Zn, Sn, As, Te, Rb, Ag, Au, Hg, Pb, Sb, Bi va Pt elementlarini ko'rsatishimiz mumkin. Ushbu elementlarning zaharliligi ularning valentligiga va ion radiusiga, uning komplekslar hosil qilishiga, o'simliklarning turiga va o'sish muhitining ob-havo sharoitlariga bog'liqdir.

Og'ir metallar bilan muhitning ifloslanishi yoqilg'i moddalarining yonishi, tog'kon sanoati faoliyati, oqava suvlarning tashlanishi va tuproqga mineral o'g'itlar solinishi tufayli bo'lishi mumkin.

O'simliklarga og'ir metallarning kirishi ko'proq ildizlar orqali kamroq barglar orqali bo'ladi. Ammo o'simliklar tomonidan og'ir metallarning yutilishi tuproq eritmasining pH ko'rsatkichiga, tuproqdagi organik moddalar miqdriga hamda boshqa ionlarning konsentratsiyasiga bog'liq.

Yuksak o'simliklarning asosiy qismi og'ir metallarning ortiqcha miqdoridan zararlanadi. Ammo ko'pchilik o'simliklar asosan o'zlarining yer o'stki qismlarida og'ir metallarni yig'ish xususiyatiga ega. O'simlik organlaridagi ushbu metallarning miqdori tuproqdagiga nisbatan birnecha o'n baravar ko'p bo'lishi mumkin. Bu o'simliklarni *akkumulator o'simliklar* ham deb atashadi. O'simliklardagi bu xususiyat asrlar davomida noqulay geokimyoviy sharoitda o'sib kelganligi sababli

evolutsiya jarayonida shakllangan. O'simlik-akkumulyatorlarda og'ir metallarga nisbatan chidamlilikning konstituv mexanizmlari mavjud bo'lib u tufayli inert organlar va organellalarda zaharli elementlar yig'iladi yoki xelatlanadi va buning natijasida og'ir metallar fiziologik xavfsiz holatga o'tkaziladi.

Hozirgi vaqtda o'simlik akkumulyatorlar turlari aniqlanib og'ir metallar bilan ifloslangan maydonlarni biologik tozalash uchun foydalaniladigan texnologiyalarda qo'llanilmoqda.

O'simlik-akkumulyatorlardan tashqari o'simlik-indikatorlar ham mavjuddir. O'simlik-indikatorlar hujayralaridagi og'ir metallar miqdori ularning tuproqdagi miqdoriga tengdir. Shuningdek, tabiatda o'simlik-chiqaruvchilar ham bor. O'simlik-chiqaruvchilar poyalaridagi og'ir metallarning miqdori ularning muhitdagi konsentratsiyasi yuqoriligiga qaramasdan anchagina kam darajada ushlab turiladi. Bunda o'simlik ildizlari to'siq vazifasini o'taydi.

O'simliklarning og'ir metallarni o'zining yer ustki yoki yer ostki organlarida akkumulyatsiya qilishi ayrim hollarda kimyoviy elementlarning tabiatiga ham bog'liqdir. Masalan, fakultativ galofit hisoblangan *arabidopsis* o'simligida og'ir metall ionlarining miqdori o'rtacha 2 g/g bo'lgani holda barglarda asosan mis yig'ilsa ildizlarda kadmiy to'planadi.

Og'ir metallarning fiziologik jarayonlarga ta'siri. O'simliklarga og'ir metallarning zaharli ta'siri asosida ushbu elementlar ionlarining oltingugurt saqlovchi moddalar bilan bog'lanib mustahkam birikmalar hosil qilishi bilan bog'liqdir. Tabiatda nisbatan keng tarqalib olimlar tomonidan tasdiqlangan og'ir metallarning o'simliklarga salbiy ta'siri, bu ularning oqsillarning SH guruhlari bilan bog'lanishi natijasida fermentlar faolligining to'xtashi, ya'ni inaktivatsiyasi. Shuningdek, og'ir metallar makromolekulalarning biologik xususiyatlariga ham salbiy ta'sir etgani tufayli hujayra metabolizmi va fiziologik jarayonlarni ham buziladi.

Hozirgi vaqtda og'ir metall ionlarining salbiy ta'siri tufayli faolligini sekinlashtiruvshi yoki to'xtatuvchi fermentlarning soni 100 dona atrofidadir. Bu yerda shuni ham aytib o'tish lozimki, har xil tur o'simliklardagi bitta fermentga nisbatan bitta og'ir metallning ta'siri turlicha bo'lishi mumkin. Shuningdek, bitta turga taalluqli o'simlikning bitta fermenti har xil og'ir metallarga nisbatan turlicha chidamlilikni namoyon qilishi mumkin.

O‘simliklarda og‘ir metall ionlariga javoban hosil bo‘ladigan kislorodning reaktiv formalarini detoksikatsiyasi-chiqarilishida qatnashadigan fermentlar guruhi ham mavjuddir.

O‘simliklarga og‘ir metall ionlarining umumiy ta’siri bu fotosintez jarayonining to‘xtashi, assimilatlar va mineral oziqlar tashiluvining buzilishi, organizm suv va gormonal rejimning o‘zgarishi va o‘sishning sekinlashishi va to‘xtashidir.

Fotosintez jarayonining og‘ir metallar ta’sirida to‘xtashi, bu avvalo uning xloroplastlar tuzilishiga salbiy ta’siridir. Bu hol o‘z navbatida xlorofill, karotinoidlar, plastoxinonlar miqdorining kamayishi va fotosintetik fermentlar sintezining to‘xtashidir. Shuningdek, barg og‘izchalarining yopilishi natijasida barglarda CO_2 gazining miqdori ham kamayib ketadi. Bularga biz misol qilib o‘simliklarning bir qancha og‘ir metallardan, xususan, kadmiydan zaharlanishini ko‘rsatishimiz mumkin. Bunda barglardagi xlorofill, ayniqsa xlorofill *v* miqdori uning *a* formasiga nisbatan anchagina kamayib ketadi. Kadmiy elementining ushbu ta’siri avvalo xlorofill biosintezini to‘xtatishi bilan, qolaversa uning degradatsiyasi bilan bog‘liqdir.

Og‘ir metallar, xususan, Cu, Pb, Sd ionlari ta’sirida fotosintezning asosiy fermentlaridan bo‘lgan RuBF–karboksilaza va FEP-karboksilaza fermentlarining faolligi kamayadi. Bundan tashqari kadmiyning yuqori miqdorlarida karboangidraza fermenti faolligi to‘xtaydi.

Og‘ir metall ionlari II–fototizim bilan bog‘liq bo‘lgan elektronlar tashiluvini buzganligi sababli ko‘proq fotosintezning yorug‘lik fazasiga salbiy ta’sir qiladi. Bu o‘z navbatida tilakoid membranalari tuzilishining o‘zgarishi, plastoxinon sintezining buzilishi va ferredoksin–$NADF^+$–oksidoreduktaza fermenti faolligining pasayishi bilan bog‘liqdir.

Og‘ir metallarning nafas olish jarayoniga ta’siri kam o‘rganilgan. Ammo tajribalar orqali tamakining izolirlangan hujayralari va ildizlar tomonidan kislorodning yutilishiga kadmiy elementining salbiy ta’siri tasdiqlangan. Kadmiy mitoxondriyalarda elektronlar va protonlar tashiluvini to‘xtatadi. Bu o‘z navbatida elektron tashuvchi zanjir ishining buzilishiga olib keladi. Shuningdek kadmiy glikoliz va pentozofosfat oksidlanish yo‘li fermentlari faolligini to‘xtatadi.

Og‘ir metallar ta’sirida o‘simliklarning *suv rejimi* ham buziladi. Masalan, ko‘pchilik sanoat hududlarida o‘suvchi o‘simliklar barglarida suvlilik darajasining kamligi va transpiratsiya jadalligining pastligi kuzatilgan. Bu tabiiy holda o‘simliklarning issiqlik rejimining buzilishiga olib keladi. O‘simliklar suv rejimining buzilishi ko‘pchilik

sabablarga, Masalan, osmoregulatsiya jarayoni samaradorligini ozayishi, hujayra devorlari elastikligining kamayishi, ildizlar suv shimish qobiliyatining pasayishi va boshqalarga bog'liq bo'lishi mumkin.

Ildizlarning suv yutish qobiliyatining pasayishi o'z navbatida yangi yon ildizlar va ildiz tukchalari hosil bo'lishining to'xtashi, ildizning to'g'ri o'sishining sekinlashishi, ildiz tizimining tuproqqa yopishib turish darajasining pasayishi va assimilatlarning poyadan ildizlarga tashiluvining to'xtashi bilan bog'liqdir. Bundan tashqari ildiz uchlarining yemirilishi kuchayib ligninlanish va suberinlanish jarayonlari darajasi ortadi. Shuningdek, barg og'izchalarini yopilishiga olib keluvshi ABK gormonining biosintezi kuchayib uning miqdori ortadi.

Og'ir metallar ko'pchilik hollarda ildiz hujayralariga kationlar va anionlar yutilishini baravar to'xtatadi. Makro- va mikroelementlarning ildizlar tomonidan yutilishining to'xtashi ularning og'ir metallar ionlari bilan tashuvchilar uchun raqobatida ham bo'lishi mumkin. Hujayralardagi ionlar gomeostazining buzilishi og'ir metall ionlari ta'sirida membrana tuzilishining buzilishi hamda membrana fermentlari faolligining o'zgarishi sababli ildizlardan hujayra metabolizmi uchun o'ta muhim kationlarning masalan, kaliyning hujayradan oqib chiqib ketishi bo'lishi mumkin.

Og'ir metallarga nisbatan o'simliklarning reaksiyasi bir xil emas. Masalan, kadmiy qovoq va bodring ekinlari ildizlarida mis elementining akkumulatsiyasiga ta'sir qilmagani holda, raygrass, makkajo'xori, karam, beda o'simliklari ildizlarida ushbu element akkumulatsiyasi miqdorini kamaytiradi. Ammo kadmiy elementining sholi ildizlarida ko'payishi mis ionlari akkumulatsiyasi miqdorining ortishiga olib keladi.

O'simliklar fiziologik jarayonlari ichida og'ir metallarga nisbatan ko'proq sezuvchani bu *o'sishdir*. O'simlik yer ustki va yer ostki qismlarining og'ir metallarga nisbatan reaksiyasi bir xil emas. Ildizlar poyaga nisbatan og'ir metallar ta'siriga beriluvchandir. Kadmiy va qo'rg'oshin elementlari o'simtalar yon ildizlariga nisbatan ko'proq o'q ildizning o'sishiga salbiy ta'sir qiladi. Buning natijasida ildiz tizimi kompakt-yumaloq shaklga kirib qoladi.

O'simliklarning unuvchi va o'suvchi urug'lari og'ir metallarga nisbatan chidamliroqdir. Chunki, urug' qobig'i og'ir metall ionlarini juda kam o'tkazadi. O'sishning og'ir metall ionlari ta'sirida to'xtashi bu ularning hujayraning bo'linish va cho'zilishga bo'lgan salbiy ta'siridir. Buning asosida to'qimalar suvlilik darajasining kamayishi, mitotik

siklning uzayishi, hujayra devorlari elastikligining va mikronaychalar shakllanishining buzilishi bo'lishi mumkin.

Binobarin, og'ir metallar o'simliklardagi barcha fiziologik jarayonlarga salbiy ta'sir qiladi. Ammo o'simliklar o'zlarining maxsus moslanish mexanizmlaridan foydalangan holda og'ir metallar bilan ifloslangan maydonlarda ham o'sish xususiyatiga ega.

O'simliklarni og'ir metallarga chidamliligining molekulyar va hujayra mexanizmlari. O'simliklar o'z hayot faoliyatlari davomida hujayra metabolizmini muhitdagi og'ir metall tuzlaridan himoyalovchi juda ko'p moslanish mexanizmlarini yaratgan. Ushbu mexanizmlar quyidagilardir: og'ir metallarni hujayra tomonidan ajratiladigan moddalar (eksadatlar) va hujayra devoriga bog'lanishi; og'ir metallarni hujayraga kirishini kamayishi va ularni sitoplazmadan apoplastga chiqarilishi; og'ir metallarning sitoplazmada oqsillar va peptilolar bilan xelatlanishi; zararlangan oqsillarning tiklanishi va vakuoladagi metallarning tonoplast tashuvchilari orqali kompartmentatsiyasi.

Og'ir metallarning ildiz hujayralari devorlariga bog'lanishi, bu hujayraning tuproqda mavjud bo'lgan og'ir metallardan himoyalanishining birinchi liniyasidir. Ushbu mexanizmning maqsadi protoplastga og'ir metallar kirishini pasaytirishdan iborat. Bunga biz misol qilib og'ir metallarni epiderma hujayralari devoridagi oqsillar va silikatlarga bog'lay oladigan va ularga nisbatan loyal bo'lgan *oddiy smolevkani* ko'rsatishimiz mumkin.

Hujayra tomonidan ajratiladigan va ildiz yuzasini qoplagan shilimshiq modda ham to'siq vazifasini o'tab hujayralarni og'ir metallar kirishidan himoya qiladi. Bunda og'ir metallar shilimshiq moddaning karboksil guruhi va *uron* kislotasiga bog'lanadi.

Ayrim hollarda ildizlar tomonidan tuproqqa ajratilayotgan eksudatlar tarkibida og'ir metallarni xelatlovshi gistidin, sitrat va boshqa birikmalar bo'lishi mumkin. Ushbu mexanizm yengil metall hisoblangan aluminiyni detoksikatsiyalash-chiqarishda ishlatiladi. Masalan, tuproqda alyuminiy ko'p sharoitda greshixa o'simligi ildizlarida shavel kislotasi hosil bo'ladi va tashqariga chiqarilmasdan, balki barglarga boradi u yerda esa aluminiy ionlari bilan birikib o'simliklar uchun zaharli bo'lmagan alumin oksalatini akkumulatsiya qiladi.

Hujayraga xususan, protoplastga og'ir metallar kirishini chegaralovchi hujayraning «tirik» komponentlaridan birinchisi bu plazmalemmadir. Plazmalemma faqatgina hujayraga og'ir metallar kirishini to'xtatib yoki pasaytirib qolish orqali hujayradagi og'ir

metallarning past konsentratsiyada ushlab turish vazifasinigina bajarib qolmasdan, balki og'ir metallarni tashqariga chiqarishda ham ishtirok etadi.

O'simliklarda og'ir metall ionlarini hujayraga kirishini va undan chiqarilish mexanizmlari juda kam o'rganilgan hisoblanadi. Ammo tamaki o'simligi hujayralari plazmalemmasida nikel ionlarini tashuvchi (TtSBP4) kalmodulin bog'lovchi oqsil aniqlangan. Ushbu gen o'tkazilgan transgen o'simliklar nikelga nisbatan yuqori chidamlilikga ega bo'ladi.

O'simliklarning og'ir metallarga chidamliligida issiqlikka chidamlilikni oshiruvshi oqsillar ham ishtirok etadi. Ular molekulalarni himoya qilishda va stress zararlangan oqsil molekulalarini tiklashda ishtirok etadi.

Ma'lumki, issiqlikka chidamlilikni oshiruvchi oqsillar avvalo, yuqori haroratga nisbatan sintezlanadi. Ammo ularning alohida qismlari o'simliklarga boshqa salbiy ta'sir qiluvchilar, masalan, og'ir metallar ta'sirida ham hosil bo'lishi mumkin. Bunda ko'proq kichik molekulali, ya'ni 16–20 kDa va 70 kDa massali issiqlikka chidamlilikni oshiruvshi oqsillar sintezlanadi. Masalan, pomidor to'qimalari kulturasida 70 kDa massali issiqlikka chidamlilikni oshiruvshi oqsillar faqatgina yuqori harorat ta'sirida emas, balki tuproqda kadmiy elementining miqdori ko'p holatda ham sintezlanishi kuzatilgan.

Ushbu oqsil yadroda, sitoplazma va plazmalemmada topilgan. Agarda o'simlikka kadmiy ta'sir qilmasdan avval qisqa vaqt davomida yuqori harorat ta'sir ettirsak membranalarning kadmiyga nisbatan chidamliligini oshishiga olib keladi.

O'simliklarni og'ir metallarga nisbatan chidamliligida fitoxelatlar va og'ir metallar xelatlovshilar ham qatnashadi.

Xelatlar shunday moddalarki, ular metall bilan tuz kompleksini hosil qiladi. Unda metall barcha valentligi bilan bog'langan bo'lib molekulaning ichida joylashgan. Shu sababli uning reaksiyaga kirishib o'simlik hujayralari metabolizmini zararlovshi qobiliyati juda kam. O'simlik hujayralari sitozolida metallarning xelatlanishi, ya'ni xelatlar hosil qilish og'ir metallarni detoksikatsiyasi jarayonida muhim o'rin tutadi.

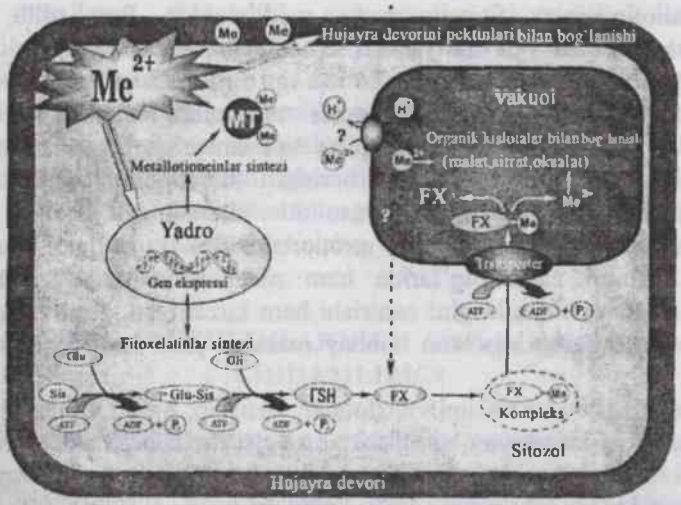
Metallar bilan xelat hosil qiluvchi moddalarga aminokislotalar, organik kislotalar va peptidlarning ikkita tipi, ya'ni fitoxelatinlar va metallotioneinlar kiradi. O'simliklarda nisbatan yaxshi o'rganilgan xelatinlarga fitoxelatinlar kiradi. Fitoxelatinlar – bu o'simliklarga og'ir

metallar ta'siriga javoban hosil bo'luvchi peptidlar bo'lib metallarni faol bog'laydi va u $(\gamma\text{-Glu Sys})_n$ – Glu, gde n = 2 – 11 ko'rinishga ega. Fetoxelatinlar fitoxelatinsintetaza fermenti yordamida matritsada glutationdan sintezlanadi. Ushbu fermentning genlari arabidopsis o'simligida topilgan.

Hozirgi vaqtda fitoxelatinlarning o'simliklarni kadmiy ta'siridan himoya qilishi tajribalar orqali isbotlangan. Xususan, kadmiy elementiga turlicha sezgirlikda bo'lgan arabidopsisning bir nesha mutantlari olingan. Arabidopsis o'simligining kadmiy elementiga bo'lgan sezgirligi uning hujayralarida fitoxelatinlar akkumulatsiyasiga bog'liqdir (XV.13-rasm).

Sarept xantali o'simligida kadmiy yig'ilishiga nisbatan tezlikda fitoxelatinlar sintezining boshlanishi kuzatilgan. Bunda sintezlangan fetoxelatinning miqdori o'simlik hujayrasiga kirgan barcha kadmiy ionlarini bog'lash uchun yetarli miqdorda bo'lgan. Ammo kadmiyga nisbatan juda sezgir bo'lgan dukkakdoshlar oilasi vakillari hujayralari fetoxelatinlar sintezlash qobiliyatiga ega emas.

Fitoxelatinlarga bog'langan kadmiy vakuolaga tashiladi. Kadmiyning tonoplast orqali tashilichida Cd/H^+ va tonoplastda joylashgan hamda faolligi ATF moddasiga bog'liq bo'lgan AVS-tashuvchi qatnashadi.



XV.13-rasm. Og'ir metallarga chidamlilik mexanizmi (Seretin, Ivanov, 2003).

Fitoxelatinlar o'simliklarning evolutsiyasi davomida shakllangan qadimgi himoya vositalaridan sanaladi. Masalan, arabidopsis o'simligida fitoxelatinlar sinteziga javob beruvshi FX–genlar ashitqi hujayralarida ham topilgan. Arabidopsis o'simligidan ajratib olingan FX–genlar ashitqilar hujayralariga kiritilganda ularning og'ir metallarga nisbatan chidamliligining oshishi tajribalarda tasdiqlangan.

Shuni aytib o'tish lozimki, barcha og'ir metall ionlari ham birdek fitoxelatinlar sintezi samaradorligini oshiravermaydi. Shuningdek, fitoxelatinlar ham doimo o'simlik hujayralarini og'ir metallardan himoya qilavermaydi. Chunki, fitoxelatinlarning o'simliklarni rux, nikel, mis va boshqa og'ir metall ionlariga nisbatan himoya mexanizmlarida qatnashishi hozircha yaxshi o'rganilmagan.

O'simliklarning og'ir metallardan himoyalashida metallotioneinlar ham qatnashadi. Metallotioneinlar kichik molekulali peptidlar bo'lib tarkibida og'ir metallarni bog'lovchi ko'p miqdorda tsistein aminokislotasi bo'ladi. Ushbu birikmalarning nomidan ham ko'rinib turibdiki, ular molekulasida oltingugurt moddasi mavjud. Metallotioneinlarning hozircha faqatgina zamburug'lar va hayvon organizmlarida mavjudligi tasdiqlangan. O'simliklar tarkibidagi metallotioneinlarning og'ir metallarni bog'lash orqali ularni himoyalashi bugungi kunda tasdig'ini topgani yo'q.

Metallotioneinlar fitoxelatlovchi moddalardan farq qilib, ular faqatgina ribosomalarda oddiy matritsa usulida sintezlanadi. Arabidopsis o'simligida metallotioneinlarning to'rtta tipi sintezida qatnashuvchi ikki sinf genlar aniqlangan. Arabidopsis maysalari muhitda misning mavjudligiga metallotioneinlarning bir tipi sinteziga javobgar mRNK akkumulatsiyasi bilan javob berishi kuzatilgan. Shuningdek, arabidopsisning o'nta ekotipida metallotiteinlar sintezi jadalligi bilan misga sezgirlik o'rtasida to'g'ri proportsionallik kuzatilgan. Bundan tashqari ashitqi zamburug'larida ham metallotioneinlar genlarining misga nisbatan chidamliligini oshirishi ham kuzatilgan. Ammo kadmiy va rux elementlariga nisbatan bunday reaksiya juda kuchsiz namoyon bo'lgan.

Organik kislotalar va aminokislotalar, xususan, limon, olma, gistidin ligandalar hisoblanadi va o'simliklarning og'ir metallarga chidamliligini oshirishi mumkin. Ammo bu birikmalarning ushbu jarayonda qatnashishi haqida to'g'ridan-to'g'ri xulosalar yo'q.

O‘simliklarning og‘ir metallarga chidamliligida, ushbu kationlarning hujayra vakuolasida yig‘ilishi–kompartmentatsiyasi ham katta o‘rin tutadi.

Sitozoldagi ortiqcha zaharli metall ionlarini kamaytirishning ikkita yo‘li mavjud. Bular plazmalemma orqali ionlarni tashqariga chiqarilishi yoki ularni vakuolaga tashiluvidir. Yuqorida biz kadmiy-fitoxelatin kompleksining AVS–tashuvchilar yordamida ro‘y berishini aytib o‘tdik. Keyingi vaqtlar V.Kuznetsovning ma’lumotlariga ko‘ra vakuolada tonoplastning boshqa tashuvchi tizimlari tufayli boshqa og‘ir metallar ham yig‘ilishi mumkin ekan. Masalan, vakuola rux va molibden elementlarining yig‘ilish joyi ekanligi tasdiqlangan. Rux metalining vakuoladagi yig‘ilishi–kompartmentatsiyasi arpa o‘simligi uchun alohida ahamiyatga egadir. Bundan tashqari, arabidopsis o‘simligidan hayvon hujayralarida ruxning tashiluviga javobgar bo‘lgan ZnT genga o‘xshash bo‘lgan ZAT geni ajratilgan. Hayvon hujayralaridan ajratilgan ZnT genini o‘simliklarga o‘tkazish muhitda rux elementi ko‘p bo‘lgan sharoitda metallning ildizlarda yig‘ilishiga va ekinlarning ushbu kationga bo‘lgan chidamliligini oshishiga olib kelgan.

Binobarin, ruxni tashuvchilar ushbu metallni vakuolada yig‘ilishiga va shu tufayli o‘simlikning kationga nisbatan chidamliligini oshishiga olib kelishi mumkin.

Yuqoridagilardan kelib chiqib aytish mumkinki, o‘simliklarning og‘ir metallarga chidamlilik mexanizmlari ko‘pchiligi ortiqcha kationlarni sitoplazmadan chiqarish orqali ularning mumkin bo‘lgan zaharli ta’sirini bartaraf qilishga qaratilgandir. Ammo ma’lum bir og‘ir metall ionlariga nisbatan chidamlilikning rivojlanichida bir emas balkim bir neshta mexanizmlar qatnashadi, ya’ni o‘simlikning bir neshta metallarga nisbatan chidamliligiga olib keluvshi birdan-bir mexanizm yo‘q. Shuningdek, o‘simliklarda og‘ir metallning ta’siriga nisbatan signal qabul qilish va ularni genlarga uzatish mexanizmi ham hozirgi kungacha aniqlanmagan.

XV.5. O‘SIMILIKLARNING SHO‘RLANISHGA CHIDAMLILIGI

O‘simliklarning sho‘rlanishga chidamliligi organizmning o‘ziga xos xossasi bo‘lib evolutsiya jarayonida shaklanib kelgandir. Bu holatning asosida sitoplazmada ionlar gomeostazini ma’lum bir miqdorda uning tashqarisida tuzlar miqdoriga qarab boshqarib turish yotadi.

Madaniylashtirilgan o'simliklarning sho'rlangan sharoitda o'sish qobiliyati

XV.1-jadval

Sho'rlanish darajasi	Tuproqdagi tuzlarning quruq og'irlikka nisbati	Sho'rlanishning ushbu darajasida o'suvchi o'simliklar
Sezilarsiz	<0,1	Barcha o'simliklar
Kuchsiz	0,1 – 0,4	Beda, vika, makkajo'xoridan tashqari barcha donli o'simliklar
O'rtacha	0,4 – 0,6	G'o'za, timofiyevka, eja sbornaya, donnik bug'doy
O'rtacha kuchli	0,6 – 0,8	Kormovaya brukva, kormovaya karam, pirey, sorgo
Kuchli	0,8 – 1,0	Qand lavlagi, kungaboqar, g'arb pireysi, fransuz ragrasi
Juda kuchli	1,0 – 1,5	-
O'ta kuchli	>1,5	-

Gomeostazni ushlab turishda bir qancha ijroiya mexanizmlari qatnashadi. Bu vazifalarni shartli ravishda ikkita guruhga bo'lish mumkin.

1.Ionlar o'tkazuvchanligining plazmatik membranalar tufayli boshqarilishi. Bu holat tufayli sho'rlangan sharoitda tashqaridan ionlarning sizotolda kirish muqobillanadi.

2.Ionlarni hujayradan tashqi muhitga ko'chiruvchi nasoslar ishi, ya'ni ichkaridan tashqariga xaydash. Bunda ionlarning shimiluvi xususan, Na^+ ionlarining tashiluvi termodinamik gradiyentga kirish holatda hujayraning energiya yo'qotish bilan boradi.

O'simlik hujayralarida sho'rlangan tuproq sharoitida ko'proq Na, Mg,Cl, CO_4 va boshqa ayrim ionlar xususan, og'ir metallar miqdori ortiqcha bo'ladi.

Shuningdek, o'simlik hujayralarida suvda erigan gazlarning, pestitsit qoldiqlarining, gerbitsitlar qoldiqlarining yig'ishi unda juda qiyin o'zgarishlarga olib keladi. Ko'pgina zaharli moddalarning o'simlik o'suvchi organlarida va barglarida yig'ilish ovqatga ishlatilganligi tufayli odam uchun havflidir.

Hozirgi vaqtda o'zida 3–4% tuz saqlagan suv manbalari yer shari suv manbalarining 75% qismini egallaydi. Yer shari quruqlik qismining 25% sho'rlangandir. Shuningdek, sug'oriladigan maydonlarning 1/3 qismi tuzning ko'payishi kuzatilmoqda.

B.P.Citroganovning (1962) fikricha sho'rlanish darajasi bo'yicha tuproq 4-guruhga bo'linadi.

1.Sho'rlangan. 2.Kuchsiz sho'rlangan. 3.O'rtasha sho'rlangan. 4.Sho'rxok yerlar.

Tuproqning sho'rlanish darajasini aniqlash esa ular tarkibidagi anionlarning, ya'ni xlor, sulfat, xlor sulfit, sulfat xlorid va karbonat ionlarining miqdori bilan o'lchanadi. Ulardan ko'proq natriy o'lchanadi. Shuningdek, karbonat-magniyli va xlorid-magniyli sho'rlanishlar ham ko'p uchraydi.

Sho'rlangan joylarda o'suvchi o'simliklarga galofitlar deyiladi (grekcha galos–tuz, phiton–o'simlik).

Ular o'zlarining anatomik tuzilishlari va modda almashinuvi bilan glikofit o'simliklardan farq qiladi. Galofit o'simliklar tuzlarning yuqori miqdoridan asosan uzlarning 3 ta fazilati tufayli himoyalanadi.

1.Ko'p miqdorda tuzni hujayralar tomonidan so'rilishi va vakuolalar shirasida to'planishi natijasida hujayralarda yuqori osmotik bosimning mavjudligi.

2.Galofit o'simliklar ildizlari orqali so'riladigan tuzlar miqdorining chegaralanganligi.

3.Yutilgan tuzlarning suv yordamida va maxsus tuz bezchalari yordamida hujayradan chiqarilishi hamda ortiqcha tuzlarni barglarni tukilishi tufayli yo'qotilishi.

Bu hodisa quyidagicha bo'ladi:

A) Tuz bezchalari yordamida barglar va poyalardan tuzlar tashqariga chiqariladi.U yerdan esa yomg'ir suvlari tufayli yuviladi.

B) Barglardagi tuz ajratuvchi barg tukchalari ikki qismdan iborat, ya'ni har biri bitta hujayradan tashkil topgan bo'lib, oyoqsha va boshchadan iborat. Boshcha vakuolasida ko'p tuz yig'ilib qolsa, u oyoqchadan ajraladi. Uning o'rnida esa o'sish davomida yangi boshcha vujudga keladi. Galofit o'simliklarni 3 ta guruhga bo'lish mumkin.

1.Haqiqiy galofitlar. Ularga Qora sho'ra va Sho'ra o'simliklari misol bo'ladi. Ular sho'rlangan nam sharoitda o'sishga moslashgandir. Ular hujayralari yuqori osmotik bosimga ega bo'lganligi tufayli sho'rlangan yerlardan ham suv tortib olish qobiliyatiga ega.

2. Tuz ajratuchi galofitlar. Ularga mushuk quyruq, yulg'un o'simliklari misol bo'ladi. Bu o'simliklar o'z to'qimalarida tuz yig'maydilar. Ildizlar tomonidan so'rilgan tuz barglardagi ajratuvchi bezchalar yordamida hujayralardan chiqarishadi.

Tuzlarning hujayralardan chiqarishi ulardagi ionlar nasosi tufayli bo'lib ko'p miqdorda suv tashiluvi bilan boradi.Tuzlarning bir qismi to'kiladigan barglar orqali ham ajraladi.

3.Glikogalofitlar. Bu o'simliklar kam sho'rlangan yerlarda o'sadi. Ular hujayralaridagi yuqori osmotik bosim fotosintez mahsulotlari tufayli ushlab turiladi. Hujayralari tuzlarni kam yutadi. Masalan, polo'n o'simligi.

Sho'rlanish tiplari o'simlik organlari tuzilishiga ham katta ta'sir qiladi. Masalan, xlorli sho'rlanishda o'simliklarda sukkulentlik xossalari, ya'ni barglari go'shtdor bo'lib suv so'ruvchi to'qimalari rivojlangandir.

Sulfatli sho'rlanishda esa o'simliklardi kseromorflik xususiyatlari vujudga keladi. Nafas olish intensivligi va fotosintez xlorli sho'rlanishda sulfatli sho'rlanishga qaraganda kam bo'ladi. Shuningdek, suvning ajralishi ham anchagina kam bo'ladi.

Glikofit o'simliklarda ham sho'rlanish sharoitida bir qancha moslanishlar vujudga keladi.

Qishloq ho'jalik o'simliklaridan arpa, qand lavlagi, yumshoq bug'doy, g'o'za boshqa o'simliklarga nisbatan chidamliroqdir. Arpa va pomidor o'simliklarini uzoq vaqt sho'rlangan sharoitda o'stirib ularda sho'rlanishga chidamlilik vujudga kelishi natijasida hosildorligi pasaymaydi.

Ammo tuzning tuproqda ortiqcha bo'lishi glikofit o'simliklarni halokatiga olib keladi. Sho'rlanish o'simliklarda quyidagi o'zgarishlarga olib kelishi mumkin.

1.Hujayralarning bo'linishga kam ta'sir qilgan holda ularning cho'zilishini qiyinlashtiradi.

2.Azot almashinuvini buzadi, ya'ni azot almashinuvi oraliq moddalari bo'lgan aminlar, diaminlar va ammiak miqdorini oshishiga olib keladi. Ular o'simliklarni zaharlashi mumkin. Ammo di va poliaminlar professor N.M.Shivyakovaning (1983) fikricha o'simliklarning stresslarga moslanishida quyidagi vazifalarni bajarishi mumkin:

1.Biopolimerlarning tabiiy tuzilishini, membranalarni, fermentlarni aktivlik markazini turg'unlashtiradi.

2.Hujayra tuzilishini gidrolitik fermentlar tomonidan parchalanishini to'xtatadi.

3.Oqsil xlorofil kompleksini turg'unlashtiradi.

4.Aktomiozin singari oqsillarning polimerlanishida yordam beradi.

5.Oqsillar modifikatsiyasini tanlab aktivlashtiradi.

6.RNK–polimeraza fermentini aktivlashtiradi.

7.Embriogenez, mitoz prosesslarini aktivlashtiradi, qarish xodisasini sekinlashtiradi.

O'simliklarda sitress sharoitida paydo bo'ladigan *prolin* aminokislotasi quyidagi vazifalarni bajarishi mumkin.

1.Oqsillar suv muhitini va biopolimerlar tuzilishini himoyalaydi.

2.Osmoregulyatorlar mexanzmi tarkibiga kirib suv faolligini boshqaradi.

3.Prolin va oksiprolin saqlovchi glikoproteidlar tarkibiga kirib protoplazmaga elastiklik beradi.

4.Stress tugagan davrdan so'ng energiya va azot manbayi bo'lib hizmat qiladi.

Sho'rlanishning hamma xillarida o'simlik tuzlarning yuqori konsentratsiyasiga duch keladi. Kationlardan ko'proq Na^+, K^+, Mg^{2+} va Ca^{2+} ta'siriga duch keladi. O'simlik tomonidan Na^+ ionlarini ko'plab o'zlashtirishi K^+ va Mg^{2+} ionlarining hujayradagi miqdorini kamaytiradi.

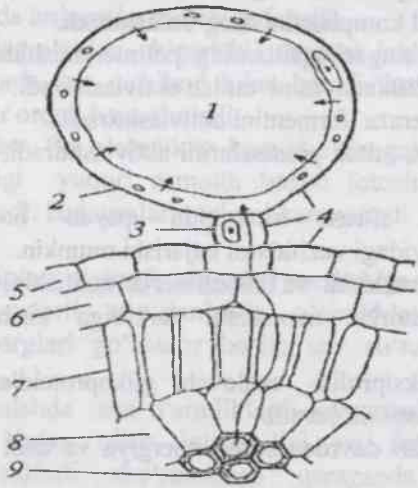
Suvda tez eruvchan bo'lgan Na^+ va K^+ tuzlari o'simlik rivojlanishi boshlang'ich fazalarida ayniqsa yomon ta'sir qiladi, ya'ni ular ildizga passiv yoki aktiv yutilishi natjasida sitoplazmadagi va organellalardagi ionlar nisbatini buzadi. Bu esa barcha biokimyoviy protsesslarning buzilishiga olib keladi.

Galofit o'simliklar ayrim ionlarni tanlab yutish yoki chiqarish xususiyatiga egadir.

Evolutsiya protsessi jarayonida hujayralar organellalarida va membranelarida Na, K–ATFazalar yoki Ca, Mg–nasoslari vujudga kelganki, ular shu kationlarni so'rib kirishish, yoki haydashga moslashgan bo'lib ionlarning xujayradagi miqdorini moslashtirib turadi.

Membrana nasoslariga ATF makroergik bog'ini gidrolizlab uning energiyasidan nasosning mexanik ishida foydalana olishni ta'minlaydigan ferment ulangandir. Ionlar nasosi ishi ATFaza aktivligi ajralib chiqqan fosforning miqdori bilan o'lchanadi. XV.14-rasmda

Lebed barglari epidermasining pufaksimon tirik hujayralar tuzilishi yorqin aks ettirilgan.

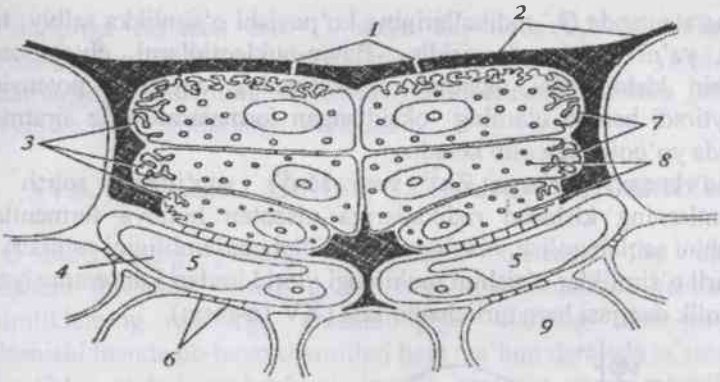


XV.14-rasm. Lebed barglari epidermasining pufaksimon tirik hujayralar (Ezau, 1980): *1–vakuola, 2–pufaksimon hujayra, 3–hujayra-oyoqsha, 4–kutikula, 5–epiderma, 6-gipoderma, 7–mezofill, 8–o'tkazuvchi to'qimalar, 9–kselima. Uzun strelka-trixomaning pufaksimon hujayralariga ionlarning yo'lini ko'rsatadi, qisqa strelkalar-ionlarning vakuolaga chiqishini ko'rsatadi.*

ATFazaning ikki formasi, ya'ni pH 6,25 da ishlaydigan kislotalik va pH 8,0–9,0 da ishlaydigan ishqoriy formalari mavjud. Sho'rlangan sharoitda pH 8–9 gacha ko'tariladi hamda Na, K–ATFazaning aktivligi bir necha barobar oshadi. Masalan, no'xot o'simligi NaCl muhitida o'stirilganda o'simlikning 6 kunlik davrida ular ildizida Na, K –ATFaza aktivligi 32 marta oshgan, yer ustki qismlarida esa 4 marta oshgan. XV.15-rasmda Tamariksning tuz chiqaruvchi bezlarining tuzilishi ko'rsatilgan.

Sulfatli sho'rlanishda esa ushbu ko'rsatkichlar mos ravishda 13 va 5 martani tashkil qilgan. ATFaza aktivligi 18 kunlik o'simliklarda juda yuqori bo'lib, ayniqsa sitoplazmatik fraksiyada sulfatli sho'rlanishda ko'p bo'ladi.

Xlorli sho'rlanishda esa sitoplazmada ham mitoxondriyalarda ham ATFaza faolligi yuqori bo'ladi.



XV.15-rasm. Tamariksning tuz chiqaruvchi bezlari (Ezau, 1980): *1–kutikuladagi teshikchalar, 2–kutikula, 3-chiqaruvchi hujayralar, 4–to'plovshi bazal hujayralar, 5–vakuol, 6–plazmodesmalar, 7–hujayra devorining hosilalari,8–mikrovakuolalar, 9–mezofill hujayralari.*

Tuproq sho'rlanish tipining barg anatomiyasiga ta'siri (Stroganov, 1962)

XV.2-jadval

Sho'rlanish tiplari	Bargning qalinligi	
	mk	Nazoratga nisbatan, %
Nazorat	189.2	100
Sulfatli	250.8	132.5
Xloridli	506.0	267.4

Shuningdek, juda ko'p ATF sulfat ionlarini qaytarish uchun sarf bo'ladi, ya'ni 1M CO_4^{2-} ni qaytarish uchun 2 M ATF sarf bo'ladi. Sulfatli sho'rlanishda ATF sarfi juda ko'p bo'ladi.

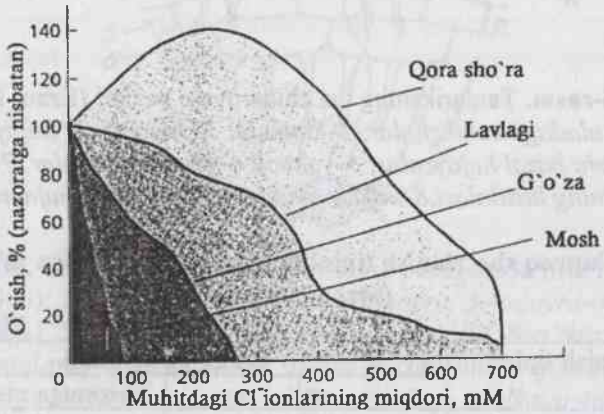
Sho'rlangan sharoitda ATFaza reaksiyasi tufayli ajraladigan energiya boshqa energiyaga uzaytirilmasdan majburiy ish uchun sarf bo'ladi. Ammo energiya sarflanishi natijasida vujudga keladigan ionlarning faollashuvi sho'rlanish kuchsiz, ya'ni 0,1 M bo'lgandagina o'simlikni saqlab qolish mumkin .

ATF miqdorining yangidan to'lib turish esa yorug'lik shorlanish sinteziga bog'lig'dir. Ammo xloroplastlardagi ATFazaning aktivligining oshishi va boshqa sabablar tufayli ATF regeneratsiyasi pasayib ketadi.

Sho'rlanishda O_2^- radikallarining ko'payishi o'simlikka salbiy ta'sir qiladi, ya'ni kislorod, piridin-, flavin-nukleotidlarni, glyotation va askorbin kislotalarini oksidlab organizmning qaytarish potensialini kamaytiradi hamda ularning oksidlangan formalarini ildiz ajratmalari shaklida yo'qolishiga olib keladi.

Sho'rlangan yerlarga Zn^{2+} va Mn^{2+} o'g'itlarini solish bu elementlarning kislorod radikallariga nisbatan himoya fermentlarini tuzilishini saqlab qolish hisobiga o'simliklar chidamliligini oshiradi.

Turli o'simliklar o'sishini muhitdagi xlorid ionlari konsentratsiyasiga bo'gliqlik darajasi ham turlicha bo'ladi (XV.16-rasm).



XV.16-rasm. Har xil tur o'simliklarni o'sishini muhitdagi xlorid ionlari konsentratsiyasiga bog'liqligi darajasi (Greenway, Munna, 1980).

Tuproq eritmasi osmotik bosimi, faqatgina sho'rlanish juda yuqori bo'lgandagina o'simliklarni zararlashi mumkin. Qishloq ho'jaligida sho'rlanishga nisbatan kurash bu yerlarning meliorativ holatini yaxshilashdir. Bu yerlarda sho'rni kamaytirish drenajlar qurish va hosil yig'ib olingandan so'ng yerlarni yuvish tufayli amalga oshiriladi.

Agar tuproqda juda ko'p natriy bo'lsa, u gipslanadi, ya'ni tuproq yutuvchi komleksidagi natriy, kalsiy bilan almashashtiriladi.

Shuningdek, tuproqqa mikroelementlar solish ham undagi ionlar almashinuvini yaxshilaydi.

Sho'rlanishga chidamlilikni oshirish uchun o'simlik urug'larini ekishdan oldin 1 soat davomida 3% li NaCl bilan namlash so'ngra 1,5 soat yuvish tavsiya etiladi (g'o'za, bug'doy, qand lavlagi). Sulfatli

sho'rlanishga nisbatan esa 1 sutka davomida 0,2 M sulfat tuzi eritmasida yuviladi. Hozir geninjinerlik rivojlanmoqda, ya'ni tuzga chidamli o'simliklarning shu xususiyatni beruvchi komleks genlarini olib chidamsiz o'simliklarga o'tkazish.

XV.6. O'SIMLIKLARNING GAZLARGA CHIDAMLILIGI

O'simliklarning gazlarga chidamlilik xususiyati bu ularning atmosfera havosida yomon gazlar to'plangan sharoitda yashashidir. O'simliklarning gazlarga chidamliligiga ularning fizik-geografik joylashishi hamda ob-havo sharoitlari ham ma'lum darajada ta'sir qiladi. O'simliklar o'zlari evolutsiyasi davrida gazlarga qarshi shakllangan adaptatsiyaga ega emas. Ularda bu qobiliyatning evolutsiya davrida shakllanmaganligining asosiy sababi bu hozirgi zamon o'simliklar dunyosining atmosferada zararli gazlar–kam vaqtda, ya'ni yong'inlar kam, kimyoviy jarayonlar deyarli yo'q vaqtlarda shakllanganligidir.

Atmosferaning toza havosi bundan 1 mlrd yil oldin avtotroflarning hayot faoliyati natijasida vujudga kelgan, ya'ni yer sharining ammiakdan,oltingugurtning vodorodli birikmasi, metan va uglerod oksididan tozalanishda proterozoy va paleozoy orasida yashagan o'simliklar katta o'rin tutgan. O'sha vaqtda o'sgan o'simliklarda gazlarga chidamlilik mexanizmi bo'lgan bo'lishi mumkin, ammo bu mexanizm havoda kislorod miqdorining ko'payishi natijasida asta sekin o'z ahamiyatini yo'qota borgan.

Atmosferaning ifloslanishi avvalo insoniyat faoliyati bilan, ya'ni uning ishlab chiqarishdagi faoliyati bilan bog'liqdir. Hozirgi vaqtda bu holat juda katta ko'lamga ega bo'lganligi uchun biosferaning o'z-o'zini tozalash sistemasi havoni tozalashga ulgurmayapti. Masalan, odamlar faoliyati natijasida havoga 200 turdan ortiq har xil gazlar tarqaladi. Bularga biz azot oksidlari (NO, NO_2), CO, oltingugurt oksidi (CO_2) kabi gazsimon birikmalarni, uglevodorodlarni, har xil H_2CO_4, HNO_3, HCl kabi kislotalarning bug'larini, fenollar, kullar, tutunning qattiq birikmalarini, o'z tarkibida qo'rg'oshin oksidi, rux oksidi kabilarni tutuvchi changlarni va yana shularga o'xshash moddalarni misol qilib ko'rsatishimiz mumkin.

Sanoati rivojlangan mamlakatlarda atmosfera havosining 52,6%–tashuvchi vositalarning ishi natijasida, 18,1%–isitish sistemalarining ishi natijasida, 17,9%–sanoat korxonalari ishi natijasida, 1,9%–axlatlarning

yonishi natijasida, 9,5% esa boshqa har xil vositalar natijasida ifloslanadi.

Havoni ifloslantiruvchi moddalar, ya'ni eksgalatlar o'z zarrachalarining o'lchami, og'irligiga nisbatan yerga tushishi va elektromagnit spektrlari bo'yicha chang, bug', tuman va tutunga bo'linadi.

Gazlar va bug'lar o'simlik barglari og'izchalaridan bemalol o'tishi va hujayralardagi moddalar almashinuviga bevosita ta'sir qilishi mumkin. Xususan, ular hujayra devorlarida va membranalarida boradigan biologik jarayonlarga kimyoviy ta'sir qiladi. Changlar esa barglar yuzasini berkitib qo'yib, hujayralarda gazlar almashinuvining og'irlashtiradi, quyosh nurlari yutilishini kamaytiradi va suv rejimini buzadi.

Havo ifloslanganda o'simliklarning nafas olishi avvalo ko'payadi, so'ngra esa susayadi. Yuqorida ko'rsatib o'tilgan omillar ta'sirida o'simliklarning o'sish va rivojlanish rejimlari buziladi va ularning qarish jarayonlari tezlashadi. Kislotalik muhitli gazlardan ko'proq nina bargli o'simlik turlari zararlanadi. Bunda ularning nina barglarining uzunligi kamayadi hamda shox va novdalarda ularning soni ko'payadi. Shuning bilan birgalikda daraxt tanasining yo'g'onlashishi jarayoni ham juda susayib ketadi.

Kislotalik muhitli gazlarning ta'siri uzoq vaqt davom etsa, fitotsenozda ham o'zgarishlar bo'lishi mumkin. Masalan, o'rmonlarda o'suvchi daraxtlarning turi kamayadi, o'tloqlarda begona o'tlarning ko'payib ketishi kuzatiladi. Bundan tashqari, o'rmon daraxtlarining barglarini o'lchami kichrayib, soni kamayadi. Shuningdek, daraxtlarda kseromorflik xususiyatlari paydo bo'ladi. Gazlarga chidamlilik xususiyatlari bilan o'simliklar ikki guruhga bo'linadi:

1. Gazlarning ta'siriga sezuvchanlik xususiyati kuchli o'simliklar, ya'ni o'simlik hujayralarida patologik o'zgarishlar ro'y berish darajasi va uning tezligiga qarab o'simliklarning gazlarga munosabatining o'zgarishi.

2. Gazlarga chidamli o'simliklar.

Bu o'simliklarda quyidagi xususiyatlar mavjud:

a) zaharli gazlarning hujayralarga kirishini boshqarish xossasi;

b) sitoplazmaning muqobil bufer holatini va undagi ionlar miqdori nisbatini bir maromda ushlab turish xususiyati;

d) gazlar ta'sirida hosil bo'lgan zaharli moddalardan tozalash, ya'ni zaharsizlantirish xususiyati.

Gazlarning o'simliklarga yutilishi xususiyatini boshqarilisni birinchi navbatda shu o'simlik ustitsalarining ushbu gazlarga sezuvchanligi bilan belgilanadi. Masalan, zaharli gazlar ta'sirida gazlarga chidamli o'simliklar barglarida og'izchalar yopiladi.

O'simliklarning zaharli gazlarga chidamliligi hujayradagi K^+, Na^+ va Sa^{2+} ionlarning miqdoriga bog'liq, chunki bu kationlar ma'lum darajada angidridlarni neytrallash xususiyatiga ham egadirlar.

Amaliyotda qurg'oqchilikka, sho'rlanishga va boshqa stresslarga chidamli o'simliklarda gazlarga chidamlilik xususiyatlari ham kuzatiladi. Bu hol shu o'simliklarning o'z tarkibida suv va ionlar holatini tartibga solib turish xususiyati borligi bilan izohlanishi mumkin. Bunga misol tariqasida, o'simliklarga sulfat-oltingugurt gazlari ta'sirida ularning barglarida kseromorflik xususiyatining, xlor ta'sirida esa sukkulentlik belgilarining paydo bo'lishini ko'rsatish mumkin.

Rossiyalik olim V.S.Nikolevskiy o'simliklarni CO_2 gaziga chidamlilik xususiyatlarini o'rganish natijasida ularni ush guruhga bo'ldi. Bular CO_2 gaziga chidamli, o'rtacha chidamli va chidamsiz o'simliklar. Ushbu gazga ko'proq moslashgan o'simliklar, masalan, qayrag'och, zarang, jiyda o'simliklari boshqa gazlarga, ya'ni xlor, ftor, azot ikki oksidiga ham chidamlilik xususiyatlarini namoyon qilar ekan.

O'simliklarni gazlarga chidamliligini ularning mineral oziqlanishni muqobillashtirish va urug'lik materialini chidamliligini oshirish bilan amalga oshirish mumkin. Masalan, urug'larni HCl va H_2CO_4 kislotalarining kuchsiz eritmalari bilan namlash ushbu urug'lardan unib chiqqan o'simliklarning kislotalik muhitli gazlarga nisbatan chidamliligini oshiradi.

O'simliklar muhitda suv rejimini, shamolni va boshqa omillarni boshqarib turish bilan birgalikda atmosferani zaharli gazlardan tozalab turuvchi asosiy omildir. Atmosferaning gazlar bilan ifloslanishi o'simlik dunyosiga katta zarar ko'rsatadi.

Gazlarni o'simliklarga ta'sirining kuchayishi bo'yicha quyidagicha joylashtirish mumkin.

$$F_2>Cl_2>CO_2>NO>CO \text{ yoki } Cl_2>CO2>NH3>HCN>H_2S$$

Hayvonlar uchun keyingi qator quyidagicha bo'ladi:

$$HCN>H_2S>Cl_2>CO_2>NH_3$$

Demak, Cl_2, CO_2, NH_3 gazlari hayvonlar organizmiga nisbatan o'simliklar organizmi uchun ko'proq zararli ekan. O'simliklarga gazlarning kuchli ta'siri asosan uning barglariga nisbatan bo'ladi.

Atmosfera havosining ifloslanishining tuproqqa ham katta ta'siri bor. Chunki, gazlar birinchi navbatda tuproq mikroflorasiga, uning yutuvchi qismlariga va o'simlik ildizlariga ta'sir qiladi. Kislotali muhitga ega bo'lgan gazlar va yomg'irlar o'simlik to'qimalari suv rejimini buzadi, hujayra sitoplazmasining doimiy ravishda kislotalik muhitda bo'lishiga olib keladi va membranlarda ketadigan tashiluv sistemalari ichini buzadi. Shuning bilan birgalikda hujayralarda ortiqcha miqdorda Ca, Zn, Pb, Su kabi metallarning yig'ilishiga olib keladi.

Sunday sharoitlarda xloroplastlar membranasining ichi buzilganligi tufayli fotosintez hodisasining tezligi ham kamayadi. Bundan tashqari, xlorofill «a» va karotin tuzilishi buziladi, xlorofill «v» va ksantofill kamroq zararlanadi.

Pigmentlarga, ya'ni xloroplastning pigmentlar sistemasiga CO_2 va Cl_2 birikmalari juda yomon ta'sir qiladi. Ammiak esa xlorofillga qaraganda karotin va ksantofil pigmentlariga yomon ta'sir qiladi.

XV.7. O'SIMLIKLARNING KISLOROD YETISHMASLIGIGA CHIDAMLILIGI

Anaerobioz hodisasi, ya'ni organizmlarning dojmiy yoki vaqtinchalik sharoitda, to'la yoki qisqa vaqtga kislorod yetishmagan sharoitga moslashganligi hodisasi bilan biz biologik rivojlanishning hamma bosqichlarida, ya'ni bakteriyalardan tortib odamlargacha bo'lgan holat bilan doimo uchrashib turamiz. O'simliklar olami vakillarida anaerob sharoitga moslanishlar xilma xildir. Xususan, o'simlik organlarining anatomik va morfologik xususiyatlari, ular yuzasining kattaligi va bu yuzaning ko'pdan ko'p gaz almashinuvi teshikchalari, barg og'izchalari, hujayra oraliqlariga egaligi ulardagi kislorod almashinuvini yengillashtiradi. Ammo o'simliklar deyarlik ko'pchilik vaqtlarda kislorod yetishmasligiga duchor bo'ladilar.

O'simliklarga kislorod yetishmasligining asosiy sabablari bu tuproqning vaqtinchalik yoki uzoq vaqt yuqori namlikda bo'lishi, botqoqlik, o'simliklarni suv qoplashi, kuzgi ekinlarni muz qoplashi va boshqa holatlaridir. Yer sharining anchagina qismida tuproq namligi yuqori bo'lganligi sababli shu sharoitda o'simliklarda kislorod yetishmasligini o'rganish muhim ahamiyatga egadir. Bu yerlarda kislorod yetishmasligi ko'proq o'simlik ildizlari va urug'lariga ta'sir qiladi. O'simliklardan bug'doy, javdar, arpa, sholi, g'o'za, qarag'ay, oq qayin, tol va boshqalar kislorod yetishmasligi holati ko'p uchraydi.

Kuzgi boshoqli ekinlar, ko'p yillik o'simliklar qishda, kuz va bahor fasllarida yer yuzasini muz qoplashi natijasida kislorod yetishmaganligi tufayli halokatga uchraydi.

Bizning mamlakatimiz sharoitida qishloq xo'jalik ekinlariga kislorod yetishmasligi yerlarni sug'orish vaqtida ro'y beradi. Chunki, bunda, suv tuproqdan mavjud kislorodni siqib chiqaradi. Tuproqda qolgan ozgina kislorodni ildiz va tuproq mikroorganizmlari o'zlashtirgani tufayli ildiz atrofida O_2 yetishmasligi vujudga keladi. Shuningdek, ayrim vaqtlarda meva va sabzavotlarni uzoq vaqt saqlaganda ham O_2 yetishmasligi vujudga keladi.

Aerob organizmlar uchun O_2 yetishmasligi tabiiy holda ular hujayralari metobolizmida bir qancha o'zgarishlarga sabab bo'ladi. Ko'proq bu o'zgarishlar hujayra energetikasida, xususan, mitoxondriyalarning tuzilishida va vazifalarida namoyon bo'ladi. Masalan, qovoq ildizi mitoxondriyalari 12 soatlik anoksiya (20C°da) holatida saqlansa, uning mitoxondriyalarining tuzilishi buzilib organellalarning shishishi kuzatiladi. Agarda ushbu holat 24 soat davom etsa anoksiya natijasida mitoxondriyalar va boshqa organellalarning batamom buzilishi kuzatiladi. Anoksiya natijasida hujayra kompartmentlarining o'zgarishiga harorat ham ta'sir qiladi. Masalan, harorat 20°C dan 32°C gacha ko'tarilganda hujayra tuzilishining anoksiya holatida buzilishi ikki marotabaga tezlashadi. Harorat 42C° bo'lganda mitoxondriyalar degradatsiyasi faqat qovoqda emas, balki issiqsevar o'simlik sholida ham ro'y beradi.

Muhitda kislorod yetishmasligi hujayra nozik tuzilishining batamom buzilishiga sabab bo'lib ko'pgina hollarda qishloq xo'jalik ekinlari va yovvoyi o'simliklarning o'lishiga olib keladi. Ammo botqoqlikka aylangan, suv bosgan yerlarda ham ko'pgina o'similiklar o'sishga moslashgan Kislorod yetishmagan sharoitda o'simliklarning o'sishi bir tomondan ularning normaga yaqin darajada to'qimalarda kislorod tutishi bo'lsa, ikkinchi tomondan ularning shu sharoitda yashashga moslanishidir.

Ko'pgina kislorod kam sharoitda o'sishga moslashgan o'simliklar ildizlarida evolutsiya natijasida har xil morfologik va anatomik o'zgarishlar vujudga kelgan. Masalan, poya'ning pastki qismi anchagina yo'g'onlashgan bo'lib, bu ham o'z navbatida qo'shimcha ildiz yuzasini hosil qilishga yordam beradi. Shuningdek, ildiz to'qimalarida qo'shimcha ravishda kislorodni o'simlikning yer ustki qismlaridan ildizga tashish uchun xizmat qiladigan aerenximlar vujudga keladi. Bu

ham o'z navbatida o'simlikka noqulay muhitdan saqlanishga xizmat qiladi.

Ko'pchilik yovvoyi o'simliklar, madaniy o'simliklardan esa sholi anaerob sharoitda o'sishga moslashgandirlar. Sholi o'simligida ming yillab davom etgan tabiiy va suniy tanlanish davomida kislorod yetishmasligiga nisbatan bir qancha moslanish mexanizmlari vujudga kelgan.

Umuman olganda ildizlarni kislorod bilan ta'minlashda o't o'simliklarda barglar xizmat qilsa, daraxt o'simliklarida esa tana va shoxlardagi yasmiqchalar xizmat qiladi. Ko'pgina o'simliklarda ildizlarga o'simlikning yer ustki qismlaridan keladigan kislorod muqobil darajadan 8–25% atrofida bo'lishi mumkin. Ammo gipoksiya yoki anoksiya (kislorod yetishmagan yoki yo'q holat) holatida ildizlarning kislorodga bo'lgan talabi yuqoridagi usulda qondirilishi mumkin emas, chunki kislorodning ko'p qismi nafas olish jarayoni tashiluv energetikasi uchun sarf bo'ladi. O'simliklarda kislorod miqdori kam bo'lgan sharoitda yashash uchun moslanish holatlari o'tgan asrdan boshlab o'rganila boshlangan. Birinchi bor o'simliklar uchun kislorod yetishmasligiga moslanish nazariyasi XX asrning 60-yillarining oxiri va 70-yillarining boshida Krauford tomonidan yaratilgan. Krauford o'z tajribalari asosida biokimyoviy(metobolitik) moslanish nazariyasini yaratdi. Krauford nazariyasiga asosan anaerob sharoitga ayrim o'simlik turlarining moslashuvi, ayrimlarining esa chidamsizligi ular hujayralarida ketadigan metobolizm xususiyatlariga bog'liqdir. Xususan, kislorod kamligiga chidamsiz o'simliklar ildizlarida glukoza metobolizmi anaerob sharoitda klassik yo'l bilan ketadi, ya'ni glukoza fosforlanish reaksiyasida fosfoenolpiruvatga parchalanadi. So'ngra, fosfoenolpiruvat etil spirtiga aylanadi. Shuningdek, fosfoenolpiruvat karboksilaza fermenti ta'sirida karboksillanib qisman **malatga** ham aylanishi mumkin.

Kislorod yetishmasligiga chidamsiz o'simliklar ildizlarida malat yig'ilmaydi, chunki u shu o'simliklarda bo'ladigan malatdegidrogenaza fermenti ta'sirida dekarboksillanib piruvatga aylanadi. **Piruvat** esa darhol etanolga aylanadi. Bundan tashqari Krauford nazariyasiga asosan anaerob sharoitda alkogoldegidrogenaza fermenti faolligining oshishi ham hujayralarda glukozaning parchalanib etanol hosil bo'lishini tezlashtiradi. Bu hol esa o'simliklarning o'z-o'zini etanol ta'sirida zaharlashiga olib keladi.

Kislorod yetishmasligiga chidamli o'simliklarda esa malatdegidrogenaza fermenti umuman bo'lmaydi yoki bo'lsada anaerob sharoitda uning ishi buziladi va to'xtaydi. Krauford nazariyasiga asosan o'simliklarning anaerob sharoitga chidamsizligiga asosiy sabab etanolning zaharli ta'siridir.

Boshqa bir olim Vartapetyanning XX asr 70-yillar oxiri va 80-yillarning boshida sholi va qoraboshda olib borgan ishlari bu o'simliklarning anaerob sharoitga chidamliligi biokimyoviy moslanish emas, balki fiziologo-anatomik xarakterga ega ekanligini ko'rsatdi. Xususan, ushbu o'simliklar to'qimalarida havo to'plovchi va tashuvchi qo'shimcha moslanishlar mavjud bo'lib bu moslanishlar natijasida o'simlik ildizlari anaerobiozni chetlab o'tishadi.

Keyingi vaqtlarda olib borilgan ilmiy izlanishlar haqiqatdan ham ushbu fikrni tasdiqladi. Masalan, Uebb va Armstrong (1984) o'zlarining sholi, no'xot va qovoq o'simliklari bilan olib borgan tajribalari asosida kislorod yetishmagan sharoitda, haqiqatdan ham ildiz hujayralari muhim ahamiyatga egadir degan xulosaga keldilar.

Ko'pchilik olimlarning fikrichâ, o'simliklar olamida kislorod yetishmasligiga moslanishning asosiy sababi bu ular hujayralaridagi molekular darajadagi biokimyoviy adaptatsiyadir(moslanishdir). Masalan, O_2 yetishmagan sharoitda o'stirilgan sholi o'simtalari to'qimlarida va boshqa yuksak o'simliklar to'qimalarida to'yinmagan yog' kislotalari sintezlanmaydi.

Ko'pgina organizmlarda aerob sharoitdan anaerob sharoitga o'tganda **paster** effekti kuzatiladi, ya'ni glikoliz jarayoni tezlashadi. Buning natijasida substrat ham ko'p sarf bo'ladi va vaqt birligida hosil bo'layotgan ATF miqdori o'sadi. Buning natijasida esa hujayradagi metobolitik jarayonlar ma'lum miqdorda energiya bilan ta'minlanib turadi.

Shuningdek, hujayra aerob sharoitdan anaerob sharoitga o'tganda Krebs sikli to'xtaydi, mitoxondriyadagi nafas olish zanjirining ishi ham to'xtaydi. Buning natijasida allosterik ingibitorlarning konsentratsiyasi kamayadi. Oqibatda fosfofruktokinaza fermenti ishiga yo'l ochiladi. Bundan tashqari anaerob sharoitda fosfofruktokinaza fermentining faolligini oshiradigan fosfatning miqdori oshadi.

Aerob sharoitda muhim glikolitik ferment bo'lgan fosfofruktokinazaning faolligi, shu muhitda ko'plab hosil bo'ladigan ATF va sitrat ta'sirida to'xtatilib turadi. ATF va nitrat aerob sharoitda hujayra metobolizmida xususan, fosfoenol piruvatdan ko'plab hosil bo'ladi.

Glikoliz jarayoniga ta'sir qiluvchi fermentlardan yana biri piruvatkinazadir. Piruvatkinaza ham fosfofruktokinaza bilan birgalikda hujayra metobolizmida muhim o'rinni egallaydi. Shuning uchun ham ekzogen glukoza yordamida mitoxondriyalar membranalari hayotiy xossasini uzoq ushlab turish mumkin. Bu ish glukozaning piruvatkinaza va fosfofruktokinaza fermentlari ishtirokida ATF hosil qilishiga bog'liqdir.

Aerob organizm kisloroddan mahrum qilinganda glikoliz jarayoni boshqarilish mexanizmida genlar ham ishtirok etishi mumkin. Bunga biz muhim glikolitik fermentlardan bo'lgan alkogoldegidrogenaza fermenti sintezini misol qilishimiz mumkin.

Normal aerob sharoitdagi hujayralarda alkogoldegidrogenaza fermentining faolligi juda kam. Ammo o'simliklarni kislorod yetishmagan sharoitga ko'chirsak alkogoldegidrogenazaning aktivligi anchagina oshadi.

Kislorodsiz yoki kislorod kam bo'lgan sharoitlarda «stress» oqsillari ham paydo bo'ladi. O'simliklarda bioximik adaptatsiyadan tashqari boshqa bir moslanish mexanizmi, ya'ni kislorodni aerob sharoitdagi yashil qismlardan tashish mexanizmi ham bor. Bu ularga anaerobiozni chetlab o'tishga yordam beradi.

B.B. Vartapetyanning (1980) fikricha o'simliklarni anerob sharoitga chidamliligi bo'yicha uchta asosiy darajaga bo'lish mumkin.

Birinchi kategoriyaga kislorodning to'la yo'qligiga (anoksiyaga) haqiqiy chidamli o'simliklar kiradi. Bunga biz sholining o'simtalarini misol qilishimiz mumkin. Ularning O_2 bilan ta'minlanishi molekular darajada bo'ladi.

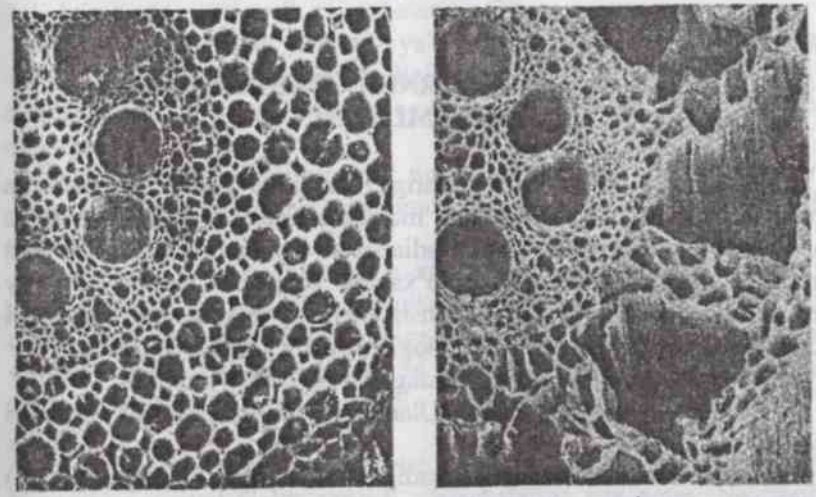
Ikkinchi kategoriyaga nisbatan chidamli o'simliklar kiradi. Masalan, sholi va qorabosh, paparotnik, fialka o'simligi. Bular hujayralarida va to'qimalarida anoktsiyaga adaptatsiya'ning molekular mexanizmi bo'lmaganligi sababli muhitda O_2 yo'qligiga juda sezgirdirlar. Ildizlarini o'zlarining yashil qismlari orqali O_2 bilan ta'minlaydi.

Uchinchi guruh o'simliklariga, ya'ni O_2 yetishmasligiga chidamsiz o'simliklarga mezofit o'simliklar kiradi. Bularning ko'p qismini madaniy qishloq xo'jaligi ekinlari tashkil qiladi. Aytish mumkinki, boshoqlangan sharoitlarda ular ildizlariga yashil qismlardan keladigan O_2 yetarli emas. Ammo ayrim hollarda past haroratda, ya'ni nafas olish intensivligi pasaygan holda bu miqdor O_2 ning ahamiyati ham oshadi.

Umuman normal haroratda ham bu O_2 ning ahamiyati katta. Chunki, ildizni alohida va ildizi o'simlik bilan olib ushbu ikkala ildizni

kislorodsiz sharoitga joylashtirsak, birinchi ildiz hujayralari membranalari tez zararlanadi.

Hozirgi vaqtda o'simliklarning gipoksiyaga chidamlilik asoslari ishlanmoqda. XV.17-rasmda gipoksiya (kislorod yetishmasligi)ning makkajo'xori ildizlarida aerenximalar hosil bo'lishiga ta'siri ko'rsatilgan.



a b

XV.17-rasm. Gipoksiyaning makkajuxori ildizlarida aerenximalar hosil bo'lishiga ta'siri: *a–muqobil sharoitdagi ildiz; b–gipoksiya sharoitdagi ildiz* (Bask, Drey, Tayts, Seygerdan, 1998).

Shu jumladan, arpa urug'ini ekishdan oldin nikotinat kislotaning 0,001–0,0001% li eritmasi bilan namlansa, uni suv bosgan hollarda bo'yining pastlashib qolishi kamroq bo'lib hosili ko'p bo'ladi.

Arpa urug'ini marganets sulfatning 0,1% li eritmasi bilan namlansa ham shunga yaqin natijalarni olish mumkin.

Qishloq xojaligida yerda nam ko'p bo'lgan hollarda ular ildizlarini rivojlanishi va ishga yordam beradigan usul bu ekinlarni xlorxolinxlorid bilan ishlash va ular urug'larini shu eritmada namlash qo'llaniladi. Masalan, bug'doyda shu usulni qo'llash boshoqlarda don hosil qilishga va umuman generativ organlar rivojlanishiga ijobiy ta'sir qiladi.

$$
\begin{array}{c}
CH_2C_1 \\
| \\
CH_2 \\
H_3C\ H+\ \ CH_3 \\
| \\
CH_3C_1
\end{array}
$$

Xlorxolinxlorid

XV.8. O'SIMLIKLARNING RADIATSIYAGA CHIDAMLILIGI

Radiatsiya o'simlik organizmlariga, xuddi hayvon organizmlariga o'xshash turli xil darajada, ya'ni molekulalardan tortib organizm va populatsion darajada ta'sir etadi. Radiatsiyani barcha tirik organizmlarga birlamchi ta'siri deyarli bir xil o'xshash bo'ladi. Ularning umumiy xususiyatlari shundan iboratki, kuchsiz energiya va kam sonli birlamchi radiatsion kimyoviy reaksiyalar biologik effektni keltirib chiqaradi.

Ionlashtiruvchi nurlarni ikki guruhga bo'lib qarash mumkin:

1. Elektromagnit nurlanishlar. Ularga rentgen va gamma (γ) nurlari misol bo'la oladi.

2. Yadro bo'lakchalaridan chiqadigan nurlanishlar. Ularga beta (ß) va alfa (λ) zarrachalar misol bo'ladi.

Nurlarning to'lqin uzunligi qanchalik kichik bo'lsa u shunchalik ko'p tebranadi va ularning nurlash energiyasi shunchalik ko'p bo'lib, hujayralarga kirish qobiliyati ham katta bo'ladi.

$$E\ (kEV) = \frac{144}{\lambda\ (A^{\circ})}$$

bu yerda; A – to'lqinning angstermlardagi uzunligi.

Yadro fizikasida energiya EV (elektron voltlarda) o'lchanadi [kEV = 1000 elektronvolt (EV)], (Mev = 1.000.000 EV). Bir elektron volt bu elektronning potensiali bir-biridan 1 voltga farqlanuvchi plastinkalar orasidan o'tganda oladigan energiyasidir. Agar shu plastinkalar orasida $6{,}02\ 10^{23}$ elektron joylashganda ularning hosil qiladigan energiyasi 23 litr suvni 1°C ga isitishga yetar edi.

Rentgen va gamma nurlar to'p to'p bo'lib, ya'ni fotonlar shaklida tarqaladi. Ularning tarqalish tezligi yorug'lik tezligiga yaqin, ya'ni 299790 km/.

Rentgen va gamma nurlarning fizik xossalari hamda tirik organizmlarga biologik ta'siri bir xildir.

Yengil yadro zarrachalaridan biri bu beta-zarrachalardir. Ularning og'irligi vodorod og'irligining 1/1840 qismini tashkil qilib, fizik tabiati jihatidan elektronlarga o'xshash bo'ladi hamda atomlarning yemirilichidan hosil bo'lib birdaniga u yerdan tarqaladi.

Beta zarrachalar manfiy yoki musbat zaryadlangan bo'lishi mumkin. Agar (ß-zarrachalar manfiy bo'lsa element unga suriladi. Masalan, radiaktiv fosfor $_{15}P^{32}$ — ß- zarrachalar + $_{16}C^{32}$

Agar 3-zarrachalar musbat, ya'ni pozitron bo'lsa chap tarafga suriladi. Beta zarrachalarning tezligi ham yorug'lik tezligiga yaqindir. Fosfor ($_{15}P^{32}$) ß–zarrachalarining energiyasi 1,7 Mev (million elektronvolt).

Beta zarrachalar eletromagnit nurlardan (rentgen va gamma) farq qilib ular elektr va magnit maydonida o'z yo'nalishlarini o'zgartirishi mumkin.

Og'ir yadro zarrachalarga a–zarrachalar misol bo'la oladi. F–zarrachalar, P–zarrachalarga qaraganda 7300 marta og'ir bo'lib fizik tabiati jihatidan geliy yadro atomiga o'xshashdir, og'irligi 4,003 GNe^4) va ayrim radio faol elementlarning yemirilichidan hosil bo'lib tezligi 1700 km/soniya'ni tashkil qiladi. Masalan, $_{88}Ra^{226}$–a–zarrachalar + $_{86}Rn^{222}$

Tirik organizmlarni ionlashtirish xususiyatiga neytronlar ham ega. Neytronlar neytral elektr zaryadi zarrachalariga ega emas. Neytronlar ayrim elementlar masalan, uran yoki plutoniy yadrosi yemirilichidan hosil bo'lishi mumkin. Neytronlarning energiyasi <1 Mev> bo'lishi mumkin.

Rentgen, gamma nurlar, zaryadlangan zarrachalar va neytronlar energiyasining yutilish mexanizmi fizik jihatidan bir xil emas. Ammo ularning hammasi ham molekulalarning qo'zg'alishiga olib keladi. Chunki, ular kuchli oksidlovchilar bo'lib, 10^{-6}–10^{-5} soniya mavjudligi vaqtida ko'pgina biologik o'zgarishlarga olib kelishi mumkin. Masalan, oqsillar, nuklein kislotalar, membrana lipidlari oqsil-fermentlarni o'zgarishiga olib kelishi mumkin.

Bundan tashqari kislorodli sharoitda suv radikallarining organik moddalar bilan ta'siridan ham organik peroksidazalar vujudga kelib molekulalar va hujayralarning nurlanishiga olib keladi.

To'qimalarda kislorodning miqdori kam bo'lsa nurlanish samarasi ham kam bo'ladi, kislorodning miqdori ko'p bo'lsa radiatsiya'ning

ta'siri ham ko'p bo'ladi. Ushbu holat «kislorod samarasi» deyiladi va u molekulalar hujayralar va to'qimalar darajasida ro'y berishi mumkin.

Radiatsiya tirik organizmlarga ta'siri *bevosita* va *bilvosita* bo'lishi mumkin. Radiatsiya'ning bevosita ta'sirida ionlantiruvchi zarrachalar molekula yoki hujayraning sezuvchan qismiga ta'sir qilib ularni zararlaydi va genetik o'zgarishlarga olib kelib organizmning halokatiga sabab bo'lishi mumkin.

Umuman nurlanish bu energiyaning yutilgan joyida molekulalarning radiatsion-kimyoviy o'zgarishlaridan iboratdir. Radiatsiya molekulaga to'g'ridan to'g'ri ta'sir etganda uni qo'zg'algan holatga yoki ionlashgan holatga o'tkazadi. Radiatsiya'ning shikastlovchi ta'siri, molekulalarni ionlashishi bilan bog'liqdir.

Shuni aytib o'tish lozimki, nurlanish dozasi ko'payishi bilan uning ta'sirida bo'ladigan zararlanish geometrik progressda ko'payadi. Shuningdek, zararlanish bitta yoki birnechta nurlarning to'g'ridan to'g'ri tushishiga ham bog'liq bo'lishi mumkin.

Biologik sistemalarning nurlanish reaksiyasi ularning holatiga ham bog'liqdir. Nurlanishning keyingi davrlari ionlantiruvchi nurlarning bilvosita ta'sirida ketadi.

Radiatsiya'ning bilvosita ta'siri suv orqali bo'ladi, ya'ni suv radiolizi mahsulotlari molekulalarni, membranalarni, organoidlarni zararlab, oxir oqibatda hujayralarni shikastlanishi ro'y beradi. Suvning radioliz mahsulotlari hujayrada haddan tashqari ko'p bo'ladi.

Nurlanishning zaryadlangan zarrachalari suv molekulari bilan o'zaro ta'sir etib, uni ionizatsiyasini keltirib chiqaradi.

Ionlantiruvchi nurlanish $\gamma — H_2O — H_2O^+ + e^-$

Bu elektron boshqa bir suv molekulasiga ta'sir qilib uni manfiy zaryadlaydi.

$$e^- — H_2O — H_2O^-$$

Ammo hosil bo'lgan suv ionlari (H_2O^+ va H_2O^-) juda beqarordir va shu bilan ular H^+ va OH^- ionlari dan farq qiladi.

Suv ionlari o'zlarining mavjudlik davrida juda qisqa vaqtda (10^{-15}-10^- soniya) kimyoviy faol erkin radikallar va peroksidlar hosil qilish qobliyatiga ega:

$$H_2O^+ — H^+ + OH$$
$$H_2O^- — H^- + OH$$

Bu yerda hosil bo'lgan H^+ va OH^+ erkin radikallardir.

Agar suvda erigan kislorod bo'lsa, ionlantiruvchi nur quyidagicha ta'sir qiladi:

ionlantiruvchi nur $H_2O — O_2 — HO_2 + OH^-$

yoki $H_2O — H^+ + O_2 — HO_2$

Bular yangi peroksidlarni hosil qiladi:

$$HO_2 + H — H_2O_2$$

$$OH + OH — H_2O_2$$

Binobarin suvdagi erigan kislorod hisobiga kuchli oksidlovchi HO_2 ($H^+ + O_2 — HO_2$), shuningdek, peroksidlar ($HO_2 + H — H_2O_2$) hosil bo'ladi. Bu kuchli oksidlovchilar 10^{-6}-10^{-5} soniya ichida (hayot davrida) muhim biologik molekulalarga (oqsil-fermentlar, nuklein kislotalar, membrana lipidlarini) ta'sir etib ularning tabiiy tuzilishini buzishi mumkin. Suv radikallari organik moddalar bilan kislorodli muhitda organik peroksidlarni hosil qiladi, bular ham molekula va hujayra tuzilmalarini radiatsion zararlashi mumkin.

Radiatsiya'ni molekulalarga to'g'ridan to'g'ri ta'sirini nishon («mishen») nazariyasi va ehtimollik gipotezasi orqali tushintiriladi.

Birinchi nazariyaga ko'ra ionlashtiruvchi zarracha hujayraning sezgir qismiga tegib uning shikastlanishini va genetik o'zgarishini yuzaga chiqarib, oxir oqibatda uning nobud bo'lishini keltirib chiqaradi.

Ehtimollik gipotezasiga ko'ra nurlanishni nishon bilan o'zaro ta'siri, tasodiflik tamoyili bo'yicha sodir bo'ladi va organizmning unga reaksiyasi organizmning holatiga bog'liq bo'ladi.

Nurli shikastlanishning rivojlanishini keyingi bosqichlari ionlashtiruvchi nurlanishni bilvosita ta'siri bilan bog'liq bo'lib bir qancha o'zgarishlarni keltirib chiqaradi. Biz bulardan qo'yidagilarni ko'rsatib o'tishimiz mumkin.

1. Nurlanish ta'sirida radiotokkinlarning paydo bo'lishi masalan, lipidli peroksidlar va xinonlar hosil bo'lishi, membranalarning avtooksidlanishi, membrana oqsillarining SH guruhsini oksidlanishi, membranadagi tashuvchi sistemasi ishining buzilishi kuzatiladi.

2. DNK replikatsiyasida, RNK va oqsillar sintezida xatolar paydo bo'ladi.

3. Biologik muhim birikmalarning sintezini ta'minlovchi fermentlarning zararlanishi.

Nurlanishning hujayra uchun eng xavfli ta'siri bu DNK molekulasiga nisbatan sodir bo'ladi. Radiatsiya ta'sirida ularning qand-fosfatli bog'lari uziladi, primidinli azot asoslarining dimerlari hosil bo'la boshlaydi. Shuningdek, yadro membranasida va xromatinda o'zgarishlar kuzatiladi, uning natijasida oqsil sintezi, hujayralar bo'linish siklining

fazalari, xromasomli operatsiyani hosil bo'lishi, hujayralardagi mutatsiyalar chastotalari keskin oshadi.

Nurlanish, zararlangan DNK molekulasi shakllanishida qatnashadigan fermentlar faoligini ham yo'qotishi mumkin.

Tirik organizmni nurlarning ta'siriga aniq reaksiyasi bu ularning nobud bo'lishidir. Shuning uchun ham nurlanish miqdorlari ikki xil, ya'ni 100% nobud bo'lishga olib keladigan halokat dozasi (HD_{100}) va 50% nobud bo'lishga olib keladigan halokat dozasi (HD_{50}) bilan o'lchanadi.

Rossiyalik olimlar D.M.Grodzinskiy va I.N.Gudkov (1973) halokat dozasinining chegarasini organizmlarning nurlanish chidamliligi deb, halokatga olib kelmaydigan miqdorini esa organizmlarning radiatsiya sezgirligi deb atashni taklif qilganlar.

O'simlik to'qimalaridan radiatsiyaga nisbatan eng sezgiri va nozik qismi meristema to'qimalaridir. Shuning uchun ularni o'simlikning jiddiy to'qimasi deb ham ataladi, chunki meristemani radiatsiyadan shikastlanishi nurli kasallanishni keltirib chiqarib butun organizmni nobud bo'lishiga sababchi bo'lishi mumkin.

Nurlanishga nisbatan o'simliklarning o'ziga xos reaksiyalari bu o'sish jarayonlaridagi o'zgarishlardir. Ammo ta'sir qiluvchi nur miqdoriga qarab o'simlikning o'sishi yo tezlashishi mumkin, yoki sekinlashib to'xtashi mumkin. Chunki radiatsiya'ning dozasiga qarab kuchaytiruvshi va tormozlovshi samaradorliklar namoyon bo'ladi.

Radiatsiya'ni yuqori bo'lmagan dozasi (0,3–0,5 Gr) no'xot va makkajo'xori o'simtalarining o'sishini 4–6 kun davomida kuchaytirishi mumkin, ammo keyinchalik bu ta'sir yo'qoladi. Bu holat ya'ni o'sishning tezlashishi apikal meristemalar hujayralarining mitoz davri davomiyligini qisqarishi tufayji hamda nafas olish va fotosintez jarayonining miqdoran oshishi bilan ro'y beradi.

No'xot va makkajo'xori donlari uchun yuqoridagi kuchaytiruvchi nurning miqdori anchagina ko'pdir, ya'ni 3–10 Gr.

Qishloq xo'jalik amaliyotida urug'larni ekishdan avval nurlantirish uslubi qo'llaniladi. Ayrim o'simliklarning urug'lari ekishdan oldin kichik dozalarda nurlantirilganda ulardan olinadigan hosildorlik 10–12% miqdorida oshganligi kuzatilgan.

Qishloq xo'jaligi ishlab chiqarishida makkajo'xori donlarini ekishdan oldin 5 Gr miqdorda nurlash ular hosildorligini 10–12% atrofida oshishiga olib kelishi mumkin.

O'sishni kuchayishi apekal meristema xo'jayralarining mitotik siklini davomiyligini qisqarishi bilan izohlanadi va nafas olish hamda fotosintez jarayonlarining jadalligi ortadi.

Shuni aytib o'tish lozimki, 10 Gr yoki 1000 rentgen nurlanishda 8,4 kJ/g energiya yutiladi. Ushbu miqdordagi issiqlik energiyasi 1 gr suv haroratini 0,001°C ko'tara oladi xolos. Ammo 10 Gr yoki 1000 rentgen nurlanish sut emizuvshilar uchun halokatlidir. Radiofaol moddalarning faolligi kyuri birligida ham o'lchanadi. Bir kyuri deganda 1 soniyada $3,7 \cdot 10^{10}$ atom parchalanishi tushuniladi. Har xil radiofaol izotoplaming (neytronlarning miqdoriga qarab, atom og'irliklari ham har xil bo'lgan o'xshash elementlar) parchalanishi sxemasi ham har xil. Shuning uchun bir parchalanjshda har xil miqdordagi energiya nurlanadi.

Nurlanish o'simliklarda xilma-xil morfologik anomaliyalarga olib keladi, bunda barglarni o'lchamlari o'zgaradi, barg buralib qoladi va o'simlikning ayrim organlari gipertrofiyaga uchraydi. Shuningdek, o'simlikning barcha organlarida shishsimon o'simtalar paydo bo'ladi.

Urug'larming unib chiqishi har xil o'simliklar turlarida nurning yuqori dozalarida (1 dan-35 kGr) to'xtatilishi mumkin. Umuman olganda urug'laming radiatsiyaga bo'lgan sezgirligi, tinim holatining muddatiga, urug' qobig'ini kislorodni o'tkazishiga va urug'dagi suv miqdoriga bog'liqdir.

O'simliklarni radiatsiyaga nisbatan sezgirligi ontogenez davrida o'zgarib boradi. Shakllanayotgan urug'lar o'zlarining sutlamali pishish davrida o'ta sezgir bo'lsa, to'la pishish davriga kelib urug'larning radiatsiyaga sezgirligi maksimum darajaga yetadi.

Bir hujayrali organizmlar esa, DNK molekulasi sintezining oxirgi fazasida va hujayraning bo'linichidan keyin nurlanishga o'ta chidamli bo'ladilar.

O'simliklarni radiatsiyaga sezgirligi ularning turli xil ekologik muhitga sharoitida o'sishidan ham kelib chiqadi. Masalan, havosi quruq va issiq sharoitda o'sgan o'simliklar nurlanishga nisbatan chidamliroq bo'lishadi.

O'simliklarni radiatsiya ta'siriga bo'lgan sezgirligi qator omillar bilan belgilanishi mumkin.

1. DNK molekulasining radiatsion shikastlanish darajasiga qarab yorug'likga bog'liq va yorug'likka bog'liq bo'lmagan DNK molekulasini tiklanish sistemasi ehtimolligini kamaytiradi.

2. Hujayra darajasidagi himoya'ni radioprotektorlik xususiyatiga ega bo'lgan moddalar amalga oshiradi. Ularning asosiy vazifasi erkin

radikallarni so'ndirish va kislorod tanqisligini vujudga keltirishdir. Radioprotektorlar vazifasini glutation, sistein, vitamin C, metall ionlaridan-kaliy, magniy, natriy, temir; fermentlardan-katalaza, peroksidaza, sitoxrom C, NAD^+, ingibitorlardan fenol va xinonlar; fitogormonlardan kinetin, auksin va GK_3, Shuningdek, ABK va ikkilamchi metabolit kumarin bajaradi.

Organizm darajasidagi tiklanish o'simliklarda quyidagi omillarning mavjudligi bilan amalga oshadi:

a) har xil bo'linish darajasiga ega bo'lgan meristema hujayralarining populyatsiyasining o'xshash bo'lmasligi;

b) meristemalardagi bo'linishning asinxronligi;

d) apikal meristemalarda tinim markaz tipidagi hujayralarning bo'lishi;

e) uyqudagi kurtak tipidagi tinim meristemalarni bo'lishi.

Yuqorida keltirilgan himoya va tiklanishning barcha mexanizmlari barcha tirik organizmlar uchun xarakterli bo'lgan holdir.

NAZORAT SAVOLLARI

1. Qanday omil stressor (qo'zg'atuvchilar) deyiladi?
2. Stress, biologik, agronomik chidamlilik va moslashuv nima?
3. Genetik, ontogenetik va tezkor moslashuvlar.
4. Faol va faol bo'lmagan moslashuvlar nima?
5. Moslashuv va chidamlilikni o'rganish usullari.
6. Issiqqa chidamlilik (termotolerantnost) nima?
7. Qanday organizmlar poykilotermlar deyiladi?
8. Evolutsiya (filogenez) davomida o'simliklarda yuqori haroratga nisbatan hosil bo'lgan moslashishlar.
9. Issiqlik ta'sirida hosil bo'luvchi oqsillar.
10. Qurg'oqchilik va uning tiplari.
11. Kserofit, mezofit, gigrofit va gidrofit o'simliklar.
12. Efimerlar qurgoqshilikka moslashadimi yoki undan qoshadimi?
13. Gipobioz nima?
14. Qaysi o'simliklar uzoq davom etadigan suvsizlanishga chidamli?
15. Moslanishning fiziologik mehanizmlari.
16. O'simlikning qaysi organlari chidamliroqdir?
17. Apoptoz nima?

18. Hujayra asitozi nima va u nimaga ro'y beradi?
19. Anoksiya oqsillari nima?
20. O'simliklarning zararlanganligini qaysi tashqi belgisidan bilish mumkin?
21. Sovuqqa chidamlilik nima?
22. Manfiy haroratlarda o'simliklarning o'limi sabablari.
23. O'ta sovuqqa chidamlilik nima?
24. O'simliklarning chuqur qayta sovushi va antinukleatorlarning vazifasi.
25. Antifriz oqsillarining biologik vazifasi.
26. Glikofit va galofit o'simliklar.
27. Galofit o'simliklarning guruhlari.
28. O'simliklarga tuzlarning sifati qanday ta'sir qiladi?
29. Tuzlarga chidamlilik nima?
30. O'simliklarning gazlarga chidamliligi nimaga bog'liq?
31. UB nurlarning DNK makromolekulasiga va oqsillarga ta'siri.
32. Fotoliaza qanday ishlaydi?
33. UB nurlar bilan zararlangan DNK reparatsiyasi tizimlari.
34. Akkumulator o'simliklardan indikator o'simliklarning farqlari?
35. Og'ir metallar makromolekulalarga qanday ta'sir qiladi?
36. Og'ir metallarning fotosintezga ta'siri.
37. Ildizlarga moddalarning yutilishiga og'ir metallar ta'siri.

XVI. O'SIMLIKLARNING PATOGENLAR VA FITOFAGLARDAN HIMOYALANISHI

Ma'lumki, o'simliklar hayvonlavrdan farqli ularoq bir joyda turg'un o'sadi va shu sababli ular ontogenez davrida anchagina qiyinchiliklarga uchraydi. Masalan, urug' una boshlashi bilan ularga viruslar, mikroorganizmlar, tekinxo'r zamburug'lar, hasharotlar, tuproq nematodlari va boshqa zararkunandalar hujum qila boshlaydi. Keyinchalik ularga o'txo'r hayvonlar ham qo'shilashidilar. Mana shuning uchun ham o'simliklarda ularning evolutsion taraqqiyoti davomida bir qancha fiziologo-biokimyoviy va anotomo-morfologik o'zgarishlar yuzaga kelgan. Ushbu o'zgarishlar o'simliklarga tekinxo'rlar zararkunandalardan qochishga yoki ularni qo'rqitishga qaratilgandir. Masalan, o'simliklarda tikonlarning hosil bo'lishi.

Umuman olganda o'simliklarda turli kasalliklar va zararkunadalardan himoyalanishi uchun juda ko'p moslanishlar mavjud. Masalan, kutikulalar va peridermalar ayrim bakteriyalar va zamburug'lardan himoyalanishga yordam bersa tikonlar va kuydiruvchi tolalar hayvonlardan himoyalanishda qo'l keladi. Ammo barcha o'simliklar uchun yaxshi himoyalovchi bu kimyoviy vositalar, ya'ni ikkilamchi metabolit birikmalardir.

O'simliklarni madaniylashtirish ular organizmida ayrim himoyalovchi ikkilamchi metabolitlarni yo'qolishiga olib kelgan.

Fitopatologiya fani asosida o'simliklarning kasalliklarga chidamliligi yoki ularga moyilligi mexanizmlari yotadi. Ushbu fan asosan o'simlik-patogen, ya'ni kasallik qo'zg'atuvchilar o'rtasidagi munosabatlarni o'rganadi. Fitopatologiya fanida bo'lgan yirik o'zgarishlardan biri bu 1956-yili G.Flor tomonidan lyon (*Melampsora lini*) o'simligini o'rganish davomida yaratgan «gen-genga» nazariyasidir. Unga asosan o'simliklarga chidamlilik xususiyatlarini beruvchi genlar «chidamlilik genlari», patogenlardagi kasallik qo'zg'atuvchi genlar esa «virulent» yoki «avirulent» genlar deb nomlanadi.

Umuman olganda patogen bilan o'simlik orasidagi o'zaro ta'sir ikki xil yo'l bilan boradi. Birinchidan patogenda uning o'zi uchun toksik bo'lmagan ammo o'simlik uchun zaharli bo'lgan maxsus toksinlar yoki o'simliklar tanishi mumkin bo'lgan maxsus va toksik bo'lmagan metabolitlar sintezlanadi. Shuning uchun ham sintezlanadi o'simliklarning patogen ta'sirida zararlanishi ikki xil yo'l bilan borishi

mumkin. Agarda patogen virulent genlar tufayli ayrim o'simliklar uchun toksik xarakterga ega bo'lgan metabolitlarni sintez qilsa unda o'simlik butunlay halok bo'lishi mumkin. Patogenning avirulent genlari ta'siri ostida sintezlangan metabolitlarni esa o'simlik hujayrasi uni to'qimalarga kirishi oldidan taniydi va ushbu hujayra patogen bilan birga halok bo'ladi. Albatta, bu hol hujayralarning rejalashtirilgan o'limi programmasiga mos kelmasligi mumkin. Ammo stress holatlarida o'simliklarida yuz beradigan ushbu holat o'ta sezgirlik reaksiyasi deb ataladi va u o'simliklarning chidamli turlari va navlariga xosdir.

XVI.1. O'SIMLIKLARNING KASALLIKLARGA CHIDAMLILIGI

O'simliklarda kasalliklarni viruslar, bakteriyalar, zamburug'lar, parazitlar keltirib chiqaradi. Shuningdek, o'simliklar gammoz, xloroz kasalligi bilan ham zaralanadi. Gammoz kasalligida o'simlikning ichki to'qimasi-po'st parenximasi eriydi va tashqariga oqib chiqadi. Ushbu kasallikni bilish uchun xo'jayin-o'simlik mevasi va parazit o'rtasidagi munosabatni bilish zarur. O'simlikning kasallanishi bir qancha bosqichlardan iborat. Bulardan biz quyidagilarni ko'rsatib o'tishimiz mumkin:

1-bosqich. O'simlik ajratgan shirali muhitda sporaning o'sishi (infektsion tomchi). Bunda spora o'simtasi o'zining so'rg'ishi (apressor) bilan o'simlik yuzasiga yopishadi.

2-bosqich. Spora giflarining o'sishi o'simlikni ichki to'qimasiga o'tishi.

3-bosqich. Bunda infeksion gif bilan o'simlikning sitoplazmasi orasidagi fiziologik o'zaro ta'sir sodir bo'ladi va kim kuchli bo'lsa, u g'alaba qiladi.

Chidamsiz formalarda dastlab ular tinch yashaganday ko'rinadi, ammo sporalar doimiy ravishda o'sadi, va ularning giflari hujayralarda gaustorlar (so'rg'ishlar) hosil qiladi. Mana shu so'rg'ishlar yordamida o'z mitseliyini oziqlantirib o'simlikni holdan toydiradi. Ushbu davr parazitning spora hosil qilishi fazasiga to'g'ri keladi. Buning natijasida o'simlik qorayadi va ko'pincha nobud bo'ladi.

Chidamli o'simliklarda. Masalan, bedada, parazit bilan xo'jayin o'rtasida antogonizm paydo bo'ladi. Zamburug' gifi hujayra kirgandan keyin protoplast qorayadi va nobud bo'ladi hamda nekroz yuz berib

(hujayra o'ladi) butun hujayrani qamrab oladi. Bunda giflar ham nobud bo'ladi va infeksiya boshqa hujayralarga tarqalmaydi.

Chidamli o'simlik organizmlarida fermentlardan peroksidaza yuqori faollikka ega bo'ladi. Bu ferment parazitning gidrolazalarini tormozlaydi va fenolni xinongacha oksidlaydi. Xinon esa parazitga substrat bo'lmasdan, balki to'siq bo'lib xizmat qiladi va zararlangan to'qimani tiklashi ham mumkin.

Immunitet. Bu o'simliklarni turli xil kasalliklarga chidamliligidir. O'simliklarda ikki xil immunitet kuzatiladi.

1.Mutlaq chidamlilik. Bu holatga misol qilib bug'doyda yuzaga keladigan sulining qora kuya changiga nisbatan chidamlilikni ko'rsatish mumkin.

2. Nisbiy chidamlilik. Bu tashqi muhit sharoitiga qarab o'simliklarning nisbatan zararlanishi.

Fiziologik chidamlilik. O'simliklarda chidamlilikni ta'minlovchi fiziologik ko'rsatgichlarga, og'izcha harakati, hujayra shirasining rN, fermentlar faolligi, ekzoosmos va boshqalar kiradi. Fiziologik chidamlilik, Shuningdek, kislotalik va shiraning osmotik bosimi bilan ham belgilanadi.

Kimyoviy chidamlilik. To'qimalarda o'simliklarga xos kimyoviy moddalar–alkaloid, glikozid, fenolli birikmalar hosil bo'ladi va aynan ular o'simliklarni kasallikka chidamliligini oshiradi. Kimyoviy chidamlilik–to'qimalarda har xil moddalarni to'planishi bilan ham xarakterlanadi.

Anatomo-morfologik chidamlilik-to'qimalar strukturasining zichligi ortadi, ya'ni hujayra qobig'ining qalinligi ortib hujayra oralig'ini kichiklashadi.

Kasalliklarga qarshi kurashda maxsus kimyoviy preparatlar-fungitsidlar qo'llaniladi.

XVI.2. TURLARGA XOS IMMUNITET

Turlarga xos immunitet birinchi bor N.I.Vavilov tomonidan fanga kiritilgan (Medvedev, 2004). Turlarga xos immunitetning ma'nosi shundaki, o'simliklarning har bir turi aksariyat ko'pchilik patogenlarga nisbatan chidamlilik xususiyatiga egadir. Ammo patogen-zaharlovchilarning ayrimlari evolutsiya davomida o'simliklardagi mavjud immunitetga qarshi, ya'ni ushbu o'simlikni zaharlashi mumkin bo'lgan xossalarini egallagan.

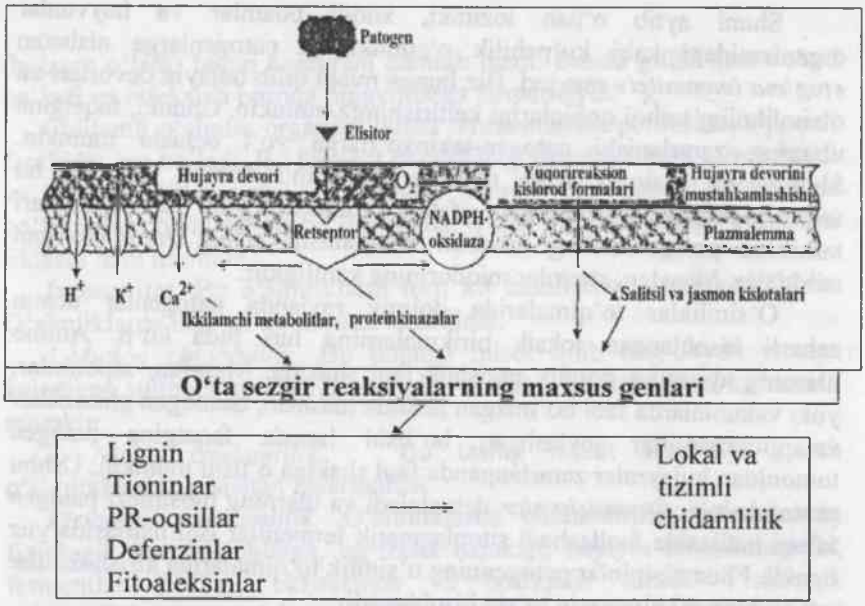
Shuni aytib o'tish lozimki, xuddi odamlar va hayvonlar organizmidagi kabi ko'pchilik o'simliklarda patogenlarga nisbatan *«tug'ma immunitet»* mavjud. Biz bunga misol qilib hujayra devorlari va o'simlikning tashqi qobiqlarini keltirishimiz mumkin. Chunki, faqatgina ularning zararlanishi patogen-tekinxo'rlarga yo'l ochishi mumkin. Shuningdek, o'simliklardagi turlarga xos immunitetning yana biri bu ularning patogenlar uchun oziq sifatida yaramasligi yoki ular to'qimalari tarkibida patogenlarning muqobil rivojlanishi uchun zarur bo'lgan moddalar, Masalan, sterinlar miqdorining kamligidir.

O'simliklar to'qimalarida doimiy ravishda patogenlar uchun zaharli hisoblangan toksik birikmalarning turi juda ko'p. Ammo ularning ayrimlari doimiy ravishda faol shaklda, Masalan, saponinlar, yoki vakuolalarda faol bo'lmagan holatda masalan, tsianogen glikozidlar va glukozinlitlar joylashgan bo'lishi hamda faqatgina patogen tomonidan hujayralar zararlanganda faol shaklga o'tishi mumkin. Ushbu prototoksinlar *fitoantisipinlar* deb ataladi va ularning biosintezi patogen ta'siri natijasida faollashadi sitoplazmatik fermentlar ishi natijasida yuz beradi. Fitoantisipinlar patogenning o'simlik to'qimalariga kirishida ular uchun birinchi kimyoviy to'siq hisoblanadi.

XVI.3. O'SIMLIKLARDAGI O'TA SEZGIR JARAYONLAR

O'simliklarda eng samarali chidamlilik xususiyatlaridan biri bu ular hujayralarning patogenga nisbatan tezkor reaksiyasi va patogen bilan birga ushbu hujayraning o'lishidir. Bu esa o'z navbatida butun o'simlikning chidamliligini ta'min qiladi. O'simliklarda chidamlilikga nisbatan o'ta sezgir jarayonlar faqatgina unga patogen ta'sir etgandagina ro'y beradi.

O'simlikning bir nechta hujayralari birdaniga patogenning ushbu o'simlik uchun begona ekanligini sezsa unda hujayralar patogen birga o'ladi va shu tariqa o'simlik organizmi tirik qoladi. Agarda o'simlik uzoq vaqt patogenni taniy olmasa va unga qarshi munosib himoya vositalarini qo'llamasa unda o'simlik organizmi halok bo'ladi. O'simliklar va patogen o'rtasidagi aloqa o'simliklarda oqsil birikmalari bo'lgan *chidamlilik geni* va patogendagi *avirulentlik geni* molekulalarining o'zaro munosabatlar bilan belgilanadi. Shuni aytib o'tish lozimki patogendagi har bir avirulentlik geniga nisbatan o'simlikda ham alohida chidamlilik geni mavjud (XVI.1-rasm).



XVI.1-rasm. O'ta sezgir reaksiyalar borishining ketma-ketligi (Bradley e. a., 1992).

Binobarin o'simliklarning yashab qolishi uning qanchalik tez patogenning avirulentlik geni ta'sirida ishlab chiqarayotgan mahsulotlarni bo'lishidir. Patogenlarning avirulentlik geni tomonidan ishlab chiqariladigan mahsulotlar elisatorlar (*elisite*-chaqirish) deb ataladi. Hozirgi vaqtda avirulentlik genlari tomonidan nazorat qilinadigan va faqatgina ayrim patogenlarga xos bo'lgan maxsus va turli tip patogenlarda mavjud bo'lgan maxsus bo'lmagan elisatorlar farqlanadi (Tarshevskiy, 2002).

Elisatorlar odatda o'ta sezgir jarayonlarni o'simliklar bilan patogen to'qnashmasa ham jadallashtirishi mumkin. Elisatorlar va retseptorlarning o'zaro ta'siridan so'ng o'simlik hujayralarida birqancha jarayonlar ro'y beradiki, buning natijasida uning o'zi uchun ham patogen uchun ham toksik-zaharli birikmalar sintezlanadi. Shuningdek, elisator ta'siridan birnecha daqiqa o'tganidan so'ng plazmalemmadagi ionlar tashiluvi va o'simlik hujayrasining membrana potensiali o'zgaradi. Bunda o'simlikning patogen bilan zararlanishining birinchi daqiqalaridayoq hujayra sitoplazmasida Ca kanallari hisobiga tezda

ko'payadigan Ca^{2+} ionlari miqdri alohida ahamiyati ega. Chunki, Ca^{2+} turli kalsiybog'lovchi oqsillarni faollashtiradi. Buning natijasida ayrim oqsillar o'z faolligini o'zgartirsa, ayrimlari masalan, kalmodulin turli molekulyar nishonlarga Ca^{2+} kationlari ta'siri samarasini oshiradi (Medvedev, 2004).

Shuni takidlab o'tish lozimki, xuddi shunday nishonlardan biri *NADRN-oksidaza* fermentining mitti majmuasidir. Ushbu ferment majmuasi Ca ionlariga bog'liq fosforirlanish tufayli faollashadi va o'z navbatida plazmalemmada kislorodning superoksid anion radikali ($O_2^{\bullet -}$) hosil bo'lishiga olib keladi. Ushbu anion fermentativ va nofermentativ yo'l bilan kislorodning boshqa bir qancha faol formalarini, Masalan, vodorod peroksid (H_2O_2), gidroperoksid ($HO_2^{\bullet}$) va gidroksil radikallarini ($^{\bullet}OH$) hosil qiladi.

Kislorodning gidroperoksid radikalining ($HO_2^{\bullet}$) hosil bo'lishi muhit pH past ko'rsatkichlarida uning superoksid anion-radikalining ($O_2^{\bullet -}$) protonlashishi natijasida ro'y beradi.

$$H^+ + O_2^{\bullet -} \longrightarrow HO_2^{\bullet}$$

Hujayralarda hosil bo'luvshi peroksid vodorod esa $HO_2^{\bullet}$ va $O_2^{\bullet -}$ radikallaridan hosil bo'lishi mumkin (Medvedev, 2004).

$$HO_2^{\bullet} + HO_2^{\bullet} \longrightarrow H_2O_2 + O_2,$$

$$HO_2^{\bullet} + O_2^{\bullet -} + H_2O \longrightarrow H_2O_2 + O_2 + OH^-.$$

Juda kuchli oksidlovshi bo'lgan kislorodning gidroksil radikalining ($^{\bullet}OH$) hosil bo'lishi Fenton reaksiyasida peroksid vodorod va metall ionlari ishtirokida, temirning valentligi o'zgarishi natijasida xelat formasiga o'tishi bilan boradi (Fe^{2+}/Fe^{3+}).

$$Fe^{2+} - \text{kompleksi} + H_2O_2 \longrightarrow Fe^{3+} - \text{kompleksi} + {}^{\bullet}OH + OH^-$$

Ushbu jarayonda hosil bo'lgan Fe^{3+} – kompleksi $O_2^{\bullet -}$ kislorodning superoksid anion-radikali $O_2^{\bullet -}$ tomonidan qaytarilishi va shu tariqa Feton reaktsiyasining siklikligini ta'minlashi mumkin.

$$O_2^{\bullet -} + Fe^{3+} - \text{kompleksi} \longrightarrow O_2 + Fe^{2+} - \text{kompleksi}.$$

Kislorodning juda katta miqdorda faol formalarining hosil bo'lishi *oksidlanishli-portlash* deyiladi. Chunki, kislorodning nisbatan faol formalari $NO_2^{\bullet}$ va $^{\bullet}ON$ birqancha bir-biriga bog'liq reaksiyalarni vujudga keltiradi. Buning natijasida hosil bo'lgan erkin radikallar o'z navbatida lipidlarning perekis oksidlanishiga, membranalarning buzilishiga, fermentlar inaktivatsiyasiga va nuklein kislotalar tarkibining buzilishiga olib keladi. Ushbu hol o'tasezgir reaksiyalarning natijasi o'laroq barglarda nekroz dog'lar hosil bo'ladi hamda o'simlik-xujayin va patogen hujayralarining bir qismining halok bo'lishi ro'y beradi.

Ushbu nekrotik uchastkalarda patogenning to'qimalar bo'ylab tarqalishiga qarshilik qiluvchi mexanik tusiqlar paydo bo'ladi. Chunki, nekrotik zonaning atrofi periderma bilan o'raladi. Shuningdek, tirik hujayralarning devori mustahkamlanadi va nekrotik zonaning uzida toksik birikmalar yig'iladi. O'simliklarning ayrim turlari bakteriyalar va zamburug'lar infeksiyasiga nisbatan hujayra devorlarida lignin va kalloza birikmalarini yig'ishi tufayli hujayralarga patogenlarning kirishiga qarshiligi ortadi.

Hujayra devorlarida *ekstensinlarning,* ya'ni gidroksiprolinga boy bo'lgan oqsil molekulalarining miqdori ortadi. Bu esa o'z navbatida o'ta sezgir jarayonlarda vujudga keladigan perikis vodorod tufayli tuzilma oqsillarining polipeptid zanjirining o'ziga xos «tikilishi» natijasida ucho'lchamli holatga o'tishiga hamda hujayra devorining mustahkamlashishiga olib keladi. O'simliklar yaralanganda yoki ularni elisatorlar bilan ishlaganda ekstensinlar sintezini amalga oshiruvshi genlarning faolligi birmuncha ortadi.

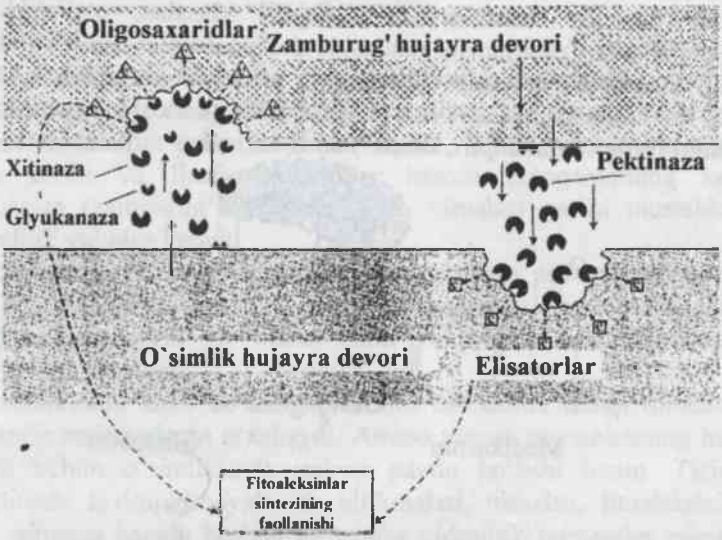
Kislorodning faol formalari nafaqat o'ta sezgir reaksiyalarda, balki fotosintez jarayonining yorug'lik bosqichida va o'simlik hujayrasida ozonning kislorod bilan o'zaro ta'sirida ham hosil bo'lishi mumkin.

Biz bilamizki kislorodning faol formalarini, jumladan N_2O_2 moddasini o'simlik hujayrasidan chiqarish Xollivela-Asad yo'li nomini olgan askorbat-glutation sikli orqali amalga oshiriladi.

O'simlik hujayralarida perikis vodorodning ko'p miqdorda to'planishi o'z navbatida jasmon va salitsil kislotasi kabi fitogormonlar miqdorini oshiradi. Salitsil kislotasi miqdorining ortishi esa o'ta sezgir reaksiyalarni kuchaytiradi. Chunki, salitsil katalaza fermentining ingibitori hisoblanaganligi sababli kislorodning faol formalarini yig'ilishini yanada ko'paytiradi va o'ta sezgir reaksiyalarni ham kuchaytiradi. Keyinshalik o'ta sezgir reaksiyalarning faolligi kamaygani

sari salitsil kislotasi glukoza bilan o'zaro ta'sir qilib glikozidlarga aylanadi, ya'ni bog'langan formaga o'tadi. Shuni ham aytib o'tish zarurki, salitsil kislotasi va uning konyugatlarining sintezlanishi o'simliklarda qayta zararlanishga nisbatan immunitet hosil bo'lishiga olib keladi.

O'simliklarning patogen bilan bilan kontaktida, uning mexanik zararlanichida yoki elisatorlar ta'sirida salitsil kislotasi bilan birgalikda jasmon kislotasining ham miqdori ortadi. Jasmon kislotasi esa stress holatlari, mexanik zararlanish va patogenlar tufayli kasallanishga qarshi birikmalar, masalan, tioninlar, ekstensinlar, fitoaleksinlar va birqancha fenol birikmalarning fermentlari sinteziga javobgar bo'lgan genlarning faolligini oshiradi (XVI.2-rasm). Shuning uchun ham o'simliklarni jasmon kislotasi bilan ishlash ularni zararlanishga va qayta zararlanishga bo'lgan immunitetini oshiradi.



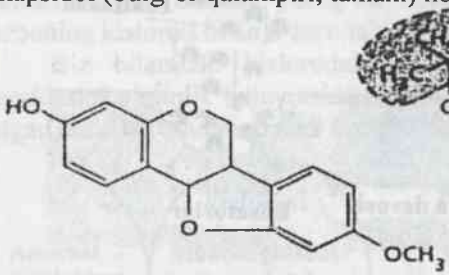
XVI.2.rasm. O'simliklar zamburug' tufayli zararlanganda elisatorlari fitoaleksinlar sintezi mexanizmi (Brett, Waldron, 1996).

O'simliklarning patogenlarga nisbatan javob reaksiyalarining oxirida paotgenlar infeksiyasini tarqalishini to'xtatuvchi va PR-oqsillar deb ataluvchi oqsillarning katta guruhi va ikkilamchi metabolizm moddalarini sintezlanishini kuchayishiga olib keladi. Ko'pchilik PR-oqsillar patogenlarning hujayra devori polimerlarini parchalovshi gidrolitik fermentlardir. Masalan, gidrolitik fermentlardan bo'lgan β-1,3-

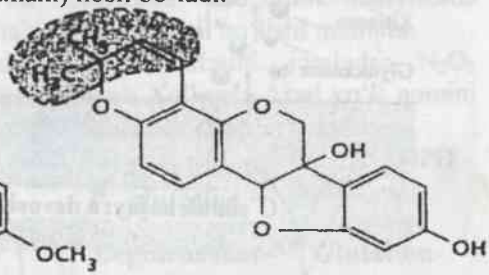
xitinaza patogen zamburug'larning xitin moddasini gidrolizlasa, β-1,3-glyukanaza patogen hujayra devorining polisaxaridlarini oligosaxaridlargacha parchalaydli.

Ushbu fermentlar sintezi genlarning ishga tushishiga ingibitor fitogormon-etilen javob beradi. Oligosaxaridlar esa o'z navbatida fitoaleksinlar sintezini kuchaytiradi. Fitoaleksinlar o'simlik hujayra devoriga patogen gidrolitik fermentlari ta'siri natijasida hosil bo'lgan oligosaxaridlarga javoban ham sintezlanishi mumkin (Medvedev, 2004).

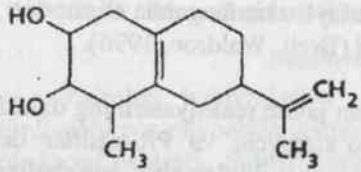
Fitoaleksinlar o'simliklarning patogen bilan zararlangan joyida ko'plab sintezlanadi va patogenez jarayonida o'ta sezgir reaktsiyalar borayotganligining asosiy ko'rsatkichidir. Shuning uchun ham fitoaleksinlar fitoantisipinlardan farqli o'laroq faqatgina zararlangan o'simlik to'qimalarida sintezlanadi, ya'ni ular sog' to'qimalarda bo'lmaydi. Turli tur o'simliklari ikkilamchi moddalar-fitoaleksinlar sifatida har xil moddalarni sintezlaydi. Masalan, o'simliklarning patogenlar bilan zararlanishi natijasida dukkakdoshlar oilasi vakillarida izoflavonoidlar-medikarpin (bedada) va glitseolin-1 (soyada) sintezlansa, ituzumdoshlarda-seskviterpenlar-rishitin (kartoshka, pomidor) va kapsidol (bulg'or qalampiri, tamaki) hosil bo'ladi.



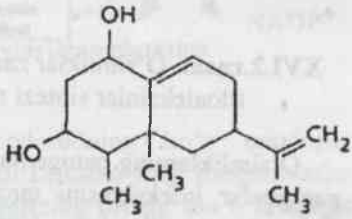
Medikarpin



Glitseolin



Rishitin



Kapsidol

O‘simliklarning kimyoviy himoyalanishi tizimiga fitoaleksinlar va PR-oqsillardan tashqari patogenlar uchun toksik modda hisoblangan tionin va defenzin kabi peptidlar ham kiradi.

Tioninlar sisteinga boy kichik molekulali oqsillar bo‘lib fosfolipidlarga ta’sir qilish xususiyatiga ega va shu sababli hujayra membranasi o‘tkazuvchanligini buzadi. Shuning uchun ham tioninlar nafaqat patogenlar bo‘lgan zamburug‘lar va griblarga, balki har qanaqa tirik organizm hujayrasiga zararli ta’sir qilishi mumkin.

Defenzinlar o‘simliklarda bakteriyalar va patogen zamburug‘larga javob reaksiyasi sifatida sintezlanadi va ular tioninlardan farqli ularoq membranalar tuzilishiga ta’sir qilmasdan uning potensialini o‘zgartiradi.

XVI.4. O‘SIMLIKLARDA HOSIL QILINGAN TIZIMLI IMMUNITET

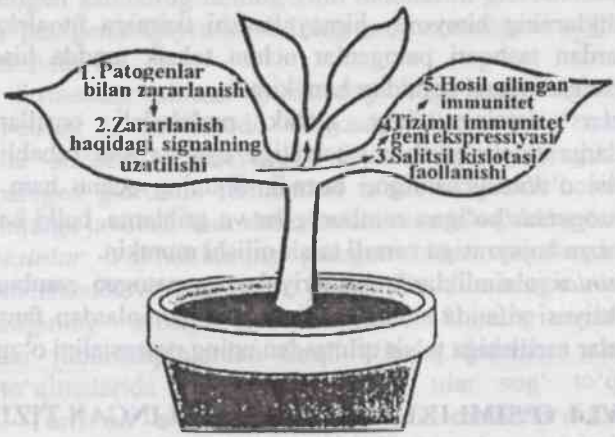
O‘simliklarning biron-bir qismiga infeksiya tushganda ko‘pchilik hollarda to‘qimalar va organlarda ushbu infeksiyaning qayta tushishiga nisbatan chidamlilik reaksiyalari yuz beradi. Ushbu hol bir necha kun davom etishi va fitofag-hasharotlar hamda patogenlarning keng majmuasiga (zamburug‘lar, bakteriyalar, viruslar) qarshi mustahkam chidamlilik vujudga keladi.

Binobarin, o‘simlik to‘qimalarida patogenga nisbatan immunitet hosil bo‘lishi nomaxsusdir. Ushbu immunitet o‘simlik to‘qimalari zararlanishidan keyin bir necha hafta yoki oylar cho‘zilib ketishi mumkin (XVI.3-rasm).

O‘simliklarda hosil bo‘ladigan tizimli immunitet tashqi tomondan o‘ta sezgir reaksiyalarga o‘xshaydi. Ammo tizimli immunitetning hosil bo‘lishi uchun o‘simliklarda *nekroz* paydo bo‘lishi lozim. Tizimli immunitetda ayrim himoyalanish birikmalari, masalan, fitoaleksinlar, lignin, xitinaza hamda boshqa birqancha gidrolitik fermentlar miqdori ortadi.

Tizimli immunitetda patogenlar bilan zararlanishda hosil bo‘ladigan va bu holni o‘simlikning patogen bilan uchrashmagan boshqa qismlariga yetkazib bera oladigan endogen signallar alohida ahamiyatga ega.

O‘simliklarning tizimli immunitetida fitogormonlar, xususan, salitsil va jasmon kislotalari va ularning metil efirlari alohida o‘rin tutadi. Chunki, ular uchuvchan bo‘lganligi sababli zararlanish haqidagi signalni havo orqali o‘simlikning boshqa organlarigagina yetkazib bermasdan, balki atrofdagi barcha qismliklarga ham yetkazib berishi mumkin.



XVI.3-rasm. O'simliklarda tizimli immunitet shakllanishi jarayonlarining borishi (Ryals e.a., 1994).

O'simliklarda tizimli immunitetning hosiladori bu salitsil kislotasidir. Shuning uchun ham o'simliklarni salitsil kislotasi yoki uning analoglari bilan ekzogen ishlash ularda tizimli immunitetning shakllanishiga olib keladi. Salitsil yig'a olmaydigan mutant o'simliklarda tizimli immunitet hosil bo'lmaydi.

O'simliklarga patogen ta'sirida salitsil kislotasi ko'p miqdorda sintezlanishi mumkin. Ushbu jarayonda hosil bo'lgan salitsil kislotasining ortiqcha miqdori glukoza bilan konyugat hosil qilishi va o'simlikning ikkinchi marta zararlanishida gidrolizlanib erkin salitsil kislotasiga aylanishi mumkin.

O'simlik to'qimalarida Salitsil kislotasi miqdorining ko'payishi o'z navbatida patogen rivojlanishini to'xtatuvchi va o'simlik to'qimalari hujayralari devorini mustahkamlovshi ayrim fenol birikmalari va fitoaleksinlar sintezini kuchaytiradi. Shuningdek, salitsil kislotasi maxsus genlar deb ataluvchi *SAR* genlari hosil bo'lishini faollashtiradi. *SAR* genlar tufayli utasezgir reaktsiyalarda hosil bo'luvchi PR-oqsillar sintezi amalga oshadi (Medvedev, 2004). O'simliklardagi tizimli immunitetda o'tasezgir reaktsiyalarda hosil bo'luvchi ushbu oqsillardan tashqari boshqa oqsillar, Masalan, serin proteazalar ham sintezlanishi ham mumkin. Serin protezalar fitofag-hasharotlar ovqat hazm qilish fermentlarining ingibitorlaridir. Demak, o'simliklarning tizimli immunitetida ularning nafaqat patogenlarga nisbatan, balki fitofaglarga nisbatan ham chidamlilik shakllanadi.

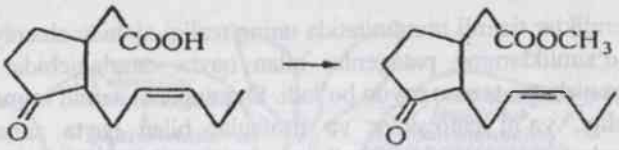
O'simliklar tizimli immunitetida uning tezligi alohida ahamiyatga ega. Chunki, o'simliklarning patogenlar bilan qayta zararlanichida nekrozlar oldingisiga nisbatan tezroq paydo bo'ladi. Shuningdek, tizimli immunitetning nomaxsusligi, ya'ni patogenlar va fitofaglar bilan qayta zararlanichida o'simliklarda faqatgina birinchi indidual zararlovshiga emas, balki ularning barchasiga nisbatan ham chidamlilik mexanizmlari shakllanadi.

XVI.5. O'SIMLIKLARNING FITOFAGLARGA CHIDAMLILIGI

Ma'lumki, biologik evolutsiya jarayonida gulli o'simliklar va hasharotlar bir-biriga bog'liq bo'lmagan holatda alohida hosil bo'lgan. Ammo ular ko'pchilik hollarda bir-biriga ta'sir qilib turgan. Shuning uchun ham ularning evolutsiyasi bir vaqtda borgan. Gulli o'simliklarning yaxshi shanglanishi uchun hasharotlarning ahamiyati katta. Ammo ko'pchilik o'simliklar hasharotlar uchun ovqat hisoblanadi va shu sababli ular ozor shekadi. Shuning uchun ham o'simliklarda, evolutsiya jarayonida, hasharotlar uchun zaharli bo'lgan birqancha moddalarni sintezlash mexanizmlari shakllangan.

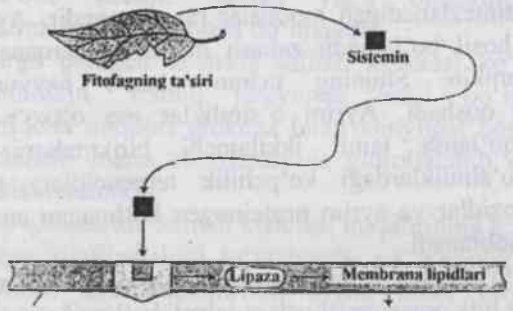
O'simliklarning himoyalanishi uchun zarur bo'lgan va ular hujayralarida sintezlanadigan moddalar rangbarangdir. Ayrim hollarda o'simliklarda hosil bo'ladigan zaharli moddalar harqanaqa hayvonni o'ldirishi mumkin. Shuning uchun o'txo'r hayvonlar zaharli o'simliklardan qoshadi. Ayrim o'simliklar esa o'txo'r hayvonlarni qoshiruvshi qo'lansa tamli ikkilamchi birikmalarni sintezlaydi. Shuningdek, o'simliklardagi ko'pchilik terpenoidlar, efir moylari, tsianogen glikozidlar va ayrim proteinogen bo'lmagan aminokislotalar ham zaharli hisoblanadi.

O'simlik to'qimalari zararlanganda tsianogen glikozidlar parchlanadi va bunda barcha tirik organizmlar uchun zaharli bo'lgan kaliy sianid ajraladi. Proteinlar tarkibiga kirmovchi aminokislotalarning toksikligi shundaki, ular boshqa aminokislotalar o'rniga oqsillar tarkibiga kiradi va ularni zararlaydi. Shuni aytib o'tish lozimki, o'simliklar to'qimalarida muqobil sharoitda proteazalar ingibitorlari uchramaydi. Ular faqatgina zararlanganishga nisbatan sintezlanadi. Chunki, proteaza ingibitorlarini kodlovchi genlarning ekspressiyasining kuchayishi o'simliklar mexanik zararlangandagina yuz beradi va asosan ikkita gormon ta'sirida nazorat qilinadi. Bularninng biri 18 dona aminokislotadan tashkil topgan sitemin bo'lsa ikkinchisi jasmon kislotasidir.



Jasmon kislotasi **Metiljasmonat**

Jasmon kislotasi va uning metil efiri o'simlik hujayralari zararlanganda membranalar zararlanishidan hosil bo'ladigan fosfolipidlar hosilasi lenol kislotasidir. Yuqoridagi jarayonda hosil bo'lgan jasmonat floema to'qimalari bo'ylab o'simlikning zararlanmagan to'qimalariga tarqalsa, metiljasmonat uchuvchan modda bo'lganligi sababli havo bo'ylab tarqaladi. Ch.Ruanning (S.A. Pearke e. a., 1991) fikricha, proteazalarning sintezi murakkab jarayon bo'lib birqancha bosqichlardan iboratdir. Ushbu jarayonning birinchi bosqichida o'simliklarga xos *sistemin* gormoni sintezlanadi. So'ngra sistemin floema to'qimalari bo'ylab o'simlikning boshqa zararlanmagan joylariga tarqaladi va u yerdagi retseptorlar bilan ta'sir qilib proteza fermenti ingibitorlari sintezini kodlaydigan genlarning faollanishiga olib keladigan boshqa bir gomon-jasmon kislotasining sinteziga turtki beradi (XVI.4-rasm).



Plazmalemma **Retseptor** **Linolen kislotasi**

↓
↓
↓

Proteaza ingibitorlari **Proteaza ingibitorlari genlarning faollanishi** **?** **Jasmon kislotasi**

XVI.4-rasm. Zararlangan pomidorda proteaza ingibitorlari sintezining taxminiy mexanizmi (Rearse e. a., 1991).

O'simliklarning himoya mexanizmlaridagi eng muhim omillardan biri bu hasharotlarda ovqat hazm qilishda qatnashadigan fermentlar ingibitorlari sintezidir. Masalan, ko'pchilik dukkakli o'simliklarda kraxmal parchalovchi ferment *a*-amilazaning ingibitori mavjud. Boshqa bir qancha o'simliklar esa himoya vositasi sifatida oqsil-lektinlarni sintezlaydi. Lektinlar hasharotlar ovqati tarkibidagi uglevodlar va glikoproteidlar bilan birikib ularni hazm bo'lmaydigan holga o'tkazadi.

O'simliklarda hozirgi vaqtda yaxshi o'rganilgan himoya vositalaridan biri bu hasharotlarning ovqat hazm qilishini qiyinlashtiradigan fermentlardan biri bo'lgan, ya'ni oqsillarni parchalashda qatnashadigan prezentaza fermentining ingibitorlaridir. Proteza fermenti ingibitorlari mavjud bo'lgan o'simliklar bilan oziqlangan hasharotlarda o'sish va rivojlanish jarayoni birdaniga susayib ketadi. Chunki ularning oziqasi tarkibidagi oqsillar proteaza fermenti tomonidan to'la parshlanmaganligi sababli o'sish va rivojlanishning asosiy omillaridan bo'lgan erkin aminokislotalar hosil bo'lmaydi. Shuning bilan birgalikda hasharotlar oshqozonida hazm bo'lmagan oziq miqdori ortadi va bu o'z navbatida cho'zilishga xos mexanik retseptorlarni faollashtiradi hamda hasharotlarda ovqat bilan to'yganlikka xos bo'lgan sezgirlikni yuzaga kelishiga olib keladi.

Yuqoridagilardan ko'rinib turibdiki, evolutsiya jarayonida o'simliklarda patogen va fitofaglarga qarshi birqancha himoya mexanizmlari vujudga kelgan. Ammo bu holni madaniylashtirilgan o'simliklarga to'la tadbiq qilib bo'lmaydi.

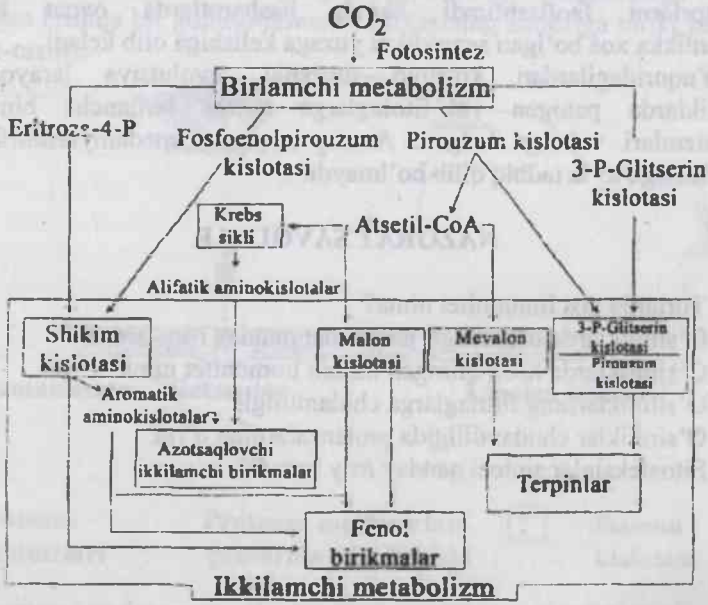
NAZORAT SAVOLLAR

1. Turlarda xos immonitet nima?
2. O'simliklarda o'ta sezgir jarayonlar qanday ro'y beradi?
3. O'simliklarda hosil qilingan tizimli immonitet nima?
4. O'simliklarning fitofaglarga chidamliligi.
5. O'simliklar chudamliligida protenzalarning o'rni.
6. Fitoaleksinlar sintezi qanday ro'y beradi?

XVII. O'SIMLIKLARNING IKKILAMCHI METABOLIZMI

Ikkilamchi metabolitlar o'simliklardagi birlamchi metabolizmda, ya'ni fotosintez, nafas olish, nuklein kislotalar, lipidlar, oqsillar sintezi va shunga o'xshash asosiy fiziologik-biokimyoviy jarayonlarda qatnashmaydi. Ikkilamchi birikmalar barcha o'simliklarga yo'ki ularning ko'pchilik turlariga xos emas. Ikkilamchi metabolitlar ko'pchilik hollarda o'simliklarning alohida bitta oilasiga, hattoki bitta turiga xos bo'ladi. Hujayrada ikkilamchi metabolitlar, asosiy metabolizm moddalariga nisbatan juda kam miqdorda sintezlanadi hamda ular sintezlangan hujayraga nisbatan butun organizm uchun ko'proq zarurdir.

O'simliklarda boradigan jarayonlarni ikkilamchi metabolizmga taalluqligi ko'rsatkichlari juda ham aniq emas. Ko'pchilik kelib chiqishi ikkilamchi bo'lgan moddalar Masalan, fitol, karotinoidlar, aromatik aminokislotalar, fitogormonlar, steroidlar va boshqalar o'simlik organizmdagi asosiy moddalar almashinuvida bevosita qatnashadi. XVII.1-rasmda birlamchi va ikkilamchi metabolizm moddalar almashinuvining asosiy yo'llari ko'rsatilgan.



XVII.1-rasm. Birlamchi va ikkilamchi metabolizm moddalar almashinuvining asosiy yo'llari (Taiz, Zaiger,1998).

Mamlakatimizda fenol birikmalarini o'rganilishini yo'lga qo'ygan olim akademik S.Yu.Yunusovdir (1909–1997). Akademik S.Yu.Yunusov tashabbusi bilan mamlakatimizda va MHDda yagona o'simlik moddalari kimyosi ilmiy-tadqiqot instituti tashkil qilingan. Ushbu institut hozirgi vaqtda nafaqat mamlakatimizning, balki dunyo miqyosida o'z sohasi bo'yicha yetakchi institutlardan biri hisoblanadi. Shuningdek, akademik S.Yu. Yunusov tomonidan 1967-yilda dunyo miqyosida eng nufuzli jurnallardan biri hisoblangan hamda bir vaqtning o'zida rus va ingliz tillarida nashr etiladigan «Tabiiy birikmalar kimyosi» (Kimyo prirodnix soedineniy) jurnalida mamlakatimiz va chet el olimlarining boshqa tabiiy moddalar kimyosiga oid ma'lumotlar bilan birgalikda fenol birikmalariga oid maqolalar ham doimiy ravishda chop etilib turibdi.

O'simliklar bir yoki bir nechta fenol qoldiqlarini tutgan minglab birikmalarni sintezlashi mumkin. Bu birikmalarni uglerod skeletidagi uglerod ketonlari soniga qarab bir nechta guruhlarga bo'lish mumkin. Bulardan o'simliklar dunyosida keng tarqalgani fenol kislotalari va ksantinlardir.

Bulardan tashqari fenil tabiatli aldegid va spirtlar ham mavjud. Masalan, vanilin va salitsiloviy spirt. Vanilin vanulla o'simligidan, salitsil spirti esa toldan ajratib olingan.

Fenol birikmalarining sintezlanishi turlichadir. Masalan, benzoynol kislota trans-tsinnonol So-A ning B- oksidlanishidan hosil bo'ladi. Kumarin esa korichnoy kislotaning orto-gidroksillanishidan boshlab sintezlanadi. Bu reaksiyaning fermentlari membrana bilan bog'langan bo'lib xloroplastlardan topilgan.

Ksantinlar asosan, o'simliklarning ikki oilasi Dalachoydoshlar (choyo't, dalachoy) va Gazako'tdoshlar (erbaho, gazako't) oilasi vakillarida topilgandir. Ksantinlar erkin yoki glikozidlar holida yog'ochlik va ildizlarda uchraydi. Magniferin esa paporotniklarda va boshqa o'simliklarda ko'p uchraydi.

Fenollarning boshqa bir guruhi stelbenlar, o'simliklarda ABK singari o'simliklarning o'sish ingibitori hisoblanadi. Ular ko'proq qarag'aydoshlar (qoraqarag'ay) oilasi vakillarida uchraydi.

Flavanoidlar ko'proq o'simliklarda suvda eruvchan fenolproizvodselar shaklida uchrab qizil, qo'ng'ir-qizil va sariq ranglarda bo'lib, vakuolda yig'ilgan holatda uchraydi. Shuningdek, ular xloroplastlar va xromoplastlarda ham uchraydi.

Flavanoidlar fenilpropandan sintezlanadi. Flavanoidlarga o'simliklar rangiga ta'sir qiluvchi antotsianidlar, flavonollar, xolkonlar kiradi. Hozirgi kunda 20 turdan ortiq antotsionidlar ma'lum, ammo ulardan faqatgina 3 xili ko'proq tarqalgan. Ular selfinidin, sionidin va pelorgonidinlardir. Ular bir-birlaridan aromatik halqadagi gidroksil guruhlarning soni bilan farqlanadi. Antotsianlar o'simliklar bargi rangiga ta'sir qiluvchi birdan bir flavanoiddir. Ular yetuk barglari va kuzgi barglar rangida asosiy o'rinni tutadi. Shuningdek, kuzda o'simliklar bargi rangida terpenlarga (o'zlarida bir qancha S_5-larni tutgan) taalluqli karotinoidlar va ksantodinlar ham muhim o'rin tutadi.

Bir qancha iste'mol qiluvchi mevalar rangi ham antotsionlarga bog'liqdir. Bunga antotsionlarning miqdori muhim o'rin tutadi. Shuningdek, mevalarning rangida antotsionlarning metallar bilan (hosil qilgan) oqsillar bilan hosil qilgan komplekslari muhim o'rin tutadi.

Antotsionidlar asosan, degidroflavonollardan sintezlanadi. Lignanlar 1936-yilda fenilpropanoid dimerlarni nomlash uchun qo'llanilgan. Ular moyli o'simlik smolasida ko'p uchraydi. Lignanlar lignin moddasiga o'xshash bo'lsada, lignin kabi sintezlanmaydi.

O'simliklarda ikkilamchi metabolitlar minglab sintezlanishi mumkin. Ammo uzoq vaqt mobaynida ularning o'simlik organizmi uchun ahamiyati noma'lumligicha qolgan. Hozirgi vaqtda o'simliklardan 45000 va undan ortiq ikkinchi metabolizm birikmalari ajratib olingan.

O'simliklardagi 15–25% genlar undagi ikkilamchi metabolizm uchun xizmat qiladi. Umuman, ikkilamchi metabolitlar o'simliklarning muhit bilan munosabatida asosiy elementlardan biridir.

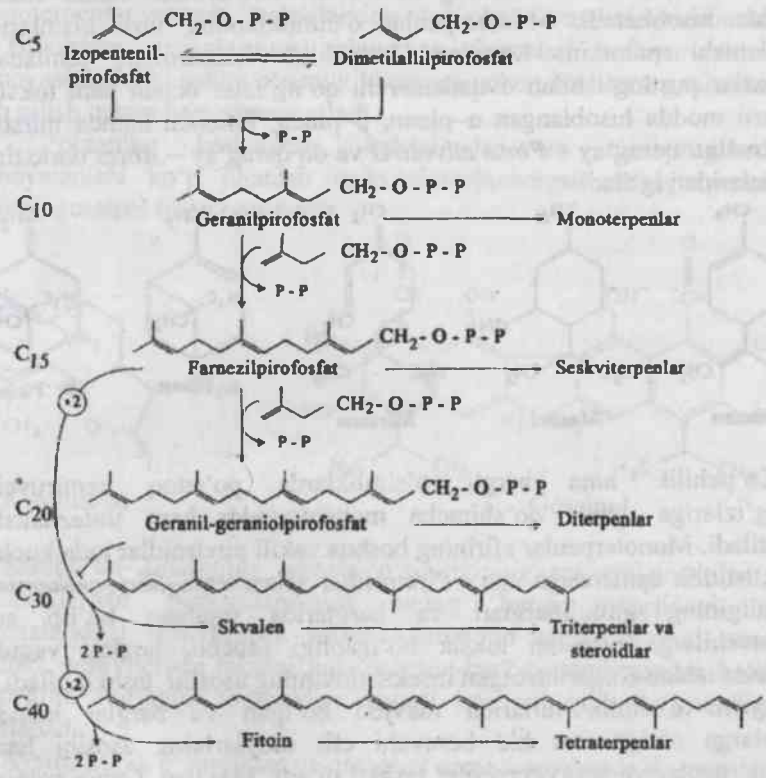
XVII.1. TERPENLAR

Terpenlar yoki terpenoidlar o'simliklardagi ikkilamchi birikmalarning nisbatan katta qismini tashkil qiladi, ya'ni ularning soni 25000 atrofida bo'lib oddiy holda suvda erimaydigan moddalardir. Terpenlarning asosini o'zida besh uglerod saqlovchi izopren tashkil qiladi. Shuning uchun ayrim hollarda ularni izoprenoidlar deb ham atashadi.

Hozirgi vaqtda terpenlar monoterpenlar (10 uglerodli), seskviterpenlar (15_3uglerodli), diterpenlar (20 uglerodli), triterpenlar va steroidlar (30 uglerodli), tetroterpenlar (8 molekula) izoprendan tashkil topgan va tarkibida 40 va undan ortiq uglerod saqlovchi politerpenlar farqlanadi.

Terpenlarning o'simlik organizmidagi vazifasi xilma xildir. Shuning uchun ham ayrim terpenlarni ikkilamchi emas, balki birlamchi metabolitlar qatnashuvchi moddalar sifatida qarash mumkin. Masalan, o'simliklarda o'stiruvshi gormon bo'lgan gibberellin diterpen hisoblansa, ingibitor gormon bo'lgan abtsiz kislotasi siskviterpendir. Shuningdek, o'simliklar membranasining muhim tarkibiy qismlaridan biri bo'lgan sitosterol triterpenlarga taalluqli bo'lsa, karotinoidlar tetraterpenlarning hosilasidir.

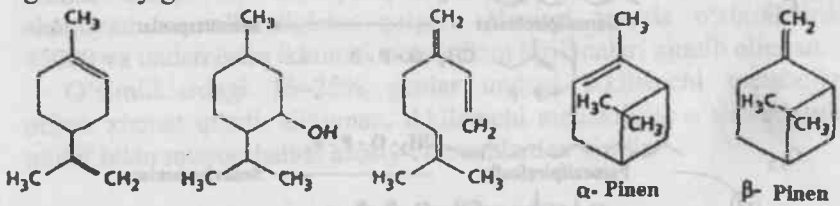
Yuqorida keltirilganidek, ko'pchilik terpenlar ikkilamchi metabolitlar bo'lib, o'simliklarning himoyalanishi uchun xizmat qiladi, ya'ni ular toksik birikmalar bo'lib ko'pchilik hasharotlar fitofag – hayvonlar uchun zaharlidir. Monoterpenlar hamda diterpenlar va ularning hosilalari bakteriotsidlik xususiyatiga ega bo'lgan efir moylarini hosil qiladi (Gershenzon, Sroteau, 1991).



Evolutsiya jarayonida o'simliklarda himoya vositasi sifatida ikkilamchi metabolitlar sintezlangani kabi fitofag – hayvonlarda ham ushbu moddalarga nisbatan moslashuv vujudga kelgan. Ayrim hayvonlar organizmida toksik-zaharli moddalarni detoksikatsiyalash, ya'ni organizmdan chiqarish mexanizmlari shakllangan. Bu o'z navbatida ushbu hayvonlarga boshqa tur hayvonlarga nisbatan oziqlanishda va yashashda ustunlik beradi.

Ayrim hasharotlar masalan, *monarx* kapalagi (*Asslepias spp.)* o'ziga xos bo'lsada tarkibida toksik moddalar mavjud o'simliklar bilan Masalan, sutlamadoshlar – *Euphorbiasea* oilasi vakillari bilan ovqatlanishi tufayli qushlar uchun zaharli bo'lgan steroid moddalar – kardenolidlarni to'playdi. O'simliklar hujayralarida sintezlanuvchi ikkilamchi birikmalar fitofaglar-o'simlikxo'rlarga nisbatan yaxshi himoya hisoblanadi.

Monoterpenlar va ularning dorivorlari hasharotlar uchun toksik modda hisoblanadi. Monoterpenlar o'simliklarning turli qismlarida to'planishi mumkin. Masalan, ko'pchilik hasharotlar, jumladan, daraxtlar pustlog'i bilan ovqatlanuvchi qo'ng'izlar uchun ham toksik-zaharli modda hisoblangan α–pinen, β–pinen, limonen hamda mirsten birikmalari qarag'ay – *Pinus silvestris* va oq qarag'ay – *Abies* daraxtlari organlarida yig'iladi.



Limonen **Mentol** **Mirtsen** **α- Pinen** **β- Pinen**

Ko'pchilik nina bargli o'simliklarda po'stloq kemiruvchi qo'ng'izlariga qarshi qo'shimcha monoterpenlar ham sintezlanishi kuzatiladi. Monoterpenlar efirining boshqa vakili piretroidlar juda kuchli insektistidlik samarasiga ega. Piretroidlar xrizantema–*Shrysanthemum* o'simligining gultojibarglari va barglarida topilgan bo'lib sut emizuvchilarga nisbatan toksik bo'lganligi sababli, hozirgi vaqtda sanoatda ishlab chiqarilayotgan insektistidlarning asosini tashkil qiladi.

Ayrim o'simlik turlarida mavjud bo'lgan va barglar hamda mevalarga o'ziga xos hid beruvchi efir moylarining asosini ham monoterpenlar va seskviterpenlar tashkil qiladi. Masalan, Osiyo yalpizi

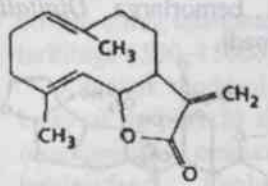
– *Mentho piperitha* o'simligidagi efir moylarining asosini tashkil etuvchi mentol va limondagi – *Sitrus limon* limonen terpenlari hasharotlarga nisbatan anchagina samarador toksik modda hisoblanadi.

Umuman ko'pchilik hollarda monoterpenlar barg yuzasi tukchalarida joylashganligi sababli o'simliklarda fitofaglarini cho'chituvchi toksik modda borligi haqida o'ziga xos xususiyat hisoblanadi. Masalan, monoterpenlar ko'pchilik hollarda o'simliklar barglari yuzasida tukli bezchalar holida joylashganligi sababli ushbu o'simliklarga fitofaglarni hujumi kamroq bo'lishiga sabab bo'ladi.

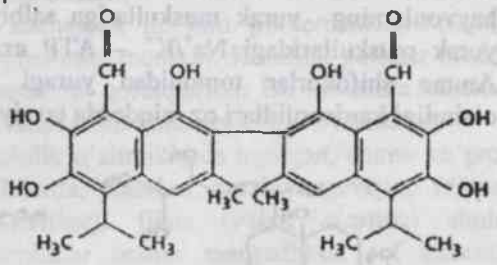
Monoterpenlarning yana bir xususiyati o'simliklarga fitofaglar hujum qilganda shu fitofaglar bilan oziqlanuvchi yirtqich hasharotlarni jalb qilishdir. Masalan, g'o'za va makkajo'xoriga fitofaglar hujum qilganda ularning to'qimalarida yirtqich hasharotlarni jalb qiluvchi monoterpenlar va seskviterpenlarning o'suvchan formalari sintezlanadi.

Binobarin terpenlarning uchuvchan formalari nafaqat o'simlik himoyasida, balki ushbu o'simlik himoyasi uchun boshqa organizmlarni jalb qilish uchun ham xizmat qiladi.

G'o'zaning hasharotlar, bakteriyalar va zamburug'lardan himoyalanishi ko'p jihatdan unda sintezlanadigan seskviterpenning dimeri, gossipol bilan bog'liqdir.



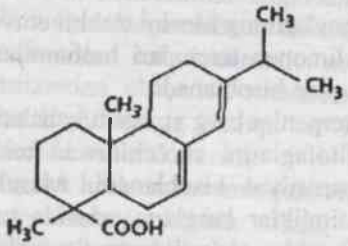
Kostunolid



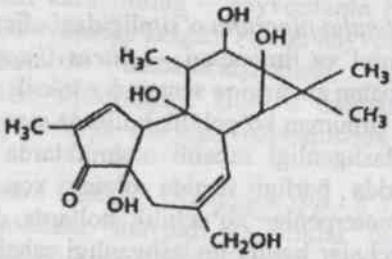
Gossipol

Sassiq tol–*Aelianthus annuus* o'simligining sut emizuvchilar va hasharotlardan himoyalanishida uning bargi yuzasidagi tuk bezchalaridagi seskviterpen laktoni-kostunolid asosiy o'rinni tutadi. Chunki, seskviterpen laktoni juda achchiq-badbuy tamli modda bo'lib, ko'pchilik fitofaglar tomonidan deyarli iste'mol qilib bo'lmaydigan darajadadir.

Ayrim tropik o'simliklar va qarag'ay daraxti smolasida diterpenlar – abiet kislotasi mavjud.



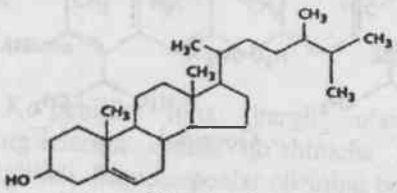
Abiet kislotasi



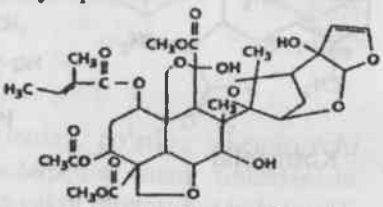
Forbol

Sutlamachoydoshlar (*Euphorbiaseae*) oilasi vakillari diterpenlarga xos forbol efirini sintezlaydi. Agar biz ushbu oila vakillari tanasi sutini qo'limiz yoki tanamiz yuzasiga tomizsak terimizni qattiq qichishtira boshlaydi. Diterpenlarning forbol formalari tibbiyotda sut emizuvchilarda suniy ravishda rak chaqirish uchun qo'llaniladi. Chunki, u organizm ichkarisiga tushsa juda zaharli ta'sir ko'rsatadi. Bu ham o'z navbatida o'simliklarning sut emizuvchi-fitofaglardan himoyalanishiga yordam beradi.

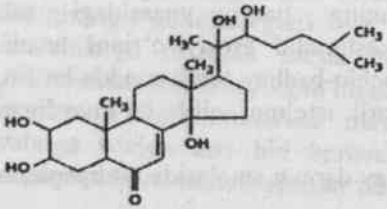
O'simliklarda umurtqali hayvonlar uchun juda zaharli hisoblangan triterpenlar, Masalan, kardenolidlar va saponinlar ham sintezlanishi mumkin. Ushbu ikkilamchi moddalar inson hamda umurtqali hayvonlarning yurak muskullariga salbiy ta'sir qiladi. Chunki, ular yurak muskullaridagi Na^+/K^+ – ATP azalarning ishiga ta'sir qiladi. Ammo shifokorlar tomonidan yuragi kasal bemorlarga *Digitalis* o'simligi kardenolidlari oz miqdorda tavsiya qilinadi.



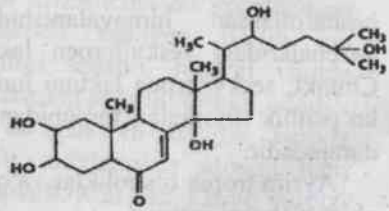
Sitosterol



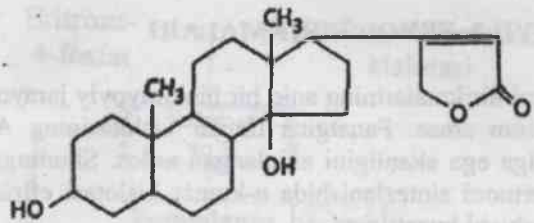
Azadiraxtin



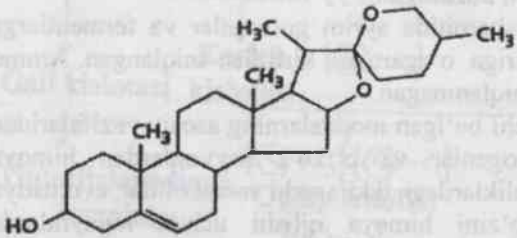
Ponasteron A



a – Ekdizon



Digitoksigenin

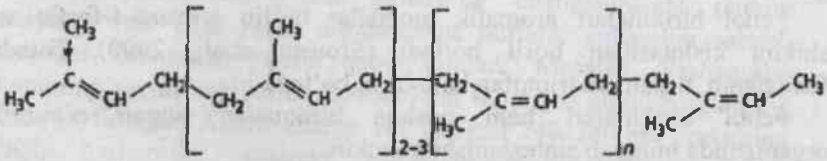


Yamogenin

Terpenlarning boshqa bir vakili saponinlar o'z ichiga steroid va triterpen glikozidlarni oladi. Ularning toksik xususiyati shundaki, saponinlar tarkibida lipidlarda eruvchi triterpen hamda suvda eruvchi qand elementlari mavjud va ular ditergentlik xususiyatga egaligi tufayli hujayra membranasi tuzilishini buzadi.

Hozirgi vaqtda fanga anchagina ma'lum politerpenlarga (C_5H_8) kauchuk moddasini misol qilishimiz mumkin. Kauchuk polimer modda bo'lib, uning monomeri izopentinil qoldiqlaridir. Bir molekula kauchuk tarkibiga 1500–15000 dona izopentinil qoldiqlari kirishi mumkin.

Kauchuk moddasi ko'pchilik o'simliklarda topilgan, ammo ko'proq kauchuk to'plovchi o'simliklarda, masalan, braziliya geveyasi (*Hevea brasiliensis*), manixot (*Manihot*), fikus (*Fikus elastika*) shular jumlasidandir. Ushbu o'simliklar texnik maqsadlarda sof kauchuk olishda ishlatiladi.



Kauchukning formulasi.

XVII.2. FENOL BIRIKMALARI

Hozirgi vaqtda fenol birikmalarining aniq bir biokimyoviy jarayonda qatnashishi to'la ma'lum emas. Faqatgina linular kislotasining ABK fitogormoni xususiyatiga ega ekanligini aniqlangan xolos. Shuningdek, metionindan etilen gormoni sintezlanishida n-kumar kislotasi efirining kofaktor sifatida qatnashishi kuzatilgan.

Fenollarning in vitro sharoitida ayrim gormonlar va fermentlarga ta'siri hamda ularning ta'siriga o'zgartirish kiritilish aniqlangan. Ammo in vivo sharoitida bu hol aniqlanmagan.

Kelib chiqishi ikkilamchi bo'lgan moddalarning asosiy vazifalaridan biri o'simliklarni fitopatogenlar va o'txo'r hayvonlardan himoya qilishdir. Binobarin, o'simliklardagi ikkilamchi metabolitlar evolustiya davomida ularning o'z-o'zini himoya qilishi uchun hujayralarda sintezlangan birikmalardir.

Ayrim o'simliklarda o'txo'r hayvonlar, kasallik qo'zg'atuvchi bakteriyalar, zamburug'lar va hasharotlarga qarshi ishlab chiqarilgan ikkilamchi metabolitlarning odamlar organizmi uchun zaharliligi tufayli bu o'simliklarni inson tomonidan istemol qilinishini ham yo'q qilinishiga olib kelgan.

Hozirda insonlar tomonidan oziq-ovqat sifatida iste'mol qilinadigan madaniylashtirilgan o'simliklar va ularning mevalari tarkibidagi ayrim zararli ikkilamchi metabolitlar seleksiya tufayli bartaraf etilgan.

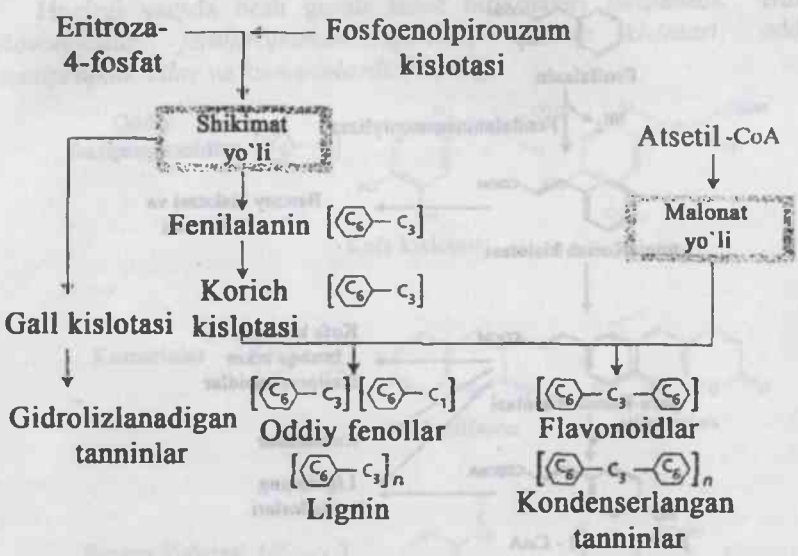
Umuman o'simliklarning ikkilamchi metabolizmi qatnashuvchi metabolitlarni shartli ravishda uch guruhga bo'linishi mumkin. Bular terpenlar, fenollar va azot saqlovchi kabi ikkilamchi metabolit birikmalarning sintezlanishidir.

Terpenlar izoprenning hosilasi bo'lib, astetil-CoA va mevalon kislotasi yoki glikoliz jarayonining asosiy birikmalaridan bo'lgan 3-R-glisterin kislotasi va piruvatdan hosil bo'lishi mumkin.

Fenol birikmalari aromatik moddalar bo'lib eritroza-4-fosfat va shikim kislotasidan hosil bo'ladi (Sroteau et.al., 2000). Bunda fenilalanin, tirozin va triptofan ham hosil bo'ladi.

Fenol birikmalari ham boshqa birikmalar singari o'simlik organizmida minglab sintezlanishi mumkin.

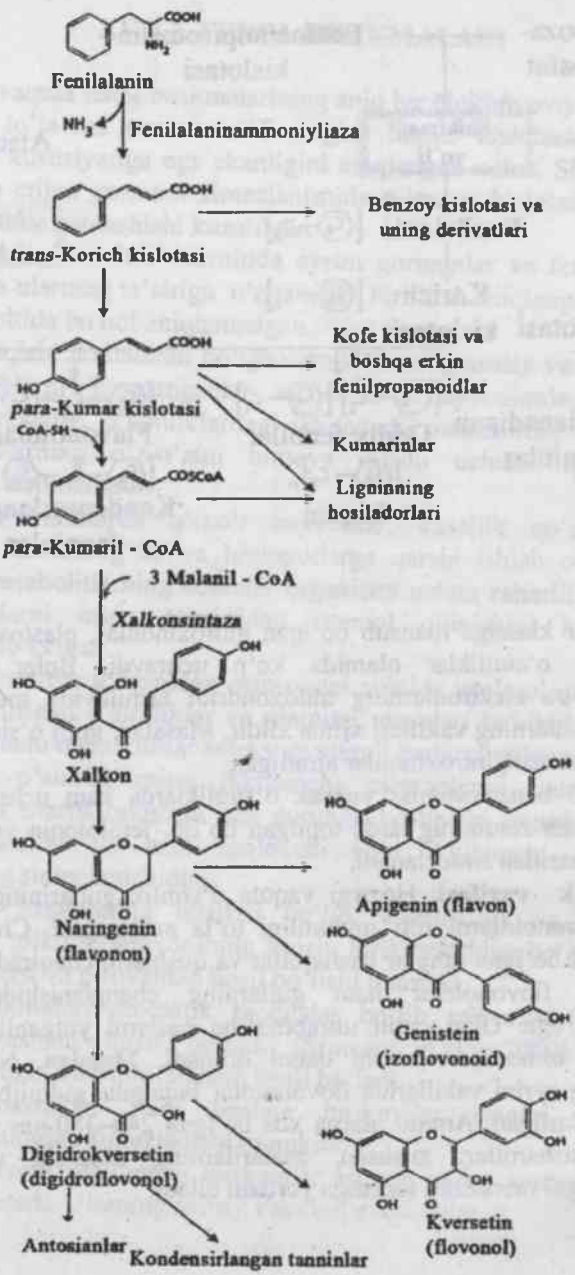
Azot saqlovchi ikkilamchi birikmalar asosan, ayrim amino-kislotalardan sintezlanadi. Ularning asosiy vakillari alkaloidlar.



Xinonlar klassiga mansub bo'lgan gidroxinonlar, plastoxinonlar va ubixinonlar o'simliklar olamida ko'p uchraydi. Bular fotosintez jarayonida va elektronlarning mitoxondriol tashiluvida muhim o'rin tutadi. Xinonlarning vakillari xilma xildir. Masalan, gulli o'simliklardan 200 donadan ortiq introxinonlar ajratilgan.

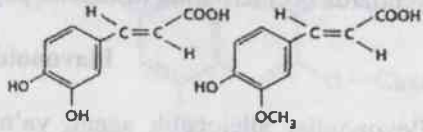
Ammo benzoxinonlar yuksak o'simliklarda kam uchraydi. Ular ko'proq tuban zamburug'larda topilgan bo'lib, fenilolonin yoki astetil-CoA birikmasidan sintezlanadi.

Ekologik vazifasi. Hozirgi vaqtda o'simlik gullarining changlanishida flovonoidlarni roli muhimligi to'la aniqlangan. Chunki, ular tufayli hosil bo'lgan ranglar hasharotlar va qushlarni chaqiradi. Rangsiz flovan va flovonoidlar ham gullarning changlanishida muhim ahamiyatga ega. Ular yaqin ultrabinafsha nurlarni yutganligi sababli hasharotlar tomonidan yaxshi qabul qilinadi. Masalan, Nashagullar turkumining ayrim vakillarida flovonoidlar faqatgina gultojibarglarning asosida joylashgan. Ammo ularga xos bo'lgan 240–380 nm nurlarning yutilishi hasharotlar, xususan, asalarilarning urug'chi va nektar joylashgan gul markazini topishga yordam qiladi.


Fenilalanin
NH_3
Fenilalaninammoniyliaza
Benzoy kislotasi va uning derivatlari
trans-Korich kislotasi
Kofe kislotasi va boshqa erkin fenilpropanoidlar
para-Kumar kislotasi
CoA-SH
Kumarinlar
Ligninning hosiladorlari
para-Kumaril - CoA
3 Malanil - CoA
Xalkonsintaza
Xalkon
Naringenin (flavonon)
Apigenin (flavon)
Genistein (izoflovonoid)
Digidrokversetin (digidroflovonol)
Kversetin (flovonol)
Antosianlar
Kondensirlangan tanninlar

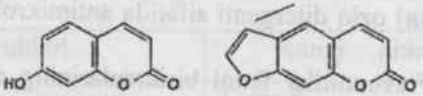
Hozirgi vaqtda besh guruh fenol birikmalari farqlanadi. Bular *flavonoidlar, fenilpropanoid spirtlar, benzoy kislotasi*, oddiy *fenilpropanoidlar va kumarinlardir*(C_6–C_3).

Oddiy fenilpropanoidlar [C_6–C_3]



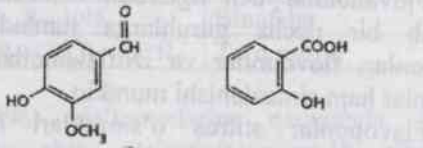
Kofe kislotasi **Ferul kislotasi**

Kumarinlar [C_6–C_3]



Umbelliferon **Psoralen**

Benzoy kislotasi hosilalari [C_6–C_1]



Vanilin **Salitsil kislotasi**

Kumarinlar

O'simliklarning zamburug'lar va hasharotlardan himoyasida terpenlar, fenol birikmalaridan tashqari furan kumarinlari ham alohida o'rin tutadi. Furan kumarinlar o'z tarkibida kumarindan (C_6–C_1) tashqari furan halqasini ham tutadi.

Furan kumarinlarning toksik ta'siri shundaki, ular quyosh yorug'ligining 320–400 nm to'lqin uzunligi ta'sirida, pirimidan asoslari bo'lgan stitozin va timin bilan birikib DNK zanjiriga kirish va transkripstiya jarayonini to'xtatish xususiyatiga ega. Bu esa o'z navbatida hujayraning halokatiga olib keladi.

Furan kumarinlar ayniqsa ziradoshlar (*Apiaseae*) oilasining petrushka (*Petroselium satium*), selder (*Apium graveolens*), pasternak (*Postinase sativa*) turlari vakillarida ko'plab uchraydi. Furan kumarinlar o'simliklarda stress holatlarida muqobil holatdagiga nisbatan 100 va undan ortiq marotaba ko'payishi mumkin. Ushbu hol o'simliklarga

patogenlarning ta'siri ostida ham bo'lishi mumkin. Patogen bilan zararlangan o'simlikni ushlaganda selderey yig'uvchilar va sotuvchilarda qo'l terilarida toshmalar paydo bo'lishi mumkin.

Flavonoidlar

Flovonoidlar allelopatik agent, ya'ni o'simlik birikmalariga ta'sir qiluvchi ekskretor moddalar sifatida ham ta'sir qilishi mumkin. Masalan, eman daraxti tarkibidagi salistil kislotasi. Shuningdek, flovonoidlar (tonin) oziq ditergenti sifatida antimikrob agenti vazifasida qatnashishi mumkin.

Flavonoidlar fenol birikmalarining eng katta sinfini tashkil qiladi. Ularning asosiy skeleti 15 atom ugleroddan iborat bo'lib ikkita aromatik halqa (C_6), 3 dona ($C_6 - C_3 - C_6$) uglerod atomi bilan birikkandir.

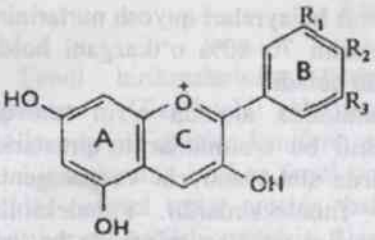
Flovanoidlar uch uglerodli uchastkasining oksidlanish darajasiga qarab bir necha guruhlarga jumladan, flavononlar, antostianlar, flovonlar, flovonollar va izoflavonollarga bo'linadi. Flovonoidlardan taninlar ham sintezlanishi mumkin.

Flavononlar stitrus o'simliklari mevalarida ko'plab uchraydi. Masalan, greyfrut po'chog'ida naringenin uchrasa, apelsin va mandarin po'chog'ida gesperidin mavjud. Ushbu flavononlar tami jihatidan bir-biridan farq qiladi. Masalan, naringenin achchiq tamga ega bo'lsa, gesperidinda bunday xususiyat yo'q.

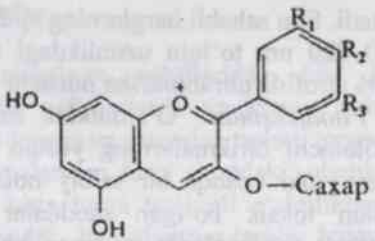
Antostianlar o'simliklarga asosiy rang beruvchi modda hisoblanadi hamda gullarning changlanishi va mevalarning tarqalishida asosiy o'rinni tutadi. Umuman olganda, antostianlar gullar, barglar va mevalarga turli-tuman rang beruvchi moddadir. Antostianlar karotinoidlardan farqli o'laroq to'qimalarga kengroq spektrda, ya'ni qizg'ish rangdan qora-binafsha ranggacha berishi mumkin.

Antostianlar 1961-yilda nemis biokimyogari R.Vilshtetter tomonidan ochilgan. Antostionlarning fotosintetik pigmentlardan asosiy farqlaridan biri shuki, ular odatda, glikozidlar shaklida vakuolada joylashgan. Antostionlarning anglikonlari antostianidinlar deyiladi.

O'simliklarda bir vaqtning o'zida bir nechta antostian uchrashi mumkin. Masalan, kartoshkaning guli va mevasida antostianlarning 10 formasi uchraydi.



Antostionidin



Antostionidinni tuzilishi

Antostionidlar	R– guruhlari	Rangi
Pelargonidin	R_2–OH	Zangori
Stianidin	R_1–OH, R_2–OH	Siyoh
Delfinidin	R_1–OH, R_2–OH, R_3–OH	Och siyoh
Peonidin	R_1 – OCH_3, R_2 -OH	Binafsha
Petunidin	R_1–OCH_3,R_2–OH,R_3–OCH_3	To‘q pushti

M.N.Zaprometovning (1996) ma’lumotlariga qaraganda, fenol birikmalari nisbatan ko‘proq choy o‘simligining yosh nihollari barglarida bo‘ladi. Choy o‘simligi fenol birikmalari asosini katexin va proantostianidlardan tashkil topgan flavonoidlar tutadi.

Flavonoid birikmalarning keng tarqalgan birikmalaridan biri *katexin* moddasidir. Katexinlarga xos xususiyatlardan asosiysi ularning gall kislotasi bilan birikishi va tanninlarning gidrolizlanichidan hosil bo‘ladigan monomer-efir moddalarini hosil qilishidir. Katexinlar ko‘pchilik mevalarda Masalan, olma, nok, gilos, behi va shaftolida anchagina miqdorda uchraydi. Katexinlar choy o‘simligi yosh barglarida quruq og‘irlikka nisbatan 30% atrofida bo‘lishi mumkin.

Flavonlar va flavonollar odatda, sariq rangli bo‘lib, glikozidlar holida bo‘ladi. Nisbatan keng tarqalgan flavonlarga petrushka va xrizantema gullarida mavjud bo‘lgan apigenin bug‘doy, sholi va beda o‘simligidagi tristin birikmasini misol qilish mumkin. Flavonollarga esa o‘simliklardagi kempferol, kverstetin va miristetin birikmalarini misol qilishimiz mumkin.

Flavon va flavonollarning eng muhim vazifalaridan biri bu o‘simlik to‘qimalarini, xususan, epidermal to‘qimalarini quyosh nurlarining ultrabinafsha spektrlaridan himoya qilishdir. Chunki, flavon va flavonollar yorug‘likning nisbatan qisqa to‘lqinli (280–320 nm) nurlarini

yutadi. Shu sababli barglarning epidermis hujayralari quyosh nurlarining 360–720 nm to'lqin uzunlikdagi nurlarini 70–80% o'tkazgani holda, 95% atrofida ultrabinafsha nurlarni tutib qoladi.

Fitoaleksinlar. O'simliklar immunitetida alohida o'rin tutuvchi ikkilamchi birikmalarning yorqin vakili bu o'simliklar to'qimalarida stress yoki boshqa bir salbiy holatlarda sintezlanuvchi va patogenlar uchun toksik bo'lgan moddalar – fitoaleksinlardir. Fitoaleksinlar sog'lom to'qimalarda umuman bo'lmasligi yoki oz miqdorda bo'lishi mumkin. Fitoaleksinlarning asosini 80% atrofida izoflavonoidlar va 20% atrofida terpenoidlar tashkil etadi.

Tanninlar

Tanninlar o'simliklarda 1796-yilda aniqlangan. Tanninlarning molekulyar massasi 500–3000 Da atrofida bo'lib, teri oshlashga juda qulaydir. Ularda fenol birikmalarining gidroksil guruhlari bo'lganligi tufayli oqsillar bilan ko'plab bog'lar hosil qilish xususiyatiga ega. O'simliklarda taninlar miqdori nisbatan kam, ammo ayrim o'simliklarda ularning hissasi 45% bo'lishi mumkin. Masalan, stezolpinin o'simligida taninlarning miqdori 40% va undan ortiq bo'lishi mumkin. Shuni aytib o'tish lozimki, fenol tabiatli moddalarning polimer formalari ham mavjud. Xuddi shunday dubil moddalariga bo'lgan tanin va lignin birikmasini ham misol qilishi mumkin.

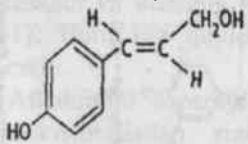
Tanninlarning o'zi ham ikki tipda, ya'ni gidrolizlanadigan va kondensirlangan holda bo'lishi mumkin. Kondensirlangan tonninlar katexin yoki antostianidinsimonlarning polimeri bo'lib faqatgina flavon tipdagi fenollardan hosil bo'lishi mumkin. Gidrolizlanadigan tanninlar geterogen polimerlar bo'lib, asosan, fenol kislotalari xususan, gall kislotasi va monosaxaridlardan tashkil topgan. Ular suyultirilgan kislotalarda ham yengil gidrolizlanishi mumkin.

Tanninlar hali pishmagan mevalarning yuzida ko'plab uchraydi. Taninlar ham evolustiya jarayonida o'simliklarda himoya vositasi sifatida shakllangan. Ular o'txo'r hayvonlar oshqozonida oqsillar bilan vodorod va kovalent bog'lar hosil qilib hazm qilish jarayonini buzadi. Bundan tashqari fenol birikmalari ayrim o'simlik fermentlari ta'sirida oksidlanishi va oqsillarning CH va NH_2 guruhlariga faol ta'sir qiluvchi toksik xinonlarni ham hosil qilishi mumkin.

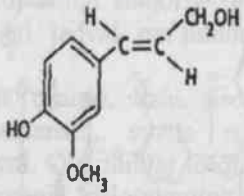
Ligninlar

Fenol birikmalarining keng tarqalgan vakillaridan biri bu ligninlardir. Ular kuchli «shoxlangan» polimerlardir va asosan, uchta fenilpropanoid spirtlar: kaniferil, para-kumar va sinondan tashkil topgan.

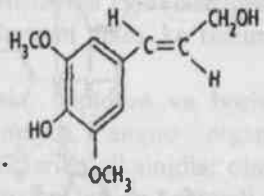
Ligninlarning boshqa fenol birikmalaridan farqi shundaki, ularning tarkibi nafaqat turlar orasida, balki bitta turga taalluqli o'simliklarda ham har xil bo'lishi mumkin. Shuningdek, ligninlarning tarkibi hujayra devori qavatlarida va organlar darajasida ham farqlanishi mumkin (Lewisea., 1999).



Para-kumar spirti



Koneferil



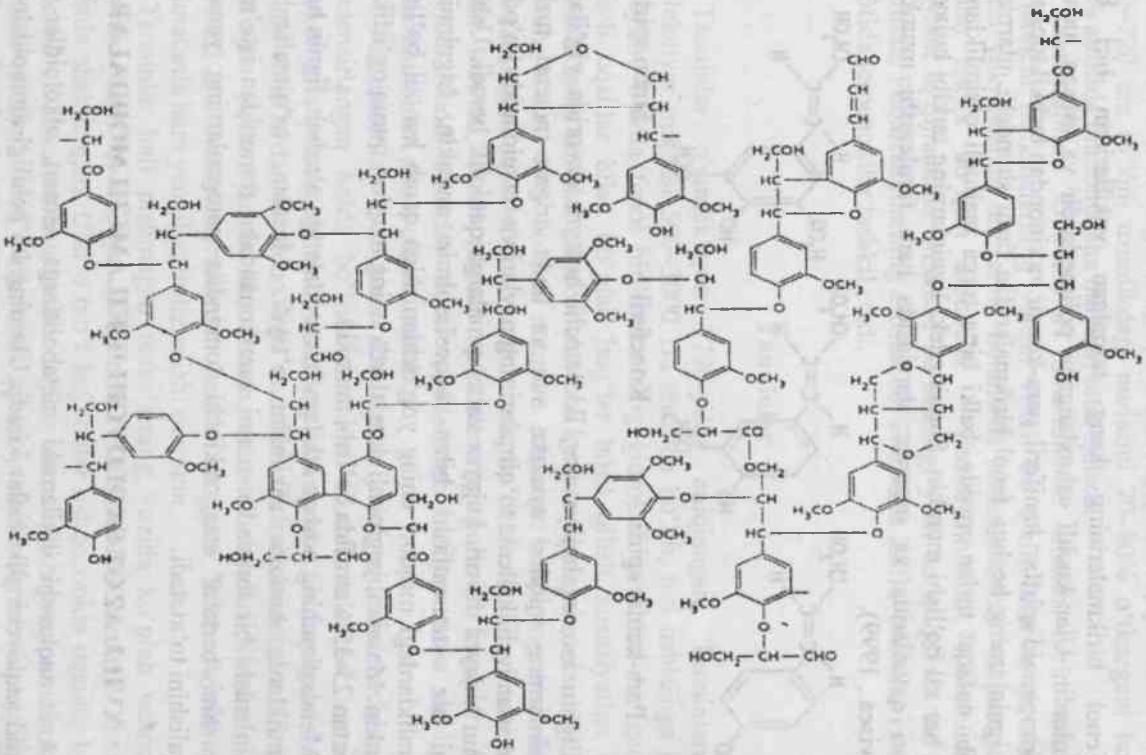
Sinon spirti

Lignin asosan, hujayraning ikkilamchi hujayra devorida yig'iladi. Ligninlarning miqdori ayniqsa, suv va unda erigan mineral tuzlar harakatlanuvchi ksilema to'qimalarining naylari va traxeidlarida ko'pdir. Lignin hujayra devori, hujayra va to'qimalarga qattiqlik beradi. Ushbu holni biz «stementlash» bilan taqqoslashimiz mumkin. Ligninning o'simliklardagi miqdori uning yog'ochlanishiga qarab har xil bo'lishi mumkin. Masalan, yog'ochli daraxtlarda uning miqdori quruq og'irlikka nisbatan 25-35% atrofida bo'lishi mumkin.

Metabolizmning boshqa ikkilamchi moddalariga o'xshab, lignin ham o'simliklarda himoya vazifasini o'taydi. Masalan, to'qimalarning ligninlanishi bir tomondan ularni zararkunandalar tomonidan iste'mol qilinishini bartaraf etsa, ikkinchi tomondan patogenlarning yanada tarqalishini to'xtatadi.

XVII.3. AZOT SAQLOVCHI IKKILAMCHI MODDALAR

Azot saqlovchi ikkilamchi metabolitlarga asosan, alkoloidlar va stianid saqlovchi glikozidlar kiradi. Ularning ko'pchiligi aminokislotalardan sintezlanadi, hamda odamlar va hayvonlar organizmiga farmakologik ta'sir etadi. Ularning ayrimlari zaharli ta'sir ko'rsatishi ham mumkin.



Fagus sylvatica **o`simligi lignini molekulasining qisman formulasi (Nimz,1974)**

XVIII. ALKALOIDLAR

Azot saqlovchi ikkilamchi moddalarda eng ko'p uchraydigan bu alkaloidlardir. Alkaloid so'zi birinchi bor 1819-yilda nemis farmakologi S.F.Meissner tomonidan qo'llanilgan. U o'simliklar tarkibidagi ikkilamchi azot saqlovchi birikmalarning ishqoriy xususiyatiga ega ekanligini va ularni ishqorlar (alkali) tarkibiga kiritib qo'yishni oldini olish uchun alkaloid terminini taklif qilgan.

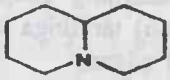
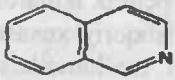
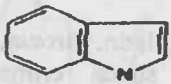
Alkaloidlar tarkibidagi azot ko'pchilik hollarda geterostiklik halqada joylashadi va ularning kupchiligi ishqoriy xususiaytga ega (Hartmann, 1991). Buni biz quyidagi jadval ma'lumotlaridan ham ko'rishimiz mumkin.

Alkaloidlar asparagin, ornitin, lizin, tirozin, triptofon va boshqa aminokislotalardan sintezlanadi, suvda erimaydi, ammo organik erituvchilarda yaxshi eriydi. O'simliklar to'qimalarida alkaloidlar olma, limon, vino va boshqa organik kislotalarning tuzlari holida uchraydi va suvda yaxshi eriydi.

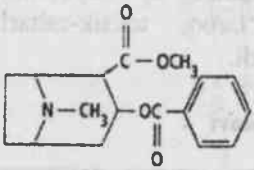
Shuni aytib o'tish lozimki, o'simliklarda alkaloidlarning mavjudligi aniqlanganligiga 200 yilga yaqin bo'lsada ularning fiziologik roli haqida bir fikrga kelingani yo'q. Ammo ko'pchilik olimlarning fikricha, alkaloidlarning asosiy qismi o'simliklarni o'txo'r hayvonlardan himoyalanishga qaratilgandir. Masalan, alkaloidlar mavjud bo'lgan lyupin *Lupinus*, isfarak–*Delphinium* kabi o'simliklar bilan oziqlangan uy hayvonlari nobud bo'lishi ham mumkin. Chunki, uy hayvonlari o'zlarining yovvoyi ajdodlaridan farqli o'laroq, toksik-zaharli o'simliklardan qocholmaydi, ya'ni ularni tanimaydi.

Alkoloidlarning asosiy tiplari

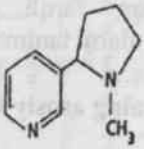
Alkaloidlarning tiplari	Tuzilishi	Kelib chiqishi	Vakili
Pirrolidin		Ornitin	Nikotin
Tropan hosilalari		Ornitin	Atroin kokain

Piperidin guruhi		Lizin yoki atsetat	Konin
Pirrolizidin guruhi		Ornitin	Retrorsin
Xinolizidin guruhi		Lizin	Lupinin
Izoxinolinlar		Tirozin	Kodein, morfin
Indol hosilalari		Triptofan	Rezerpin, strixnin

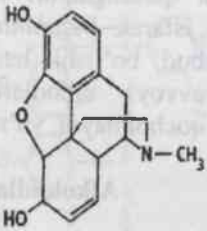
Ayrim o'simliklar tarkibida bir nechta alkaloidlar ham uchrashi mumkin. Masalan, ko'knori – *Papaver somniferum* o'simligida morfin, kodein va papaverin uchraydi. Alkaloidlar insonlarga ham toksik ta'sir qilishi mumkin. Biz bularga morfin, kodein, efedrin, nikotin kabi alkaloidlarni misol qilishimiz mumkin.



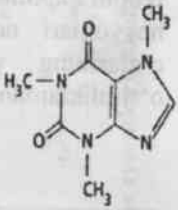
Kokain



Nikotin



Morfin



Kofein

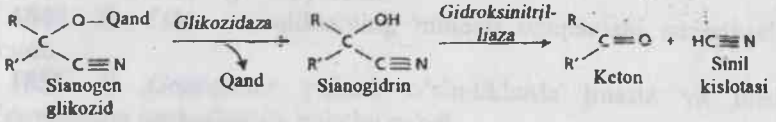
Alkaloidlarning insonlar va hayvonlarga toksik ta'siri turlichadir. Masalan, alkaloidlarning ayrimlari nerv tizimiga ta'sir qilsa, boshqalari membranada moddalar almashinuviga, oqsillar sinteziga, fermentlar faolligiga va boshqa hayotiy muhim jarayonlarga ta'sir qilishi mumkin. O'simliklar tarkibida uchraydigan alkaloidlardan nikotin, kofein va kokain birikmalarini farmakologiya sanoatida qo'llaniladi.

XVIII.1. SIANOGEN GLIKOZIDLAR VA GLUKOZINOLITLAR

O'simliklarda alkaloidlardan tashqari boshqa bir azot saqlovchi moddalar ham topilgan. Ularni ayrim hollarda prototoksin yoki fitoantisininlar ham deyiladi. O'simliklardagi ushbu birikmalar ularni hayvonlardan bevosita himoyalanishida asosiy o'rinni tutadi.

Sianogen glikozidlar va glukozinolitlar tabiiy holda faol emas, ya'ni latent holatida bo'ladi va toksik ta'sirga ega emas. Chunki, ushbu prototoksinlar va ularni gidrolizlovshi fermentlar hujayraning turli kompartmentlarida masalan, vakuolada va stitoplazmada, hattoki har xil to'qimalarda ham joylashishi mumkin. O'simliklar fitofaglar tomonidan mexanik zararlanganda fitoantisininlarning o'zlariga mos fermentlar bilan ta'siri natijasida toksik birikmalar hosil bo'ladi.

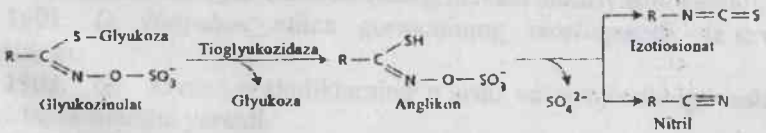
S.S.Medvedevning (2004) ma'lumotlariga qaraganda 2000 tur o'simliklar shikastlanganda yoki zararlanganda stianid vodorod ajratishi mumkin. O'simliklar to'qimalari zararlanganda stianogen glikozidlar o'zlarining fermentlari ta'sirida yuqori darajada zaharli HSN gaziga aylanadi. Ushbu jarayon glikozidaza va gidroksinitrilliaza fermentlari ishtirokida ikki bosqichda ketadi.



Sianogen glikozidlar o'simliklar olamida keng tarqalgan va ko'proq dukkakdoshlar, ranoguldoshlar hamda ayrim boshoqdoshlar oilasi vakillarida uchraydi.

O'simliklarda uchraydigan prototoksinlarning ikkinchi vakili – glukozinolotlar birinchi bor butguldoshlar-Crusiferae oilasi vakillarida topilgan. Glukozinolotlar ham stianogen glikozidlar kabi ularni gidrolizlovchi fermentlardan alohida joylashgan.

O'simlik to'qimalari zararlanganda ulardan uchuvchan toksik moddalar, xususan, izotiostinotlar va nitrillar ajraladi.



O'simliklarda glukozinolotlar o'rganish bo'yicha ko'pgina izlanishlar raps – Brassisa rapys ekinida bajarilgan. Bizga ma'lumki, raps ko'pchilik mamlakatlarda o'simlik moyi uchun yetishtiriladi.

Binobarin genetik va selekstionerlarning asosiy vazifalaridan bari – tarkibida glukozinolotlar kam bo'lgan raps urug'ini yetishtirishdir.

NAZORAT SAVOLLARI

1.Terpenlar va ularning vazifalari.
2.Fenol birikmalari va ularning vazifalari.
3.Kumarinlar va ularning vazifalari.
4.Flavonoidlar va ularning vazifalari.
5.Tanninlar va ularning vazifalari.
6.Ligninlar va ularning vazifalari.
7.Alkaloidlar va ularning vazifalari.
8.Sianogen glikozidlar va ularning vazifalari.

O'SIMLIKLAR FIZIOLOGIYASI RIVOJLANISHI TARIXINING KETMA-KETLIGI

1634. *Ya.B.Van Gelmont* o'simliklar organik masasini qurish uchun suvdan foydalanadilar degan fikrga kelgan.

1727. *S.Geyls* o'simliklar tanasi bo'ylab suvning harakatini ildiz bosimi va transpiratsiya tufayli bo'lishini ko'rsatdi.

1771. *Dj.Pristli* o'simliklarning yorug'likda kislorod ajratishini tasdiqladi.

1782. *J.Senebe* o'simliklarning yorug'likda CO_2 yutishini uglerodli oziqlanish deb atagan.

1797-1804. *N.Sossyur* o'simliklarda nafas olish jarayonini ochdi.

1804. *J.Senebe* o'zining besh tomlik «Phisiologie vegetale» asarida o'simliklar fiziologiyasining predmeti va vazifalarini asoslab o'simliklar fiziologiyasini mustaqil fan darajasiga ko'tardi.

1806. *T Nayt geotropizm* hodisasini yozib qoldirgan.

1817. *P.Pelte va J Kvantu* barglardan yashil pigmentni ajratishgan va *xlorofill* deb atashgan.

1838-1839. *T. Shvann va M. Shleyden* o'simliklar va hayvonlarning hujayra tuzilishi nazariyasini yaratdi.

1840. *Yu. Libix* o'simliklarning mineral oziqlanishi nazariyasini yaratdi.

1851. *V. Gofmeyster* yuksak o'simliklarda jinssiz va jinsiy ko'payishning navbatlanishi holatini ochdi.

1859–1880. *Sh. Darvin* o'simliklar evolutsiyasi asoslarini yaratib, gullash fiziologiyasi, geterotrof oziqlanish, haraktlanish va qo'zg'alish fiziologiyasini asoslab bergan.

1862. *Yu. Saks* kraxmalning fotosintez mahsuloti ekanligini ko'rsatdi.

1877. *V. Pfeffer* o'simliklar hujayralarida osmos hodisasini o'rganib, osmos qonunlarini yaratdi.

1880. G. *Gelrigel* dukkakli o'simliklardagi azotfiksatsiyalash xususiyati tuganak bakteriyalar bilan bog'liq ekanligini ko'rsatdi.

1897. *A. Bax* biologik oksidlanishning perekis nazariyasini yaratdi.

1901. *D. Nelyubov* etilen gormonining morfogenetik ta'sirini asoslagan.

1903. *G. Krebs* o'simliklarning o'sishi va rivojlanishiga tashqi ta'sirlar ta'limotini yaratdi.

1920. *U. Garner va G. Allard* fotoperiodizm hodisasini ochishdi.

1926. *E. Myunx* moddalarning uzoqqa tashiluvi mexanizmi sifatida floemalar bo'ylab «bosim tufayli oqim» gipotezasini yaratdi.

1926–1928. *N. Xolodno'y va F Vent* tropizmning gormonal nazariyasini yaratishdi.

1930–1940. G. *Fisher* xlorofill «a», «b» ning tuzilishi formulasini aniqlagan.

1931–1932. *F. Uayt va R. Gotre* o'simliklarning izolirlangan to'qimalarini yaratish uslubini ishlab chiqishgan.

1933-1935. *G. Embden, O. Meyergof va Ya. Parnas* glikoliz va bijg'ish jarayonlarining muhim oraliq mahsulotlarini aniqlashgan.

1937. *G. Krebs* limon kislotasi siklini (Krebs siklini) yaratdi.

1937. *R. Xill* elektronlar akseptori mavjudligida xloroplastlar suspenziyasiga yorug'lik ta'sirida kislorod ajralishini kuzatishgan.

1937–1939. G. *Kalkar va V. Belitser* oksidlanishli fosforirlanish hodisasini ochishdi.

1937–1941. *K. B.van Nil* fotosintez jarayonida CO_2 emas, balki N_2O parchalanishini ko'rsatdi.

1938. *T. Yabuta* gibberellinni sof-kristall holatda ajratib olgan.

1946–1956. *M. Kalvin* fotosintez jarayonida uglerod aylanishining asosiy yo'lini (Kalvin sikli) tajribalar asosida isbotlab berdi.

1943–1957. *R. Emerson* tajribalar asosida fotosintez jarayonida ikkita pigmentlar tizimi qatnashishini isbotlagan (Emerson effekti).

1946–1956. *X. Bortnik va S Xendriks* qizil va uzun qizil nurlarning morfogenetik ta'sirini o'rganishib fitoxromni ochishgan.

1954. *D. Arnon* va lining o'quvchilari fotofosforirlanish hodisasini isbotlashgan.

1955. *F. Skug* o'simlik hujayralari va to'qimalari bo'linishiga kinetinning ta'sirini o'rganishgan.

1957. *G. Kornberg va G. Krebs* nafas olishning glioksalat siklini aniqlashgan.

1960. *R, Vudvord va M. Shtrel* xlorofill molekulasi sintezini amalgam oshirishdi.

1961–1966. *P. Mitshel* oksidlanishli fosforirlanishning kimyoosmotik nazariyasini ishlab chiqishgan.

1963–1965. *F. Eddikot va F. Uoring* abstsizinni(ABK) ochishgan.

1966. *M. Xetsh i K. Slek* fotosintezning S_4 yo'lini tajribalarda asoslashgan.

QISQARTIRILGAN SO'ZLAR

ABK – abstsiz kislotasi	PUK – pirouzum kislotasi
AG – Goldji apparati	PTS – plastotsianin
ATF – adenizintrifosfat kislotasi	RDF – ribulozo–l,5–difosfat
ADF – adenozindifosfat kislotasi	RNK – ribonuklein kfslotasi
AMF –adenozinmonofosfat kislotasi	iRNK – informatsion RNK
GA – gibberellinlar	rRNK – ribosomalRNK
GAs – gibberellin kislotasi	tRNK – tashuvchiRNK
GDG – glutamatdegidrogenaza	CoA – koenzim A
GS – glutaminsintetaza	CoQ – koenzim Q
GTS – glutaminsinteza	TPF – tiaminpirofosfat
GDF – guanozindifosfat	UDF – uridindifosfat
GTF – guanozintrifosfat	UTF – uridintrifosfat
DNK – dezoksiribonuklein kislotasi	UDFG – uridindifosfatglukoza
IMK – indolmoy (yog') kislotasi	R_n, RJ – anorganik fosfat (ortofosfat)
ISK– indolilsirka kislotasi	FAD – flavinadenindinukleotid
MDG – malatdegidrogenaza	FGA – fosfoglitserinaldegid
MP – membrana potensiali	FGK – fosfoglitserin kislotasi
NAD–nikotinamidadenindinukleotid	Fd – ferrodoksin
NADN – nikotinamidadenindinukleotic (qaytarilgan)	FDA – fosfodioksiatseton
NADF – nikotinamidadenindinuk-leotidfosfat	FGK – fosfoglitserin kislotasi
$NADFN_2$ – degidronikotinamidadenin	FEP – fosfoenolpirouzum kislotasi
NOPY – nafas olishning pentozofosfat yo'li	FMN – flavinmononukleotid
(NADFN) – dinukleotidfosfat	FT I – birinchi fototizim
NOK – nafas olish koeffitsiyenti	FT II – ikkinchi fototizim
	TS_k – sitokini
	ER – endoplazmatik to'r (retikulum)
	ETZ – elektron tashuvchi zanjir

FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR

1. Алёхина Н.Д., Болнокин Ю.В., Гавриленко В.Ф. Физиология растений М.: «Академия». 2007. 640 с.

2. Бавтуто Г.А., Еремина В.М., Жигар М.П. Атлас по анатомии растений Учеб.пособие для вузов. Минск. «Ураджай», 2001. –146 с.

3. Бекназаров Б.Д., Валиханов М.Н. Особенности активации пирофосфатазы хлопчатника ионами магния. Физиология растений. 2006. том 53. №1. 54-59 с.

4. Бекназаров Б.О., Валиханов М.Н. Свойства неорганической пирофосфатазы хлопчатника II М. Прикладная биохимия и микробиология, 2007. том 43, №2. 172-177 с.

5. Берёзина Н.А., Афансьева Н.Б. Экология растений М.: "Академия", 2009. 400 с.

6. Бутенко Р. Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. 35-е Тимирязевское чтение. –М.: «Наука», 1975. 51 с.

7. Вахмистров Д. Б. Пространственная организация ионного транспорта в корне. 49-е Тимирязевское чтение. –М.: «Наука», 1991. 48 с.

8. Геннис Р. Биомембраны: Молекулярная структура и функции. Пер. с анл.-М.: «Мир», 1997. 624 с.

9. Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. –М.: «Мир». 1986. (Т.1. 392 с., Т.2. 312 с.).

10. Гэлстон А., Дэвис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. –М.: «Мир», 1983. –549 с.

11. Гамалей Ю. В. Эндоплазматическая сеть растений. 53-е Тимирязевское чтение. СПб.: «Наука», 1994. 80 с.

12. Головко Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: «Наука», 1999. 204 с.

13. Жолкевич В. Н., Гусев Н. А., Капля А. В. и др. Водный обмен растений. –М.: «Наука», 1989. 256 с.

14. Запрометов М. Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения. 56-е Тимирязевское чтение. –М.: «Наука», 1996. 45 с.

15. Кнорре Д.Г., Мызина С.Д. Биологическая химия. М.: «Высшая школа». -2000. 479 с.

16. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.Л. Физиология растений: –М.: «Высшая школа» 2005. 736 с.

17. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов растений. –М.: «Наука» 1976. 646 с.

18. Кабагпа-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. –М.: «Мир», 1989. 438 с.

19. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. –М.: «Мир», 1978. 368 с.

20. Кулаева О. Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка. 41-е Тимирязевское чтение. –М.: «Наука», 1982. 83 с.

21. Лебедев С.И. Физиология растений. –М.: «Агропромиздат», 1988. 544 с.

22. Лорхер В. Экология растений. – М.: «Мир». 1978. 185 стр.

23. Лутова Л. А. Биотехнология высших растений. СПб.: Изд-во СПбУ, 2003. 227 с.

24. Медведев С.С. Университета. 2004. 336 с.

25. Макроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. «Академия». 2006. 448 с.

26. Плакунов В.К. Основы энзимологии. – М.: «Логос». 2001. 128 с.

27. Полевой В.В. Физиология растений. –М.: «Высшая школа», 1989. 464 с.

28. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л. Изд-воЛГУ, 1991. 229 с.

29. Рубин Б.А. Курс физиологии растений. –М.: «Высшая школа» 1976. 576 с.

30. Романов Г. А. Рецепторы фитогормонов // Физиол. раст. 2002. Т. 49, № 1. 615-625 с.

31. Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. М.: «Наука», 1989. 203 с.

32. Саламатова Т. С., Зауралов О. А. Физиология выделения веществ растениями. –Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 149 с.

33. Семихатова О. А., Чиркова Т. В. Физиология дыхания растений. Изд-во СПбГУ, 2001, 220 с.

34. Усманов И. Ю., Рахманкулова З. Ф., Кулагин А. Ю. Экологическая физиология растений. –М.: «Логос», 2001. 223 с.

35. Хўжаев Ж.Х. Ўсимликлар физиологияси. –Т.: «Меҳнат» 2004. 224-б.

36. Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во СПбУ, 2002. 240 с.

37. Шевелуха В. С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. – М.: «Колос», 1992. 593 с.

MUNDARIJA

So'z boshi 3
Kirish 4
O'simliklar fiziologiyasining qisqasha tarixi 6

I. **O'SIMLIK HUJAYRASINING TUZILISHI VA FUNKSIYALARI**

I.1.O'simlik hujayrasining tuzilishi 10
I.2. Yuksak o'simliklarning organlari, to'qimalari va funksional tizimlari 34
I.3. O'simlik hujayrasining kimyoviy tarkibi 35

II. **O'SIMLIKLARDA BOSHQARILUV VA INTEGRATSIYA TIZIMLARI**

II.1. Fermentlar faolligining regulatsiyasi 41
II.2. Regulatsiyaning genetik tizimi 42
II.3. Membranalar regulatsiyasi, trofik regulatsiya 43
II.4. Regulatsiyaning gormonal tizimi 45
II.5. Elektrofiziologik regulatsiya 61
II.6. Integratsiyaning organizm darajasi 63

III. **BIOENERGETIKANING ASOSIY TUSHUNCHALARI**

III.1. Hujayraning energetik sikli, energiyaning qayta o'zgartirishi va adenilat sistemasi 74

IV. **O'SIMLIKLARDA SUV ALMASHINUVI**

IV.1. Suvning o'simlik hayotidagi o'rni 77
IV.2. Suvning hujayradagi taqsimoti 89
IV.3. Turgor va plazmoliz.....93
IV.4. Hujayraning so'rish kuchi, suvning shimilishi va harakati.....94
IV.5. Tuproq tarkibidagi suvning xillari 96
IV.6. Ildiz sistemasi va suvning so'rilishi 96
IV.7. Ildizlarning suv so'rishi 101
IV.8. Tashqi muhit omillarining suvning so'rilishiga ta`siri 105
IV.9. Transpiratsiya'ning boshqariluvi 105
IV.10. O'simliklarda suvning muvozanati.....108
IV.11. Turli ekologik guruh o'simliklarida suv almashinuvi xususiyatlari 114

IV.12. O'simliklarni sug'orishning fiziologik asoslari 116
IV.13. Antitranspirantlar.....119
IV.14. Sug'oriladigan dehqonchilikning fiziologik asoslari.....120

V. FOTOSINTEZ FIZOLOGIYASI

V.1. Fotosintezning yorug'lik bosqichi 128
V.2. Fotosintezda karbonat angidridning o'zgartirilishi yo'llari ...149
V.3. Yorug'likda nafas olish va glikolat kislotasi metabolizmi 154
V.4. Fotosintez jarayoni boshqariluvining endogen mexanizmlari.....158
V.5. Fotosintez ekologiyasi 160

VI. FOTOSINTEZ FIZIOLOGIYASI

VI.1. Fotosintezning yorug'lik bosqichi.....175
VI.2. Fotosintezda karbonat angidridning o'zlashtirilish yo'llari.....181
VI.3. Yorug'likda nafas olish va glikolat kislotasi metabolizmi.....189
VI.4. Fotosintez jarayoni boshqariluvining endogen mexanizmlari.....192
VI.5. Fotosintez ekologiyasi.....197
VI.6. Fotosintezning kunlik va mavsumiy jadalligi.....203
VI.7. Fotosintez va hosildorlik.....204

VII. NAFAS OLISH JARAYONI, UNING MODDALAR ALMASHINUVIDAGI O'RNI VA KIMYOSI

VII.1. Uglevodlar dissimilatsiyasining asosiy yo'llari (Glikoliz va krebs sikli) 220
VII.2. Aerob nafas olish (Kreb sikli) 223
VII.3. Nafas olishning Glioksilat va Pentozafosfat yo'li 228
VII.4. Nafas olish ekologiyasi 253

VIII. O'SIMLIKLARNING GETEROTROF OZIQLANISH USULLARI

VIII.1. Hasharotxo'r o'simliklarning oziqlanishi 267
VIII.2. Organik moddalar hisobiga geterotrof oziqlanishi 268

IX. O'SIMLIKLARDA MODDALARNING UZOQQA TASHILUVI

IX.1. Ksilemalardagi tashiluv 284
IX.2. Floemadagi tashiluv 289

X. MODDALARNING AJRALISHI

X.1. O'simliklarda maxsus ajratmalar tizimining faoliyat.....298

XI. O'SIMLIK HAJAYRALARINING ONTOGENEZI VA HUJAYRA TUZILMALARINING BIOGENEZI

XI.1. Oqsillar va nuklein kislotalarning sintezi 306
XI.2. Hujayra tuzilmalarining biogenezi va o'z-o'zini qurishi 319
XI.3. O'simlik hujayrasi ontogenezining fazalari 327

XII. O'SIMLIKLARNING O'SISHI VA RIVOJLANISHI

XII.1. Yuksak o'simliklarning ontogenezi bosqichlari 337
XII.2. Urug'larda zaxira moddalarning yig'ilishi 344
XII.3. Yuvenil bosqich 353
XII.4. Barg va poya'ning shakllanishi hamda o'sishi 358
XII.5. O'simlilarning rivojlanishi, korrelativ o'sish 370
XII.6. O'simliklarning o'sishiga tashqi muhit omillarining ta'siri.....376
XII.7. O'simlikshunoslikda sintetik o'sish regulatorlarini qo'llash.....379

XIII. O'SIMLIKLARNING KO'PAYISH FIZIOLOGIYASI

XIII.1. Yopiq urug'lilarning jinsiy ko'payishi 386
XIII.2. Jins determinatsiyasi 389
XIII.3. O'simliklarning vegetativ ko'payishi 397
XIII.4. O'simlikshunoslikda vegetativ ko'payishning qo'llanilishi.....401
XIII.5. O'simliklarning izolirlangan hujayra va to'qimalari kulturasi.....402

XIV. O'SIMLIKLARNING HARAKATLARI

XIV.1. Hujayra ichki harakatlari 408
XIV.2. Yuqorigi o'sish 410
XIV.3. O'sish harakatlari 411
XIV.4. Tropizm va nastiyalar 413

XIV.5. Harakatlanish usullarining evolutsiyasi 422

XV. O'SIMLIKLAR CHIDAMLILIGI FIZIOLOGIYASI ASOSLARI

XV.1. O'simliklar chidamliligi va himoyalanish fiziologiyasi 424
XV.2. O'simliklarni issiqqa va qurg'oqchilikka chidamliligi 431
XV.3. O'simliklarning qurg'oqchilikka moslashuvi.....435
XV.4. O'simliklarning past haroratga chidamliligi 443
XV.4.1. O'simliklarning qishga chidamliligi va qichki-bahorgi davrda tuproq, ob-havo sharoitlarining ta'siri 448
XV.5. O'simliklarning sho'rlanishga chidamliligi 467
XV.6. O'simliklarning gazlarga chidamliligi 475
XV.7. O'simliklarning kislorod yetishmasligiga chidamliligi 478
XV.8. O'simliklarning radiatsiyaga chidamliligi 484

XVI. O'SIMLIKLARNING PATOGENLAR VA FITOFAGLARDAN PIMOYALANISHI

XVI.1. O'simliklarning kasalliklarda chidamliligi.....493
XVI.2. Turlarga xos immunitet 494
XVI.3. O'simliklardagi o'ta sezgir jarayonlar 495
XVI.4. O'simliklarda hosil qilingan tizimli immunitet 501
XVI.5. O'simliklarning fitofaglarga chidamliligi 503

XVII. O'SIMLIKLARNING IKKILAMCHI METABOLIZMI

XVII.1. Terpenlar 508
XVII.2. Fenol birikmalari 514
XVII.3. Azot saqlovchi ikkilamchi moddalar 521

XVIII. ALKALOIDLAR

XVIII. 1. Sianogen glikozidlar va glukozinolitlar.....525
O'simliklar fiziologiyasi rivojlanishi tarixining ketma-ketli.....527
Qisqartirilgan so'zlar 529
Foydalanilgan adabiyotlar 530

B.O.BEKNAZAROV

O'SIMLIKLAR FIZIOLOGIYASI

Toshkent – «Aloqachi» – 2009

Muharrir: M.Mirkomilov
Texnik muharrir: A.Moydinov
Musahhih: M.Hayitova
Kompyuterda sahifalovchi: N.Hasanova

Bosishga ruxsat etildi 25.09. 2009. Bichimi 60x84 $^{1}/_{16}$.
«Timez Uz» garniturasi. Ofset bosma usulida bosildi.
Shartli bosma tabog'i 22,5. Nashriyot bosma tabog'i 33,5.
Tiraji 1000. Buyurtma № 142.

«Aloqachi matbaa markazi» bosmaxonasida chop etildi.
100000, Toshkent shahri, A.Temur ko'chasi, 108-uy.

25000 c

11

ISBN 978-9943-326-42-2