

**ЎЗБЕКИСТОН РЕСПУБЛИКАСИ ОЛИЙ ВА ЎРТА МАХСУС  
ТАЪЛИМ ВАЗИРЛИГИ**

**Ж.Х.ХЎЖАЕВ**

**ЎСИМЛИКЛАР  
ФИЗИОЛОГИЯСИ**

*Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта махсус таълим  
вазирлиги томонидан дарслик сифатида тавсия этилган*

Дарсликда ўсимликлар физиологияси фанининг ривожланиш тарихи, босқичлари, ҳужайранинг тузилиши, кимёвий таркиби, органоидлари, уларда кечадиган ҳаётий жараёнлар аҳамияти, биоэнергетиканинг асосий тушунчалари, биологик тизимлардаги энергия манбалари, фосфорланиш, донор-акцептор тизими ва биомембраналарнинг роли таҳлил этилган. Фотосинтез моҳияти, нафас олиш жараёнининг аҳамияти, ўсимликларнинг сув режими, уларнинг илдиз орқали озиқланиш жараёнлари, танасидаги зарурий минерал элементларнинг миқдори, уларга бўлган талаб, ўзлаштириш механизми, физиологик аҳамияти, табиий тупроқларнинг унумдорлиги, ўғитлаш тизими, усуллари ва муддатлари мисоллар асосида ёритилган. Айниқса, ўсимлик гормонлари, уларнинг ҳосил бўлиши, турлари, тузилиши, кимёвий таркиби, физиологик аҳамияти ва бошқалар кўрсатилган. Физиологик фаол сунъий моддалар, ўсимликларнинг тиним ҳолатлари, ҳаракатлари ва уларнинг физиологик асослари талқин этилган. Физиологик жараёнларни тасвирлашда Ўзбекистон ҳудудида етиштирилаётган қишлоқ хўжалик экинлари, экологик муҳит ва бошқаларга асосланилган. Ўзбек тилида тайёрланган ушбу дарсликдан олий ўқув юртлари биология факултетлари ҳамда қишлоқ хўжалик институтлари талабалари ва академик лицейларининг ўқитувчилари фойдаланишлари мумкин.

*Тақризчилар:* **И.Х.Ҳамдамов** — биология фанлари доктори, профессор;  
**М.И.Икромов** — Ўзбекистон Республикаси фан арбоби,  
биология фанлари доктори, профессор;  
**С.Отақов** — Тошкенг Давлат аграр университети доценти.

19060000-5  
X \_\_\_\_\_ эълонсиз, 2004  
M359(04)-2004

ISBN 5-8244-1616-8

© «ЎАЖБНТ» Маркази, 2004 й.

© «Mehnat» нашриёти, 2004 й.

## КИРИШ

Ўсимликлар физиологияси ўсимликлар танасида содир бўладиган ҳаётий жараёнлар, мураккаб қонуниятлар ва ҳодисалар занжирини ўрганувчи фандир. Фотосинтез, нафас олиш, сув режими ва тириклик асосини ташкил этувчи бошқа ҳаётий кечинмаларни ўрганиш, таҳлил қилиш ва уларни одам учун фойдали томонга ўзгартириш, яъни юқори ва сифатли ҳосил олиш мазкур фаннинг асосий вазифаси ҳисобланади. Шу маънода ўсимликлар физиологияси агрономия фанларининг назарий асосини ташкил этади. Чунки физиология соҳасида эришилган ҳар бир ютуқ ўсимликшуносликда ҳам янги муваффақиятларга сабаб бўлади. Айниқса, кейинги йилларда бу соҳада эришилган ижобий натижалар: сувдан тежамкорлик билан фойдаланиш мақсадида суғориш ишларини тартибли йўлга қўйиш, минерал ва органик ўғитлардан самарали фойдаланиш, ўсиш ва ривожланишни бошқариш, ташқи шароитнинг ноқулай омилларига ўсимликлар чидамлилигини ошириш каби ишларнинг ҳаммаси ўсимликлар физиологиясининг ютуқларига асослангандир.

К.А.Тимирязев ўсимликлар физиологиясининг мақсади ўсимлик танасидаги ҳаётий ҳодисаларни ўрганиш ва тушуниш ҳамда шу йўл билан ўсимлик организми киши хоҳишига қараб ўзгариши, ундаги ҳодисаларни тўхтата олиш ёки аксинча, рўй беришга мажбур қилиш, хуллас, ўсимликни киши ихтиёрига бўйсундиришдан иборат, деб ёзган эди.

Ўсимликлар физиологиясида асосий иш усули тажрибадир. Физиолог ўсимлик ҳаёти ҳақида етарли даражада аниқ ва тўла тасаввур олиш, унга хос бўлган қарама-қаршилиқларни очиш, уларни ўсимлик танасининг умумий ривожланишида қандай аҳамиятга эга эканлигини аниқлаш мақсадида лаборатория ва дала амалиёти усулларидан фойдаланади. Ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиш қонуниятларини табиий шароитда ўрганишда комплекс кузатишлар олиб бориш катта аҳамиятга эга. Чунки ўсимлик ҳаётини табиий омиллар таъсирисиз тасаввур этиб бўлмайди. К.А.Тимирязев айтганидек, физиолог экспериментал ёки назарий тушунчага эга бўлиш учун ҳаётий ҳодисаларнинг таҳлили билангина қаноатлана олмайди, у организм тарихини ҳам ўрганиши керак.

Ўсимликлар физиологияси ботаника фанлари қаторига кириши билан бирга, ҳайвонлар физиологияси, биокимё, биофизика, молекуляр биология, микробиология, кимё, физика каби фанлар билан ҳам чамбарчас боғлиқдир, уларнинг ютуқларидан фойдаланади, ўз навбатида уларга таъсир этади. Кейинги йилларда кимё ва физика фанларининг замонавий усуллари: хроматография нишонли атомлар, электрон микроскопия,

электрофорез, дифференциал центрифугалаш, спектрофотометрия, рентгенузилма таҳлили ва бошқалардан фойдаланиш натижасида физиология фанида жуда катта ютуқларга эришилди. Бу усулларни қўллаш туфайли ўсимлик ҳужайрасининг мураккаб тузилиши, ҳужайра органоидларининг тузилмаси ва физиологик функциялари, ҳужайранинг моддаларни ўзлаштириш ва ажратиб чиқариш жараёнида мембраналарнинг аҳамияти ва бошқалар бирмунча пухта ўрганилди. Айниқса, ўсимликлар танасида қувватини тўплаш ва сарфлаш ҳақидаги тушунчалар кенгайди. Чунки ёруғликнинг электромагнит энергиясини органик моддалар таркибидаги эркин кимёвий қувватга айлантириш ва тўплаш яшил ўсимликларнинг энг муҳим таснифий хусусиятидир. Бу хусусияти билан яшил ўсимликлар табиатдаги барча бошқа тирик организмлардан фарқ қилади ва Ер юзида ҳаётнинг барқарорлигини таъминлайди. С.П.Костичев (1872-1931) “Агар яшил барг бир неча йилга ишлашни тўхтатса, Ер юзидаги барча жонзот, жумладан, инсоният ҳам нобуд бўлади”, деган эди.

Ҳозирги вақтда биологиянинг турли соҳалари орасида ўсимликлар физиологияси алоҳида ўрин тутади. Янги-янги навлар яратишда, уларнинг ҳосилдорлигини оширишда, ҳосил сифатини яхшилаш ва сақлашда мазкур фаннинг аҳамияти йилдан-йилга ортиб бормоқда.

Ўсимликлар физиологияси XVII-XVIII асрларда ва XIX асрнинг бошларида мустақил фан сифатида шаклланди. Дастлаб италиялик олим М.Малпиги (1675), инглиз Р.Гук (1665) ўсимликларнинг микроскопик тузилиши ҳақидаги таълимотни яратдилар. 1727 йилда инглиз ботаниги С.Гейлс ўзининг “Ўсимликлар статикаси” асарида бирқанча физиологик тажрибаларнинг натижаларини якунлаб, ўсимликларда икки хил оқимнинг мавжудлигини, яъни сув ва озуқа моддаларнинг пастдан юқорига ва юқоридан пастга қараб оқишини тасдиқлади. Ўсимликларда сувни ҳаракатга келтирувчи куч илдиз босими ва транспирация эканлигини исботлади.

Инглиз Д.Пристли (1771), голландиялик Я.Ингенхауз (1779), швецариялик олимлар Ж.Сенебе (1782) ва Т.Соссюр (1804) бир-бирларининг ишларини тўлдириш натижасида ўсимликларда фотосинтез жараёнининг мавжудлигини очдилар. Яъни ёруғликда яшил ўсимликлар карбонат ангидритни ўзлаштириб, углеродли бирикмаларни тўплаш хусусиятига эга эканлиги аниқланди.

Ўсимликлар физиологияси тарихида 1800 йил бурилиш йили ҳисобланади. Чунки шу йили Ж.Сенебенинг беш томлик “Ўсимликлар физиологияси” китоби чоп этилди ва у ўсимликлар физиологиясининг мустақил фан сифатида туғилиши ва келажакдаги ривожланишига асос солди. Ж.Сенебе “Ўсимликлар физиологияси” атамасини таклиф этиш билан чегараланиб қолмасдан, бу фаннинг асосий вазибаларини, предмети ва усулларини аниқлаб берди.

Россияда ўсимликлар физиологияси XIX асрнинг иккинчи ярмидан ривожлана бошлади. Унга А.С.Фаминцин (1835-1918) ва К.А.Тимирязев (1848-

1920) асос солдилар. А.С.Фаминцин (1867) Петербург университетиди мустақил ўсимликлар физиологияси кафедрасини ташкил этди ва 1887 йилда ўсимликлар физиологиясидан биринчи ўқув китобини ёзди. Унинг асосий илмий изланишлари фотосинтез ва ўсимликлардаги модда алмашинув жараёнларини аниқлашга қаратилган эди. А.С.Фаминцин тажрибалар натижасида сунъий ёруғликда ҳам карбонат ангидрид ўзлаштирилиб, крахмал ҳосил бўлишини кўрсатди.

А.С.Фаминцин ўша даврда чор Россияси Фанлар академияси тизимидаги ягона ўсимликлар анатомияси ва физиологияси лабораториясининг раҳбари эди. Шу лабораторияда 1892 йилда Д.И. Ивановский вирусларни кашф этди. 1903 йилда эса М.С.Цвет ўсимлик пигментлари ва уларга яқин бўлган табиий бирикмаларни ажратиш учун хромотография усулини ишлаб чиқди. Бу усул ёрдамида у хлорофиллни биринчи бўлиб хлорофилл “а” ва хлорофилл “б” га ажратди.

Ўсимликлар физиологияси соҳасида Москва мактабининг ташкилотчиси К.А.Тимирязев бўлди. У 1870-1892 йилларда Петров деҳқончилик ва ўрмон академиясининг (ҳозирги К.А.Тимирязев номидаги Москва қишлоқ хўжалик академияси) ва 1878-1911 йилларда Москва университетининг профессори бўлиб ишлади. Олим янги физик ва кимёвий усулларни қўллаш натижасида фотосинтезнинг муҳим қонуниятларини аниқлашга муваффақ бўлди, хлорофиллнинг физикавий ва кимёвий хоссаларини ўрганишга катта ҳисса қўшди. Фотосинтез ёруғлик жадаллигига, спектрал таркибига ва қуёш ёруғлигининг энергиясига боғлиқ эканлигини аниқ тажрибалар орқали исботлади. К.А.Тимирязевнинг “Ўсимликлар ҳаёти” (1878), “Чарлз Дарвин ва унинг таълимоти” (1883), “Ўсимликлар физиологиясининг юз йиллик натижаси” (1901), “Ўсимликлар физиологияси ва деҳқончилик” (1906) ва бошқа асарлари ўсимликлар физиологияси фанининг ривожланишида алоҳида аҳамиятга эга.

Ўсимликлар экологик физиологиясига асос солган олимлардан бири Н.А.Максимовдир (1880-1952). У ўзининг шогирдлари (И.И.Туманов, Ф.Д.Сказкин, В.И.Разумов, Б.С.Машков, Л.И.Джапаридзе, В.Г.Александров, И.В.Красовская ва бошқалар) билан биргаликда ўсимликларнинг қишнинг ноқулай омиллари таъсирига, қурғоқчиликка чидамлилиги физиологияси, ўсиш ва ривожланиш, сунъий ёруғликда ўсиш каби жараёнларнинг назарий асосларини ишлаб чиқди.

XX асрнинг биринчи ярмидан ўсимликлар физиологияси янада тезроқ ривожланди. Мураккаб физиологик жараёнларнинг биокимёвий механизмлари ўрганила бошланди. Жумладан, фотосинтез (М.С.Цвет, 1903; Р.Хилл, 1937; М.Калвин, 1948-1956; Р.Эмерсон, 1943-1957; Д.И.Арнон, 1954; М.Д.Хетч ва К.Р.Слек, 1966 ва бошқалар) ва ўсимликларнинг нафас олиши (В.И.Палладин, 1912; С.П.Костичев, 1912-1927; Г.А.Кребс, 1937; Г.Калкар ва В.А.Белицер, 1937-1939; Л.Корнберг, 1957; П.Митчел, 1961-1966 ва бошқалар) ўрганилди. Ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиш жараёнларини идора қилувчи моддалар – фитогормонлар-

нинг очилиши ва ўрганилиши жуда катта ютуқ бўлди (М.Г.Холодный ва Ф.Вент, 1926-1928; Ф.Кегел, 1934-1935; М.Х.Чайлахян, 1937; Т.Ябута, 1938; С.Скуг, 1955; Ф.Эддикотт ва Ф.Уоринг, 1963-1965).

Дастлаб А.С.Фаминцин раҳбарлигида ташкил этилган ўсимликлар анатомияси ва физиологияси (кейинчалик биокимё ва ўсимликлар физиологияси) лабораторияси таркибида 1934 йили Москвада ўсимликлар физиологияси институти ташкил этилди. Институтга 1936 йилда К.А.Тимирязев номи берилди ва у ўсимликлар физиологиясини ўрганиш соҳасидаги энг йирик ва ягона марказга айланди. Таниқли олимлар А.А.Курсанов, М.Х.Чайлахян, П.А.Генкел, Ю.В.Ракитин, Р.Г.Бутенко, А.А.Ничипорович, И.И.Туманов, А.Т.Макроносос ва бошқаларнинг илмий фаолиятлари шу институт билан боғлиқ. Ҳозирги пайтда эса Киев, Минск, Новосибирск, Кишинёв, Душанбе каби шаҳарларда ҳам ўсимликлар физиологияси ва биокимёси институтлари бор. Барча университетларда ўсимликлар физиологияси кафедралари мавжуд.

Ўзбекистонда ўсимликлар физиологияси мустақил фан сифатида 1920 йил Ўрта Осиё давлат университетининг ташкил этилишидан кейин (Тошкентда) ривожлана бошлади. Университетда ўсимликлар физиологияси ва биокимёси кафедраси ташкил этилди.

Кейинчалик Самарқанд давлат университети ташкил этилгандан сўнг ўсимликлар физиологияси ва микробиология кафедраси очилди. Бу кафедралар ҳозир ҳам мавжуд. Улар ўсимликлар физиологияси фанининг ривожланишига катта ҳисса қўшмоқдалар.

Ўзбекистон шароитида фитофизиологлар (А.В.Благовешенский, Н.Д.Леонов, В.А.Новиков, В.Шардаков, Н.А.Тодоров, М.Х.Ибрагимов, Н.Н.Назирова, С.С.Абаева, М.А.Белоусов, Х.Х.Енилеев, А.Имомалиев ва бошқалар) биринчи навбатда, гўза ва бошқа ўсимликларнинг ҳаётий жараёнларини кенг ўрганиб, назарий ва амалий хулосалар чиқардилар. Ҳозирги вақтда Ўзбекистон ФА тизимидаги илмий текшириш институтлари (экспериментал биология, ботаника), Қишлоқ хўжалик Академияси ва бошқа илм даргоҳларида академик-профессорлар тинмай изланиш ишларини олиб бормоқдалар. Умуман, республикамизда ўсимликлар физиологияси фани кенг кўламда ривожланиб бормоқда. Ўзбекистон фитофизиологлари бирлашмасининг таъсис этилиши (1989) ва 1991 йилда Тошкентда Ўзбекистон физиологларининг биринчи съезди ўтказилиши бунга яққол далил бўлади.

Ўзбекистонлик ўсимлик физиологларининг таклифига асосан, съезд муҳокама қилган асосий ҳаётий жараёнларни (фотосинтез, минерал озиқланиш ва ҳосилдорлик, липидлар, ўсимликлар иммунитет, шўрликка чидамлилик, ривожланиш жараёнлари ва ташқи шароитнинг ноқулай омиллари таъсирига чидамлилик, репродуктив аъзолар физиологияси, физиологик фаол моддалар таъсири ва бошқалар) ўрганиш, қишлоқ хўжалик ўсимликларидан энг юқори ҳосил олишнинг назарий асосларини ишлаб чиқиш ўсимликлар физиологияси фани олдида турган энг долзарб вазифалардан биридир.

## **I БОБ**

# **ЎСИМЛИК ҲУЖАЙРАСИНИНГ ФИЗИОЛОГИЯСИ**

Бутун ўсимликларнинг асосий тузилма бирлигини ҳужайралар ташкил этади. Уларнинг тириклик хусусиятлари шу ҳужайраларда белгиланади. Чунки модда алмашинуви деб аталувчи ассимиляция ва диссимиляция жараёнлари, уларнинг бирлиги фақат ҳужайрадагина содир бўлади. Ана шу иккала жараённинг бирлиги тириклик деб аталувчи материянинг ҳаракат шаклини белгилайди.

Яшил ўсимликлар ҳар хил органлар йиғиндисидан иборат бўлиб, бу органлар ўз навбатида тўқималар ва ҳужайралар бирлашмасидан тузилган. Юксак тузилишга эга бўлган ҳар бир ўсимлик организми мураккаб тизим сифатида бир-бири билан узвий равишда алоқада бўлган органлар ва функциялар йиғиндисидан иборатдир. Бу birlikнинг асосини ҳужайралар ташкил этади.

### **1.1. ҲУЖАЙРАВИЙ ТАЪЛИМОТНИНГ РИВОЖЛАНИШ ТАРИХИ**

Организмларнинг ҳужайравий тузилиши тўғрисидаги назариянинг яратилиши биология соҳасидаги йирик ютуқлардан биридир. Ҳужайра организмнинг асосий бир тузилма бўлаги эканлиги тўғрисидаги маълумотлар XVII асрда вужудга кела бошлади. Дастлаб 1665 йилда инглиз олими Роберт Гук ўсимликлар тузилишини ўрганиш учун ўзи такомиллаштирган микроскопдан фойдаланди ва пўкак тузилишини ўрганиш натижасида биринчи марта ҳужайра атамасини таклиф этди. XVII асрнинг охирида микроскопни янада такомиллаштирган голландиялик олим Антон Левенгук ва италиялик олим М. Малпигилар ифлос сув томчиларини кузатиш натижасида ўсимлик хусусиятидаги бир ҳужайрали организмларни биринчи бўлиб кўрдилар.

Ҳужайра тузилишини ўрганган Роберт Броун 1831 йилда ўсимлик ҳужайрасида ядро борлигини аниқлади ва бу ядро барча тирик ҳужайраларнинг зарурий қисми эканлигини тахмин қилди.

Организмларнинг ҳужайравий тузилиши тўғрисидаги таълимотнинг ривожланишида рус ботаник олими П.Ф.Горяниновнинг (1796-1865) ишлари ҳам катта рол ўйнайди. Унинг 1834 йилда ёзган “ Табиат тизими” номли асари бу соҳадаги муҳим манба бўлди. Мазкур рисолада у, асосан жонли табиатнинг ҳужайравий тузилиши ҳақидаги таълимотни илгари сурди, барча ҳайвон ва ўсимликлар бир хил қонуният асосида, ҳужайралар йиғиндисидан тузилишини кўрсатди.

Ҳужайра назариясини умумий биологик назария сифатида 1839 йил немис олимлари ботаник Маттиас Шлейден ва зоолог Теодор Шванн янги ва юқори поғонага кўтардилар. 1840 йилда эса чех олими Я.Пуркене биринчи марта протоплазма атамасини таклиф этди.

Ҳужайра органоидларининг тузилиш хусусиятлари ва уларнинг физиологик функциялари ҳақидаги маълумотлар XX асрнинг бошларидан юзага келди. Бунга янги ва кучли қувватга эга бўлган биологик микроскопларнинг кашф этилиши, ҳужайрани организмдан тирик ҳолда ажратиб олиш ва текшириш, ҳужайрани фиксация қилиш усулларининг мукаммаллаштирилиши сабаб бўлди.

Айниқса, мамлакатимизда ўн минг марта катталаштирувчи электрон микроскопнинг яратилиши (1940 йилда А.А Лебедев раҳбарлигида) ҳужайра органоидлари ва уларнинг ултратузилмасини ўрганишда янги даврни бошлаб берди. Электрон микроскопнинг янги авлоди ва дифференциал центрифугалаш усули физика ҳамда кимё ютуқларидан фойдаланиш ҳақидаги таълимотни янгидан-янги маълумотлар билан бойитмоқда.

## 1.2. ҲУЖАЙРА ТУЗИЛМАСИ ВА ФУНКЦИЯЛАРИ

**ҲУЖАЙРА МОРФОЛОГИЯСИ.** "Ҳужайра" атамаси юнонча "cytos" – ҳужайра сўзидан олинган. Ўсимликлар бир ҳужайрали – прокариотлар ва кўп ҳужайрали – эукариотларга ажралади.

Бир ҳужайрали организмларга бактериялар ва кўк-яшил сувўтлари мисол бўлиши мумкин. Бу ҳужайраларда шаклланган ядро бўлмайди. ДНК моддаси ҳужайра марказида маълум фазада тўпланган ҳолда жойлашган. Бир ҳужайрали организмларда метаболитик жараёнларнинг ҳамма функциялари шу битта ҳужайрада бажарилади.

Шаклланган мустақил ядрога эга бўлган кўп ҳужайрали ўсимликлар эукариот организмлар деб аталади. Кўп ҳужайрали организмларда ҳар бир тўқимани ташкил этувчи ҳужайрада модда алмашинув жараёнининг маълум бир функциялари бажарилади. Шунинг учун ҳам кўп ҳужайрали организмлар ҳужайралар йиғиндисидангина иборат бўлиб қолмай, балки бутун бир организмни ташкил этувчи тўқима ва органлар йиғиндисидан иборатдир. Улар функцияларининг ўзаро боғлиқлиги натижасида умумий метаболитик жараён рўёбга чиқади.

Ўсимликларнинг ҳужайралари шакл жиҳатидан икки гуруҳга бўлинади:

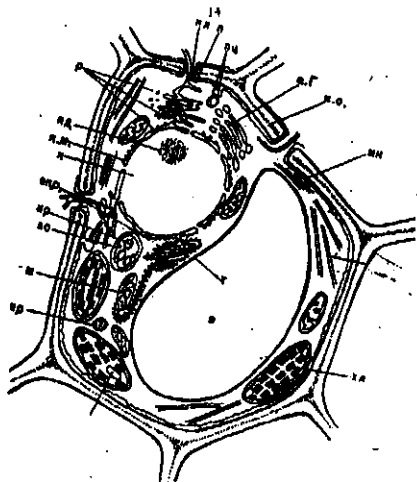
1. Паренхима шакли ҳужайралар – буларга эни бўйидан, асосан фарқ қилмайдиган ҳужайралар киради.

2. Прозенхима шакли ҳужайралар – буларнинг бўйи энидан бир неча баробар узун бўлади.



Хужайраларнинг ҳажми хилма-хил катталиққа эга бўлади. Масалан, асосий тўқимани ташкил қилувчи паренхима хужайралари 0, 015-0, 070 мм, прозенхима шаклдаги хужайралар эса узун бўлиб, ҳар хил ўсимликларда, ҳатто бир хил ўсимликларда ҳам ҳар хил бўлади — пахта толаси 65-70 мм, қичитқи ўгининг пўстлоқ толаси 80 мм бўлиши мумкин.

Хужайралар ҳажми, шакли ва бажарадиган функцияларига қараб ҳар хил бўлсалар ҳам, асосан умумий тузилишга эга. Яъни ҳар бир вояга етган хужайрада: пўст, цитоплазма, вакуола, ядро, пластидалар, митохондриялар, рибосомалар, пероксисомалар, эндоплазматик тўр, мембраналар ва бошқалар бўлади (1-чизма).



1-чизма. Ўсимлик хужайрасининг тузилиш шакли:

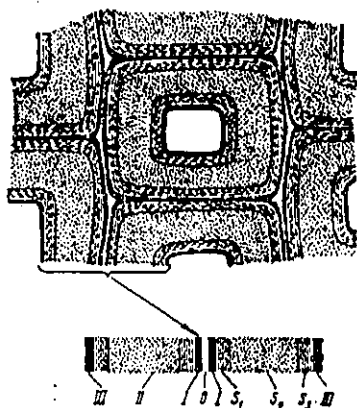
К.С.—хужайра пўсти; П—плазмалемма; ПЛ—плазмодесмалар; ПЦ—пиноцитоз вакуолалар; Я—ядро; ЯД—ядроча; Я.М.—ядро мембранаси; Р—рибосомалар; ХЛ—хлоропластлар; ПС—пластида; КР—крахмал дончалари; ЭП.С.—эндоплазматик тўр; Г.А.—Гольжи аппарати; М—митохондрия; ПР—пероксисома; МН—микронайчалар; В—вакуола; Т—тонопласт.

**ХУЖАЙРА ПЎСТИ.** Ўсимликларнинг хужайраларида қаттиқ пўстнинг бўлиши уларнинг ҳайвон хужайрасидан фарқ қиладиган белгиларидан бири ҳисобланади. Организмда хужайралар бўлиниш йўли билан кўпаяди. Она хужайра бўлинаётган вақтда ундан ҳосил бўлаётган икки ёш хужайра оралигида жуда юпқа тўсиқ пайдо бўлади ва у она хужайранинг эски пўсти билан қўшилиб кетади. Натижада пайдо бўлган иккала хужайра ҳам қаттиқ пўстга ўралиб қолади.

Хужайра пўсти асосан целлюлоза, гемицеллюлоза ва пектин моддаларидан иборат. Қуруқ оғирлигига нисбатан целлюлоза 30 фоизни, гемицеллюлоза 40 фоизни, пектин моддалари 20-25 фоизни ташкил этади. Целлю-

лоза моддалари ҳар хил узунликка эга бўлган занжирсимон мицеллалардан тузилган. Ҳужайра пўсти асосан ичкаридан йўғонлашади.

Электрон микроскопда олиб борилган текширишларнинг кўрсатишича, ҳужайра пўсти тўрсимон тузилишига эга бўлиб, уч қаватдан иборатдир. Ички бирламчи қават аста-секин йўғонлашиш хусусиятига эга. Бунинг натижасида ўрта, иккиламчи қават ҳосил бўлади. Иккиламчи қават эса ўз навбатида  $S_1$ ,  $S_2$  ва  $S_3$  қаватларидан иборат бўлади (2-чизма). Ташқи қават учламчи қават дейилади.



2-чизма. Ҳужайра пўстининг тузилиш шакли:

I—бирламчи қават; II—иккиламчи (ўрта) қавати ва унинг  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$  қатламлари; III—учламчи ( ташқи ) қавати.

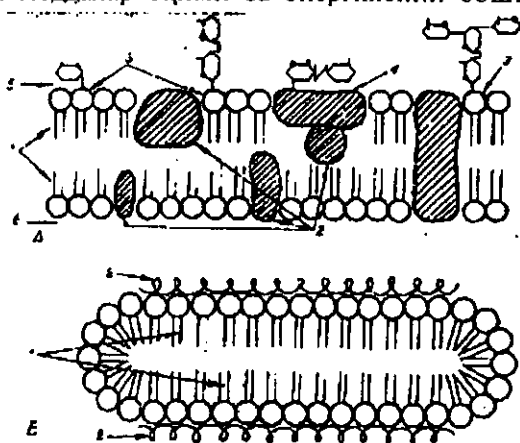
Сўнги йилларда ўтказилган изланишлар ҳужайра пўстининг ҳам энзиматик фаол эканлигини кўрсатди. Яъни пўст таркибида инвертаза, фосфотаза, аскарбинатоксидаза ва бошқа ферментларнинг бўлиши унинг метаболитик фаоллигидан далолат беради. Бу ферментлар моддаларни қабул қилиш ва ҳаракатланиш жараёнларида, айниқса, катта рол ўйнайди.

Ҳужайра пўсти орқали сув ва сувда эриган кичик молекулали моддалар эркин, қаршиликсиз ўтиб, плазмолемма сатҳига боради. Лекин ҳужайра пўсти таркибида лигнин, суберин моддалари кўпайгандан ва кутикула қавати қалинлашганидан кейин эритмаларнинг диффузияси чеклана бошлайди.

**ҲУЖАЙРА МЕМБРАНАСИ.** Ҳужайранинг ташқи муҳит билан бўладиган алмашув муносабатлари ва протопласт ичида рўй берадиган ҳаётий жараёнлар махсус мембрана тизими орқали амалга ошади. Протопласт ва ундаги органоидлар мембрана қавати билан қопланган. Яъни ҳар бир органоид ҳам протоплазма каби ўзининг мембранаси билан тавсифланади. Ана шу мембранаси ёрдамида цитоплазмадан ажралиб туради.

Протопластни ташқи томондан ўраб турувчи мембрана (плазмалемма қавати) — ҳужайра мембранаси деб юритилади. У яримўтказгич хусусия-

тига эга бўлиб, ўзи орқали сувни бемалол ўтказади. Лекин сувда эриган моддалар учун юқори даражада танлаб ўтказувчи тўсиқ вазифасини бажаради. Айниқса, ҳар хил ионлар ва молекулаларнинг энергетик ва осмотик градиентга нисбатан эркин ҳаракатига тўсиқ бўлиб хизмат қилади. Бундан ташқари мембрана энг муҳим метаболитик насос ҳамдир. Яъни ҳужайра учун зарур бўлган ионларни градиентга қарши фаол ўтказади. Мембрананинг бундай хусусиятлари ҳужайра учун кераксиз моддаларни ичкарига ўтказмай, фақат зарурларини ўтказишда беқиёс аҳамиятга эга. Демак, мембраналар ҳужайра метаболизми жараёнининг энг муҳим қисмларидан бири бўлган моддалар оқими ва энергиясини бошқаради: тўсиқлик,



3-чизма. Мембрананинг мозаик ва глобуляр тузилиши:

А—мозаик тузилиш схемаси; Б—глобуляр тузилиш схемаси; 1—липидлар қўш қавати; 2—оқсил қавати; 3—гликолипидлар; 4—гликопротеинлар; 5—мембрананинг ташқи юзаси; 6—мембрананинг ички юзаси.

транспорт, осмотик, энергетик, биосинтетик ва бошқалар. Мембрананинг бундай хусусиятлари фақат тирик ҳужайралардагина содир бўлади.

Мембрананинг асосий кимёвий таркиби жуда мураккаб бўлиб, у асосан липидлар ва оқсиллардан иборат. Липидлар таркибига асосан фосфор, сульфо- ва гликолипидлар киради. Биомембраналар қатлами 6-10 м.га тенг бўлиб, асосан липидларнинг қўшқават молекулаларидан тузилган ва оқсил молекулалари унинг қатламлари орасига жойлашган. Мембрананинг элементар тузилишини Копи модели асосида кўрсатиш мумкин (3-чизма). Бу моделга кўра, мембрана ҳажми поляр липидларнинг қўш қават молекулаларидан тузилган ва оқсил молекулалари унинг қатламлари орасига жойлашган.

Мембраналарнинг шаклланишида асосий ролни гидрофоб боғлар ўйнайди: липид-липид, липид-оқсил, оқсил-оқсил. Жумладан, мембра-

на таркибига тузилмавий оқсил, ферментлар, насослар, ташувчилар, ион каналлари вазифаларини бажарувчи оқсиллар ҳам киради. Натижада липидлар оқсиллар билан доимий алоқада бўлиб, гидрофоб боғларни ҳосил қилади. Мембрана оқсиллари ўртасида шакарларни, аминокислоталарни ташувчи оқсиллар борлиги ҳам аниқланган. Бу вазифани, асосан махсус ферментлар бажаради. Мембрана таркибида оқсиллардан ташқари айрим мураккаб углеводлар ва нуклеин кислоталари ҳам бор. Унда жуда юқори даражада сезувчи тизим (рецепторлар) ҳам жойлашган. Бу тизим орқали тирик ҳужайра ташқи шароит билан муносабатда бўлади. Ана шу тизим орқали ҳужайра органоидлари ҳам функционал алоқада бўлади. Мембрананинг энг муҳим вазифаларидан яна бири—ҳужайра протоплазмасида бўладиган кўплаб жараёнларни бошқариш ва умумлаштиришидир.

Умуман, мембрана протоплазма ва органоидларни фақат ўраб ва ажратиб турувчи қават бўлибгина қолмай, муҳим метаболитик вазифаларни ҳам бажаради.

**ЯДРО.** Ядро ўсимлик ҳужайрасининг энг муҳим органоидларидан биридир. Думалоқ ёки овал шаклида ва баъзи ҳолларда эса дүксимон, ипсимон бўлиши мумкин. Ўсимлик ҳужайраси ядросининг ўлчами ўртача 10 мкм атрофида бўлади. Кўпчилик ўсимликлар ҳужайрасида ядро битта бўлади. Ядро мембрана қавати билан ўраб олинади ва унинг ичида 1-8 донагача ядрочалар бўлади. Протоплазмадаги эндоплазматик тўр ёрдамида ядро мембранаси ҳужайрадаги барча органоидлар мембранаси билан туташган бўлади. Бунинг натижасида эса протоплазманинг умумий метаболитик функцияси тавсифланади.

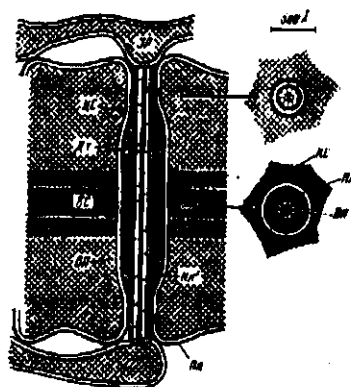
Ядронинг асосий вазифаси шундаки, у ҳужайра, тўқима, орган ва бутун ўсимлик учун зарур бўлган барча физиологик, биокимёвий жараёнларни бошқариб туради ва ахборот маркази саналади. Ядро таснифий оқсилларни синтез қилиш ва ирсий белгиларни сақлаб, авлоддан-авлодга бериш дастури билан тавсифланади. Бу муҳим вазифанинг бажарилишида ядрогаги ДНК асосий рол ўйнайди. Ядро асосини нуклеоплазма ташкил қилиб, унинг таркиби, асосан оқсиллар — ДНК (14 фоиз) ва РНК (12 фоиз) дан иборат. Ядрога булардан ташқари яна липидлар, сув, калций, магний ва бир қанча микроэлементлар мавжудлиги аниқланган.

**ЯДРОЧА.** Ядроча ядронинг доимий йўлдоши бўлиб, ёруғлик ва электрон микроскопларда жуда аниқ кўринади. Унинг сони, ўлчами ва шакли ўсимликларнинг турлари учун доимийдир. Ядроча ДНКнинг маълум қисмларида шаклланади ва мембрана қавати билан ўралмаганлиги учун унинг чегаралари аниқ кўринмайди. Таркибида сув камроқ бўлиб, 80 фоиз оқсил ва 15 фоиз атрофида РНК бўлади. Ядрочада РНКнинг миқдори цитоплазма ва ядрогагига нисбатан кўпроқ бўлади, чунки ядроча

РНКни тақсимловчи асосий марказ саналади. Ядроча оқсил синтезида ва рибосомалар ҳосил бўлишида иштирок этади.

Умуман, ядроча ҳужайрадаги генетик маълумот сақланадиган асосий марказ саналади.

**ЭНДОПЛАЗМАТИК ТҶР.** Мазкур атамани 1945 йил Портер жорий қилган. Эндоплазматик тўр каналчалар, пуфакчалар ва цистерналарнинг ўзаро туташлигидан иборат мураккаб шохланган тўр тизими эканлиги аниқланган. Бу цитоплазмада кенг тарқалган ва мураккаб мембрана тузилмаси бўлиб, асосан жуфт мембранали каналлар тизимини ташкил этади. Мембрананинг қалинлиги 5-7 нм атрофида, каналларнинг ички диаметри 30-50 м.гача. Эндоплазматик тўр каналининг ичи суюқлик би-



4-чизма. Плазмодесмаларнинг электрон микроскопик тузилиш схемаси (Robaras, 1968):

ЦС—марказий най; ДТ—десмонайчалар; ЭР—эндоплазматик тўр; ПЛ—плазмолемма; ПЛ—плазмодесма найларидаги плазмолемма; ВП—плазмодесмаларнинг ички томони; КС—ҳужайра пўсти.

лан тўла. Эндоплазматик тўр мембранасининг юзаси силлиқ ёки грануляр (бўртмачали) бўлади. Силлиқ мембранада, асосан углеводлар, липидлар ва терпеноидлар ҳосил бўлади. Грануляр мембранада эса оқсиллар, ферментлар ва бошқалар синтез қилинади. Эндоплазматик тўр мембранасининг айрим жойларида рибосомалар ҳам жойлашган. Улар оқсилларнинг синтез жараёнини таъминлайди.

Эндоплазматик тўр каналлари ядро мембраналари, плазмолемма билан ҳам туташган бўлади. Натижада у протоплазма ичидаги моддаларнинг ҳаракатини ва тақсимланишини таъминлайди.

Ҳар бир ҳужайранинг эндоплазматик тўрлари (плазмодесма ипи орқали) бошқа ҳужайраларники билан ҳам туташади ва натижада умумий модда алмашув тизими вужудга келади (4-чизма).

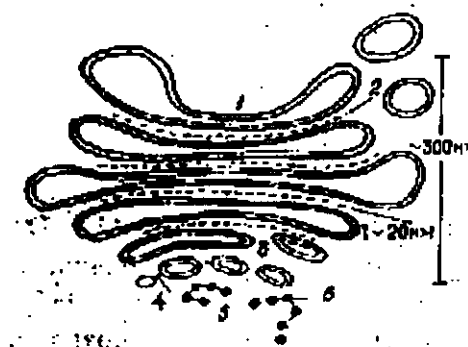
**РИБОСОМАЛАР.** Рибосомалар эндоплазматик тўрда жойлашган энг кичик органоидлардир. Улар 1955 йилда Палада томонидан очилган. Рибосомалар электрон микроскопда олинган чизмаларда думалоқ шаклда кўриниб, диаметри 20-30 м.га тенг. Рибосомаларнинг ҳар бири иккитадан катта ва кичик бўлақчалардан тузилган. Каттасининг диаметри 12-15 нм, кичигиники эса 8-12 нм га тенг. Рибосома бўлақлари ядрочада синтез

бўлади ва цитоплазмага ўтади. Цитоплазмада эса матрикс РНК молекуласида рибосомалар шаклланади. Рибосомалар цитоплазмада эркин ёки эндоплазматик тўр мембранасига туташган бўлади.

Рибосомалар ҳужайрадаги оқсил синтез қилувчи асосий манба ҳисобланади. Уларда ҳужайрадаги ҳамма РНКнинг 65 фоизи жойлашган, оқсил 50-57 фоиз, липидлар 3-4 фоиз атрофида.

Кейинги йилларда аниқланишича, рибосомалар фақат протоплазмада бўлмай, балки ядро, пластидалар ва митохондрияларда ҳам мавжуд, специфик оқсил синтез қилиш қобилиятига эга.

**ГОЛЖИ АППАРАТИ.** Эндоплазматик тўрнинг маълум қисмида жойлашган пуфакчали қатламлар Голжи аппарати дейилади. Улар эндоплазматик тўрдан узилиб чиқиб кетадиган пуфакчаларнинг ўзаро қўшилиши ва ўзгаришларидан юзага келади. Турли диск, таёқча ва бошқа шаклларда бўлиб, ҳар тўпламда бир нечтадан жойлашган (5-чизма). Мембранасининг қалинлиги 7-8 м.га тенг. Ҳар бир ўсимлик ҳужайрасида бир нечтадан то юзтагача Голжи аппарати бўлиши мум-



5-чизма. Голжи аппаратининг шаклий тасвири:

1—дистал ёки секрет чиқади-  
ган қисми; 2—асосий плазма  
қатлами; 3—поралар; 4—нукле-  
опротеидлар; 5—шаклланувчи  
қисми; 6—рибосомалар.

кин. Голжи аппаратининг мембранаси эндоплазматик тўр ва плазмолемма мембраналарини туташтирувчилик вазифасини бажаради. Улар метаболитик жараёнда, яъни айрим моддаларнинг синтез қилиниши, ҳужайра пўсти, вакуола ширасининг ҳосил бўлишида ва ҳужайра учун кераксиз (шилимшиқ) моддаларнинг ҳужайрадан чиқариб ташланишида иштирок этадилар.

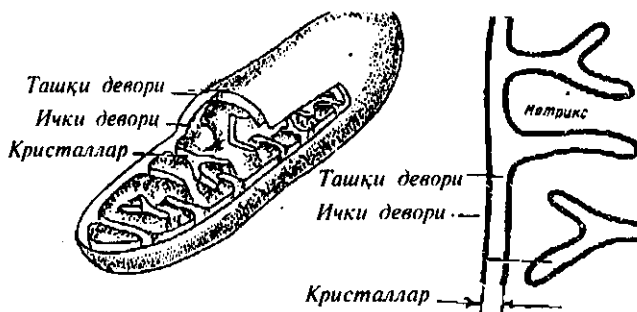
**ПЛАСТИДАЛАР.** Ўсимлик ҳужайралари пластидаларнинг бўлиши билан ҳайвон ҳужайраларидан фарқ қилади. Пластида—юнонча “пластикос” сўздан олинган бўлиб, шаклланган деган маънони англатади.

Цитоплазмада пластидалар ўзларининг қўшқават мембраналари билан ажралиб турадилар. Улар думалоқ ёки овал шаклда. Юксак ўсимликларнинг барг ҳужайраларида 20-50 донагача учрайди. Пластидалар рангсиз (протопластлар, лейкопластлар) ёки рангли (хлоропластлар, хромопластлар) бўлади.

Ўсимлик ҳужайрасида уч хил пластидалар мавжуд: хлоропластлар, хромопластлар ва лейкопластлар.

*Хлоропластлар* – асосан яшил рангда (юнонча “хлорос” – яшил сўздан олинган). Таркибида хлорофилл ва каротиноидлардан иборат пигментлар бор. Мазкур органоиднинг асосий вазифаси шундан иборатки, унда фотосинтез жараёни содир бўлади. Шу сабабли у фотосинтетик орган ҳам дейилади (фотосинтез бўлимида бунини кенгроқ қўриб чиқамиз).

*Хромопластлар* – (юнонча “хрома” – ранг сўздан олинган) сариқ, қизил ва қўнғир рангларда бўлиши мумкин. Улар ўсимликларнинг ер усти ва ер ости органларида, ўсимлик гуллари ва мева ҳужайраларининг



6-чизма. Митохондриянинг шаклий тузилиши.

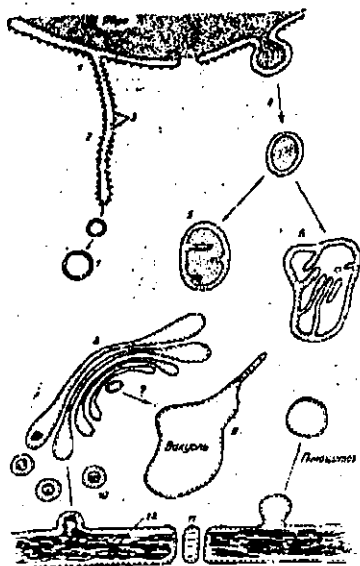
протоплазмасида учрайди. Хромопластларда каротиноидлар жумласига кирувчи пигментлар (каротин –  $C_{40}H_{56}$ , лютин –  $C_{40}H_{56}O_2$ , виолаксантин –  $C_{40}H_{56}O_4$ ) бўлади. Улар гултож баргларида, айрим меваларда (апелсин пўстлоғида, наъматак, тарвуз, помидор, сабзи ва бошқаларда) учрайди. Хромопластларнинг шакли жуда хилма-хил: думалоқ, эллипсоидсимон, учбурчак, кўп бурчакли, игнасимон, қиррали ва ҳоказо. Гулларнинг хромопластлар туфайли турли рангга кириши ва ҳашаротларни жалб қилиши биологик аҳамиятга эга. Чунки ҳашаротлар (уларни) четдан чанглатишни таъминлайди.

Лейкопластларда пигментлар бўлмайди (юнонча “лейкос” – оқ сўздан олинган). Шунинг учун ҳам улар рангсиз. Шакли асосан шарсимон. Таркибида крахмал ва оқсил дончалари бор. Ўсимликларнинг ҳосил қилувчи тўқималарида, ер ости органларида ва уруғларида учрайди. Лейкопластларни 1854 йилда Крюгер топган. Улар қўшқават мембрана билан ўралган. Ёруғликда ички ламеллалар тузилмаси ривожланиб, яшил хлоропластларга айланиш хусусиятига эга.

**МИТОХОНДРИЯЛАР.** Митохондриялар ҳужайра протоплазмасидаги асосий органоидлардан бири бўлиб, улар асосан энергия манбаи ҳисобланади. Ўсимлик ҳужайрасида улар думалоқ, гантелсимон шаклда мавжуд,

диаметри 0, 4-0, 5 мкм ва узунлиги 1-5 мкм.га тенг. Ҳар бир ҳужайрада бир неча ўнтадан то икки мингтагача учрайди. Митохондриялар қалинлиги 5-6 нм.га тенг ташқи ва ички мембраналарга эга (6-чизма). Ички мембранаси қават-қават бўлиб жойлашади ва кристаллар деб аталади.

Модда алмашинув жараёнида роли жуда катта. Улар нафас олиш маркази, АТФларни ҳосил қилувчи органоид бўлганлиги учун энергия манбаи ҳисобланади. Энергиянинг ҳосил бўлишида ва кўчирилишида таркибидаги ферментлар (сукцин-оксидаза, цитохромоксидаза) асосий рол ўйнайди.



7-чизма. Ҳужайра мембрана тузилмалари орасидаги онтогенетик муносабат:  
1—ядро пусти; 2—эндоплазматик тўр; 3—рибосомалар; 4—инициал таначалар; 5—митохондрия; 6—пластида; 7—сферосома; 8—Голжи аппарати; 9—вакуола; 10—плазмолемма; 11—плазмодесма; 12—ҳужайра пусти.

1961 йилда Грин ўсимлик ҳужайраларидаги митохондриялар ҳар 5-10 кунда янгиланиб туришини аниқлаган. Митохондриялар ДНК, РНК ва рибосомаларига эга бўлиб, ўзлари мустақил оқсил синтез қилиш қобилиятига эга.

Кейинги йиллардаги текширишлар нагижасида митохондрия ва пластидалар бир-бири билан генетик боғлиқ эканлиги аниқланди. Яъни ҳужайра ядросининг иккала мембранаси иштирокида қавариқ бўртмалар ҳосил бўлди. Ядро мембранадан узилиб чиққан пуфакчалар инициал таначалар деб аталади. Улар ривожланиб митохондрия ва хлоропластларга айланади (7- чизма).

**ЛИЗОСОМАЛАР.** Лизосомалар ҳажми жиҳатидан митохондрияларга тенг, лекин солиштирма оғирлиги улардан кам бўлган органоидлардир. Улар асосан нордон ферментлар манбаи бўлиб ҳисобланади. Бу ферментлар қаторига нордон рибонуклеаза, нордон дезоксирибонуклеаза ва катепсинлар киради. Айниқса, оқсилларни, нуклеин кислоталарини, глю-



козидларни гидролиз қилишда иштирок этувчи ферментлар тўпланган. Бу ферментлар ҳужайрадаги турли моддаларни сув ёрдамида парчалай олиши сабабли уларга лизосомалар деб ном берилган. Булар барча тирик ҳужайралар учун универсал органоид ҳисобланади. Улар ҳужайрадаги озуқа моддаларни ҳазм қилувчи орган сифатида ҳам қаралади. Лизосома ичида борадиган ҳазм жараёни натижасида ҳосил бўлган аминокислоталар, нуклеотидлар лизосомалар мембранаси орқали диффузия қилиниб, цитоплазмага чиқади. Бу моддалар ҳужайранинг нафас олиш жараёнида ёки макромолекулаларнинг биосинтезида қатнашади.

**ПЕРОКСИСОМАЛАР.** Протоплазмадаги сўнгги йилларда аниқланган жуда кичик органоидлардан бири пероксисомалардир. Пероксисома атамаси биринчи марта 1965 йилда ҳайвон ҳужайрасини ўрганиш натижасида Де-Дюв томонидан таклиф этилган эди. Буларнинг ўсимлик ҳужайрасида ҳам борлиги 1968 йилда Толберг томонидан аниқланган.

Пероксисома ҳажми жиҳатидан митохондрияларга яқин туради. Ўсимликларда асосан думалоқ шаклда бўлиб, диаметри 0,2-1,5 мкм. Улар мембрана қавати билан ўралган, митохондриялардан кичикроқ ва кристаллари йўқ. Пероксисомаларда ёруғликда нафас олиш (фотодыхание) ферментлари кўпроқ. Шунинг учун ҳам улар барглarda кўп бўлади ва хлоропластлар билан доимий алоқа қилади. Айрим олимларнинг фикрича, пероксисомалар эндоплазматик тўр мембранаси сатҳида юзага келади ва ундан ажралиб чиқади.

**ГЛИОКСИСОМАЛАР.** Глиоксисомалар ҳам пероксисомалар гуруҳига киради. Бу органоидлар унаётган уруғ ҳужайраларида ҳосил бўлади. Уларда асосан ёғ кислоталарини ўзгартириб, шакар ҳосил қилишда иштирок этувчи ферментлар кўпроқ тўпланади. Улар ҳажми жиҳатидан пероксисомаларга тенг ва эндоплазматик тўр билан боғлиқ.

**СФЕРОСОМАЛАР.** Бу органоидларни 1880 йилда Ганштейн кашф этган ва “микросома” деб ном берган. Кейинчалик шаклига қараб, сферосома деб юритила бошланди. Шакли думалоқ, ёруғликни кучли сингдириш қобилиятли, диаметри 0,5-1 мкм. Эндоплазматик тўрдан ҳосил бўлади ва ажралиб чиқади. Танасида липидлар кўп. Шунинг учун улар липид томчилари ҳам дейилади. Сферосомаларда ферментлардан липаза, эстераза, протеаза, нордон фосфатаза, РНКаза, ДНКаза топилган. Уларда асосан фермент липаза кўп бўлганлиги ёғларнинг кўпроқ синтез қилиниши ва тўпланишига шароит яратиб беради. Бажарадиган функциялари лизосомаларникига ҳам ўхшаб кетади.

**МИКРОНАЙЧАЛАР.** Ҳужайра цитоплазмасининг ташқи қатламида найчасимон органоидлар жойлашган. Уларнинг узунлиги 20-30 нм. Деворининг қалинлиги 5-14 нм. Микронайчалар ўсимликлар ва ҳайвон ҳужайраларида мавжуд органоиддир. Уларнинг қатлами мембранадан иборат бўлмай, глобуляр макромолекулаларнинг спирал жойланишидан тузилган. Ҳужайрадаги цитоплазманинг ҳаракати микронайчалар билан

боғлиқ деб тушунтирилади, чунки улар цитоплазманинг ҳаракатини вужудга келтирадиган алмашув жараёнида иштирок этадилар.

**ВАКУОЛАЛАР** — ўсимлик ҳужайрасининг тирик органоидидир. Ўсимлик ҳужайраларининг протоплазмаси таркибида жуда кўп сув бўлиши билан ҳайвон ҳужайрасидан фарқ қилади. Шунинг учун ҳам ўсимлик ҳужайрасида вакуола тизими яхши тараққий этган.

Ёш ҳужайраларда вакуола ўрнига эндоплазматик тўр каналларида жойлашган пуфакчалар бўлади. Ҳужайранинг вояга етиш жараёнида бу пуфакчалар бир-бири билан қўшилиб йириклаша бошлайди ва эндоплазматик тўрдан ажралиб, ҳужайра марказидаги йирик ва ягона вакуолага айланади. Уни ўраб турган мембрана эндоплазматик тўр тонопласт, вакуолани тўлатиб турган суюқлик ҳужайра шираси дейилади. Вояга етган ҳужайраларнинг марказида ягона вакуола ҳосил бўлиб, унинг ҳажми умумий ҳужайра ҳажмининг 90 фоизгача етиши мумкин. Ҳужайра ширасининг 96-98 фоизи сувдан иборат бўлиб, унинг таркибида модда алмашиниш жараёнида ажралиб чиққан органик кислоталар, оқсиллар, аминокислоталар, углеводлар, алкалоидлар, гликозидлар, ошловчи моддалар, ҳар хил тузлар, эфир мойлари, пигментлар ва бошқалар бўлади. Бу моддаларнинг вакуолада тўплана бориши ҳужайра ширасининг ҳам концентрациясини ошира боради. Ҳужайра шираси азотда нордон реакцияга эга суюқликдир. Кўпчилик ҳолларда рН 5, 0-6, 5, лимонда — 2, бегония ўсимлигида — 1 атрофида бўлади. Айрим ҳолларда эса кучсиз ишқорий реакцияга ҳам эга бўлиши мумкин (ошқовоқ, бодринг, қовун).

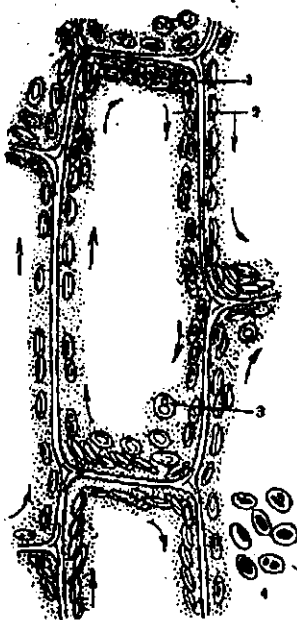
Вакуолаларнинг асосий биологик роли шундаки, улар ўзларида тўплаган концентрацияли ҳужайра шираси ҳисобига осмотик хусусиятларга эга бўлади. Бунинг натижасида эса ҳужайранинг сўриш кучи, тургор босими ва сув режими бошқарилади. Тирик ўсимликларда эса сувнинг ва минерал элементларнинг қабул қилиниши, ҳаракати ва тақсимланишини идора қилади. Ҳужайрадаги модда алмашувидан ҳосил бўлган чиқинди маҳсулотлар ҳам (алкалоидлар, полифеноллар, стероид ва бошқалар) шу вакуолаларда тўпланадилар. Ўсимликларда ҳосил бўлган углеводлар ва оқсил моддалари ҳам ҳужайра ширасида захира ҳолда тўпланади. Умуман ўсимликларнинг турига, ҳужайра, тўқима ёки органларига қараб ҳужайра шираси ўзгариб туради.

**ПРОТОПЛАЗМА.** Протоплазма ҳужайра ичидаги цитоплазма ва органоидлар билан биргаликда бир бутунни ташкил этиб, унда метаболитик жараённинг мураккаб реакциялари содир бўлади.

Цитоплазма протоплазманинг асосий қисмини ташкил этувчи суюқликдир. Бошқа органоидлар асосан цитоплазма ичида жойлашади. Уларнинг ҳосил бўлиши, ривожланиши ва ўзларининг функционал вазифаларини бажаришлари учун фақат цитоплазма ичидагина оптимал шароит бўлади. Ўсимлик ҳужайрасини тўлдириб турган цитоплазма уч қаватдан иборатдир. Сирт томондан ҳужайра деворига ёпишиб турувчи

қавати—плазмолемма, яъни ташқи мембрана дейилади. Ички қавати вакуоладан чегараланиб туради ва у тонопласт ёки ички мембранани ташкил этади. Цитоплазманинг ўрта қавати мезоплазма дейилади. Хужайранинг метаболитик жараёнида иштирок этувчи барча органоидлар цитоплазманинг мезоплазма қаватида жойлашган бўлади.

Цитоплазма шилимшиқ, рангсиз, тиниқ ва ярим суюқ ҳолатдаги модда. Солиштира оғирлиги бирдан юқори бўлиб, 1,025-1,055 га тенг бўлади. Ёруғликни сингдириш қобилияти ҳам сувдан юқоридир. У махсус тузилмавий тузилишга, яъни қовушқоқлик ва эластиклик хусусиятларига ҳам эга.



8-чизма. Элодея баргининг хужайраларида цитоплазманинг айланма ҳаракати:  
1—хужайра пўсти; 2—цитоплазма; 3—хлоропластлар; 4—крахмалли йодда бўялган хлоропластлар.

Протоплазманинг кимёвий таркиби жуда мураккаб бўлиб, органик ва анорганик бирикмалардан иборат. Улар коллоид ва эриган ҳолда бўлади.

Карам барги мисолида хужайра цитоплазмасининг кимёвий таркибини қуйидагича кўрсатиш мумкин: оқсиллар — 63-64 фоиз, ёғлар — 20-21 фоиз, углеводлар — 9-10 фоиз ва минерал моддалар 6-7 фоиз. Тирик хужайра протоплазмасини 80 фоизгача сув ташкил этади. Уруғларда эса 10-11 фоизи бўлиши мумкин. Умуман протоплазманинг кўпчилик қисми сув, қолган қисмини қуруқ моддалар ташкил этади. Қуруқ моддаларнинг эса асосий қисмини оқсиллар ташкил қилади.

**ЦИТОПЛАЗМАНИНГ ҲАРАКАТИ.** Тирик ҳужайра ичидаги цитоплазманинг доим айланма ва оқимсимон ҳаракат қилиб туриши унинг муҳим хусусиятларидан биридир. Одатда протоплазманинг ҳаммаси ҳам бунда иштирок этмайди. Ҳужайранинг пўстига тақалиб турадиган қисми – плазмолемма ва тонопласт тинч туради. Протоплазмадаги органоидлар эса цитоплазмага кўшилиб пассив ҳаракатланади. Цитоплазманинг ҳаракат тезлигини органоидларнинг ҳаракатини кузатиш ва ўлчаш йўли билан аниқлаш мумкин.

Айланма ( ротацион ) ҳаракат одатда протоплазмаси ҳужайра пўстига яқин жойлашган, ўрта қисми эса катта вакуола билан банд бўлган ҳужайраларда кузатилади. Протоплазма гўё ҳужайранинг маркази атрофида айлангандай бир томонга қараб ҳаракатланади. Буни сув ўсимликлари – элодея ёки валиснериянинг ҳужайраларида кўриш мумкин ( 8-чизма).

Оқимсимон (циркуляцион) шаклида протоплазма ҳаракати талайгина ингичка оқимлар ҳолида ҳар томонга йўналган бўлади. Вақти-вақти билан ҳар бир оқим ўз йўналишини ўзгартириб, тескари томонга оқади. Қарама-қарши оқимлар ёнма-ён бўлади. Ҳужайраларнинг марказий қисмидаги оқимлар ҳам ўз жойларини ўзгартириб туради. Буни традесканциянинг чанг иплари тукларида, ошқовоқнинг ёш шохларидаги тукларида ҳам кўриш мумкин.

Протоплазманинг ҳаракати бирламчи ва иккиламчи бўлиши мумкин. Зарарланмаган ва метёрий шароитдаги табиий ҳаракат бирламчи ҳаракат дейилади. Иккиламчи ҳаракат тинч турган протоплазмага ташқи таъсир, яъни ёндош ҳужайраларнинг зарарланиши (кесиш, жароҳатланиш), ҳарорат, ёруғлик, кимёвий моддалар, электр токи ва бошқаларнинг таъсири натижасида тезлашади. Таъсир кучли бўлганда ҳаракатни тўхтатиш ҳам мумкин.

Цитоплазма ҳаракати натижасида протоплазма ва органоидлар озуқа моддалар, кислород, сув ва минерал моддалар билан тўғри таъминланади. Протоплазмадаги органоидлар ҳам пассив ҳаракат натижасида ўзларининг функционал вазифаларини яхшироқ бажарадилар.

### **ПРОТОПЛАЗМАНИНГ ҚОВУШҚОҚЛИГИ ВА ЭЛАСТИКЛИГИ.**

Қовушқоқлик ҳужайра ҳаётидаги энг муҳим хусусиятлардан бири. У ҳужайранинг ҳаётийлигини ва биокимёвий фаоллигини белгилайди. Қовушқоқлик деб эритманинг шу эритмадаги заррачаларнинг ўзаро аралашшига тўсқинлик қилиш қобилиятига айтилади (молекулалар, ионлараро ва бошқалар). Қовушқоқлик протоплазманинг тузилмавий ҳолатини ва бу тузилмани тузувчи коллоид зарраларнинг ўзаро тортишув кучини белгилайди. Ўсимлик ҳужайралари протоплазмасининг қовушқоқлик даражаси уларнинг турларига ва навларига қараб ҳар хил бўлади ва ҳаётий жараёнида (жумладан, модда алмашинув, ҳароратнинг кўтарилиши ёки пасайиши) ўзгариб туради. Ўсимликларнинг экологик ғуруҳларида ҳам қовушқоқлик ҳар хил даражада, масалан, қурғоқчилик шароитига мослашган ўсимликларда мезофитларга нисбатан анча юқори, сув ўсимликларида эса аксинча анча паст бўлади.

Эластиклик ҳам протоплазманинг энг муҳим хусусиятларидан биридир. Эластиклик деб зарарланмаган тирик протоплазманинг шакли ўзгартирилганда у аввалги ҳолатига қайтиш хусусиятига айтилади. Плазманинг эластиклигини унинг жуда ингичка тола ҳолатигача узилмасдан чўзила олиш хусусиятида ҳам кўриш мумкин. Бу протоплазманинг маълум тузилмадан иборат эканлигидан далолат беради. Протоплазманинг сув билан аралашмаслиги сабабли уни тоза суюқлик деб бўлмайди.

### 1.3. ХУЖАЙРАНИНГ КИМЁВИЙ ТАРКИБИ

Ўсимлик ҳужайрасининг кимёвий таркиби жуда мураккаб бўлиб, органик ва аорганик бирикмалардан иборат. Улар ҳужайрада коллоид ва эриган ҳолда бўлади. Бу уларда тинимсиз борадиган модда алмашинув натижасидир. Метаболитик жараён натижасида ўсимликлар ўзини ўраб турган ташқи шароит билан маълум муносабатда бўлади ва даврий тизимда учрайдиган элементларнинг кўпчилигини қабул қилиб олади. Мазкур элементлар ўзлаштирилиши натижасида ҳужайранинг органик ва минерал таркиби ҳосил бўлади. Шу элементлардан 19 таси тириклик жараёнининг асосини ташкил этади. Буларнинг 16 таси (фосфор, азот, калий, калций, олтингугурт, магний, темир, марганец, мис, рух, молибден, бор, хлор, натрий, кремний, кобальт) минерал элементлар гуруҳига киради. Қолганлари (С, Н, О)  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  ва  $\text{H}_2\text{O}$  ҳолида қабул қилинади.

Ҳужайра таркибидаги 4 та элемент – С, Н, О, N органиклар дейилади ва умумий миқдорининг 96 фоизини ташкил этади. Яъни ҳужайранинг қуруқ оғирлигига нисбатан углерод – 45 фоизи, кислород – 42 фоизи, водород – 6,5 фоизи ва азот – 1,5 фоизи. Қолган ҳамма элементлар 5 фоизга тўғри келади. Ўсимлик танасида учрайдиган кўпчилик элементларнинг роли яхши ўрганилган.

Умуман, ўсимлик ҳужайрасининг ўртача 80-85 фоизини сув ва қуруқ модданинг оғирлигига нисбатан 95-96 фоизини органик моддалар ташкил этади.

**ОҚСИЛЛАР.** Ўсимликлар ҳужайрасининг таркибий қисмини ташкил қилувчи органик моддаларнинг бири оқсиллардир. Улар протейинлар ҳам дейилади. Бу юнонча “*protos*” – бирламчи, муҳим демакдир. Оқсиллар бевосита цитоплазма, ядро плазмасида, пластидалар стромасида ва бошқа органоидларда синтез қилиниши мумкин. Улар ўсимлик ҳужайраси таркибида углеводлар, ёғлар ва бошқа моддаларга нисбатан камроқ бўлса ҳам, модда алмашинуви жараёнида асосий рол ўйнайди ҳамда цитоплазма ва барча органоидлар таркибига киради. Ёғлар билан биргаликда мембраналарнинг асосий тузилмавий тузилишини ҳосил қилади ва уларнинг танлаб ўтказувчанлигини бошқаради. Оқсиллар ферментатив хусусиятга эга, яъни барча ферментларнинг асосини ташкил этади. Улар ниҳоятда хилма-хил функцияларни ба-

жаради, кимёвий таркиби мураккаб юқори молекулали коллоид бирикма бўлиб, аминокислоталардан ташкил топган.

Оқсилларнинг элементлар таркиби: углерод – 55-56 фоиз, водород – 6,5-7,3 фоиз, кислород – 21-24 фоиз, азот – 15-17 фоиз, олтингугурт – 0-2,4 фоиз. Мураккаб оқсилларнинг таркибида фосфор ҳам бор, баъзиларининг таркибида эса йод, мис, марганец каби элементлар ҳам учрайди.

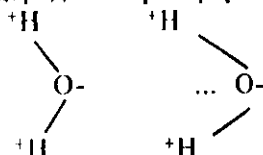
Ўсимликларнинг ҳамма органларида оқсил бўлади. Лекин унинг миқдори ўсимлик турларига ва органларига боғлиқ. Уруғларда (чигит, кунгабоқар ва бошқаларда) энг кўп учрайди. Ўсимликларнинг вегетатив органларида 5-15 фоизгача бўлиши мумкин.

Оқсилларнинг асосий хоссалари уларнинг молекулалари шаклига боғлиқ. Молекулалар эса шакл жиҳатидан икки хил фибрилляр ва глобуляр оқсиллар бўлади. *Фибрилляр оқсиллар.* Уларнинг молекулалари толасимон тузилишга эга. Бугун полипептид занжир бўйлаб бир-бири билан кўндаланг водород боғлари орқали бирикади. Уларга сочдаги кератин, ипакдаги фибролен оқсиллари мисол бўлади. *Глобуляр оқсиллар.* Молекулалари шарсимон ёки эллипсоид шаклида. Уларга кўпчилик ўсимликлар, ҳайвонлар ва микроорганизмлар оқсиллари мисол бўла олади. Улар сувда эрийди. Кўпчилиги ферментлардан ва захира оқсиллардан иборат.

Агар оқсиллар молекуласига юқори ҳарорат, кучли ультрабинафша ва рентген нурлари, спирт, оғир металл тузлари таъсир этса, у ҳолда водород боғларининг узилиши кузатилади ва улар биологик хусусиятларини йўқотадилар. Бу ҳодиса денатурация дейилади (товуқ тухуми иситилганда қотиб қолиши бунга мисол бўлади). Оқсиллар кучли кислота ёки ишқор эритмасида қайнатилганда пептид боғлар узилиб, айрим аминокислоталарга парчаланиши мумкин.

Оқсиллар молекуласида пептид, водород, дисулфид боғлар мавжуддир. Пептид боғлар (-CO - NH-) оқсиллар молекуласини ташкил этган аминокислоталарни бир-бири билан боғлайди. Бир аминокислота карбоксил гуруҳининг иккинчи аминокислотанинг амина гуруҳи билан ўзаро реакцияга киришиши натижасида пептид боғлар ҳосил бўлади.

Оқсил гуруҳларининг айрим қисмлари ва полипептид занжирлар бир-бири билан водород боғлари орқали ҳам бирикади :



Кўпчилик оқсиллар таркибида (-S - S-) дисулфид боғлар ҳам учрайди. Инсулин молекуласида 3 та, рибонуклеазада 4 та дисулфид боғ бор.

Оқсил молекулаларида бирламчи, иккиламчи, учламчи ва тўртламчи тузилмалар мавжуд. Пептид боғлар (-CO - NH-) туфайли содир бўладиган полипептид занжирининг тузилиши бирламчи тузилма дейилади.

Водород боғлар туфайли ҳосил бўладиган полипептид занжирнинг спирал конфигурацияси (ташқи кўриниши) иккиламчи тузилма дейилади.

Спирал тузилган полипептид занжирлар ҳар хил куч таъсирида фазода маълум шаклни олишга интилади. Оқсиллар молекуласининг фазовий конфигурациясини белгиловчи уч ўлчамли (бўйи, эни, баландлиги) бундай тузилмалар оқсилларнинг учламчи тузилмаси дейилади. Учламчи тузилманинг ҳосил бўлишида бир қанча кимёвий боғлар иштирок этади. Буларнинг энг муҳими дисульфид боғдир. Оқсилларнинг биологик фаоллиги шу учламчи тузилмага боғлиқ. Шунинг учун ҳам оқсилнинг биологик функциясини аниқлаш мақсадида унинг учламчи тузилмасини билиш керак.

Оқсил молекуласи икки ва ундан ортиқ алоҳида полипептид занжирнинг ҳар хил боғлар ёрдамида ўзаро бирикишидан ҳосил бўлиши тўртламчи тузилмани ташкил қилади.

Ҳужайра таркибидаги оқсиллар оддий протеинлар ва мураккаб протеинлар бўлиши мумкин.

Оддий оқсиллар ҳақиқий оқсил дейилади, чунки улар фақат аминокислоталардан иборат ва эриш қобилияти асосида бир қанча гуруҳларга бўлинади. Сувда яхши эрийдиганлари — албуминлар. Булар ўсимликлар уруғида захира оқсил сифатида (буғдой, арпа, сули, нўхат) кўп ва бошқа органларида камроқ учрайди. Глобулинлар сувда эмас, туз эритмасида яхши эриydi. Булар дуккакли ва мойли ўсимликларнинг уруғида кўпроқ учрайди. 70 фоизли этил спиртида эрийдиган проламинлар ва кучсиз ишқорий эритмада эрийдиган глютеинлар ғалласи-монлар донида кўпроқ бўлади.

Мураккаб оқсиллар таркибига бошқа моддалар (металл атомлари ва ҳоказо) ҳам киради. Булар ҳам мазкур модданинг хусусияти асосида бир қанча гуруҳларга бўлинадилар :

**ХРОМОПРОТЕИДЛАР** — оддий оқсил билан пигментлардан ташкил топган. Ўсимликларда кўп учрайди ва биологик фаол ҳисобланади. Ўсимлик танасидаги фотосинтез ва оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида иштирок этади.

**ЛИПОПРОТЕИДЛАР** — оқсиллар билан липидлардан ташкил топган. Ҳужайра мембраналари ва ламеляр тизимнинг тузилишида иштирок этади. Цитоплазма ва ҳужайра органоидларининг тузилишида ҳам асосий рол ўйнайди.

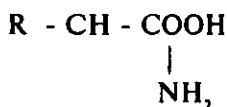
**МЕТАЛЛОПРОТЕИДЛАР** — оқсиллар билан металл атомлари (Mg, Cu, Zn, Mo, Fe ва бошқалар) бирлашмасидан ташкил топган. Булар асосан ферментлардир (каталаза, полифенолоксидаза, нитратредуктаза, пероксидаза, аскорбатоксидаза ва бошқалар).

**ГЛИКОПРОТЕИДЛАР** – оқсиллар билан углевод хусусиятига эга бўлган бирикмалардан ташкил топган. Асосан ҳайвонлар организмида учрайди.

**НУКЛЕОПРОТЕИДЛАР** — оқсил ва нуклеин кислоталаридан (ДНК, РНК) ташкил топган. Барча тирик ҳужайралар, айниқса, ядро ва рибосомалар таркибида кўпроқ учрайди.

Шундай қилиб, протеидлар ҳужайранинг асосий тузилмавий ва функционал оқсиллари бўлиб, ҳаётий жараёнида катта аҳамиятга эга.

**АМИНОКИСЛОТАЛАР.** Оқсиллар таркибига кирувчи аминокислоталар ёғ кислоталарнинг ҳосиласи бўлиб, таркибида карбоксил (COOH) ва амин гуруҳ (NH<sub>2</sub>) бўлади. Умумий формуласи :



Аминокислоталар ациклик (аланин, серин, цистеин, аспарагин, аргенин) ва циклик (тирозин, гистидин) гуруҳларга бўлинади.

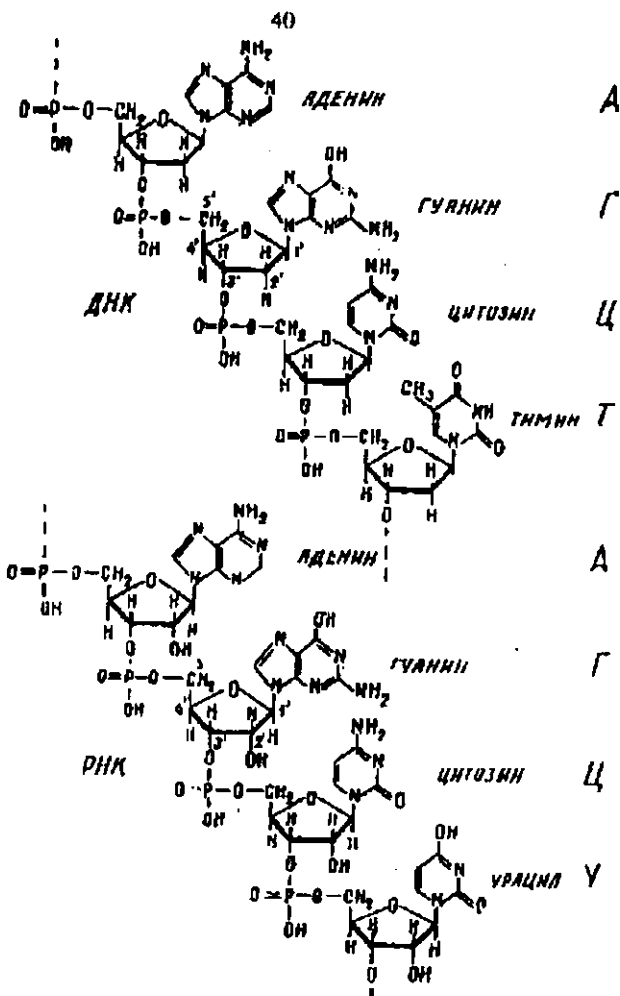
Ўсимликлар таркибида 150 дан ортиқ аминокислота борлиги аниқланган. Шундан оқсиллар таркибига 20 таси киради: аланин, глицин, серин, треонин, валин, лейцин, изолейцин, цистеин, цистин, метионин, аспарат кислота, глютамат кислотаси, лизин, аргинин, фенилаланин, тирозин, триптофан, гистидин, пролин, оксипролин ва иккита амид (аспарагин ва глютамин).

**НУКЛЕИН КИСЛОТАЛАР.** Тирик организмларда ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтиши ва оқсилларнинг биосинтези каби жараёнлар нуклеин кислоталарнинг фаолияти билан боғлиқ. Улар дастлаб ҳужайра ядросидан ажратиб олинганлиги сабабли нуклеин (нуклеос – ядро) дейилган. Иккита гуруҳга бўлинади, ДНК (дезоксирибонуклеин кислотаси) ва РНК (рибонуклеин кислотаси).

Нуклеин кислоталар, айниқса, ўсимликларнинг ёш ва метаболитик фаол органларида кўп бўлади. Жумладан, ўсимликларнинг репродуктив ҳужайралари таркибида энг кўп учрайдиган кўкнор уруғпалласида 4,6-6,2 фоиз, кедр ёнғоғининг мағзида — 6,8 фоиз ва кўпчилик ўсимликларнинг барги ва поясида 0,1-1 фоизгача.

Дезоксирибонуклеин кислотаси барча тирик организмлардаги ҳужайра ядросида жойлашган. Хлоропласт ва митохондрияларда ҳам мавжудлиги аниқланган. ДНКнинг молекуляр оғирлиги жуда катта — бир неча ўн миллиондан юз миллионгача этади. Унинг молекуласида азот асосларидан аденин, гуанин, цитозин, тимин, углевод компонентларидан дезоксирибоза ва фосфат кислота бор (9-чизма).





9-чизма. Нуклеин кислоталарнинг қисқача тузилмавий шакли.

Рибонуклеин кислоталар ҳужайранинг ҳамма қисмида учрайди. Уларнинг асосий қисми рибосомаларда тўпланган. Ҳужайраларда, асосан уч хил РНК мавжуд: 1) рибосома РНК (р-РНК) рибосомаларда тўпланган бўлади. Молекуляр оғирлиги 1,5-2 млн.га тенг. Ҳужайрада оқсиллар билан бириккан ҳолда учрайди. Умумий РНК нинг 800 га яқинини ташкил этади; 2) транспорт РНК (т-РНК), яъни ҳар бир аминокислотани оқсил синтез қилинувчи жойга ташиш вазифасини бажаради. Молекуляр оғирлиги 25-35 мингга тенг. Умумий РНКнинг 15 фоизини ташкил этади; 3) Маълумотли РНК (м-РНК) ядрога синтез қилинади. Буларнинг асосий

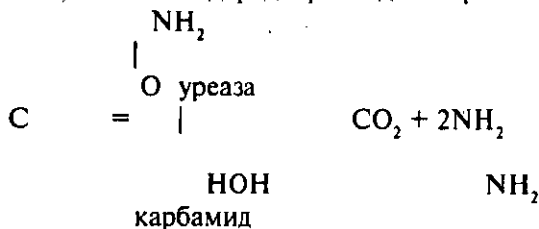
вазифаси ядродаги ДНК молекуласидаги маълумотни рибосомаларга, яъни оқсил синтез қилинадиган жойга олиб боришдир. Умумий РНК нинг 5 фоизини ташкил этади. Молекуляр оғирлиги 1 миллионга тенг.

Рибонуклеин кислоталарнинг кимёвий тузилиши ҳам ДНКникига ўхшаб кетади. Фақат РНК таркибида тимин ўрнида урацил, дезоксирибоза ўрнида рибоза жойлашган (9-чизма).

**ФЕРМЕНТЛАР.** Улар ҳужайранинг барча органоидларида бўлиб, оқсил асосга эга бўлган органик катализаторлардир. Ҳужайрада кечадиган модда алмашинувининг ҳамма томонларида иштирок этади. Ҳозиргача ҳужайрадан 100 дан ортиқ фермент ажратиб олинди, уларнинг ҳаммаси оқсиллардан иборат эканлиги аниқланган.

Ферментлар бир компонентли ва икки компонентлиларга бўлинади. Биринчиси, оддий оқсиллардан, яъни фақат аминокислоталардан ташкил топган. Иккинчиси, мураккаб оқсиллардан ташкил топган, яъни улар таркибида аминокислоталардан ташқари бошқа бирикмалар ҳам бўлади. Буларнинг оқсил қисми апофермент, оқсил бўлмаган қисми кофермент дейилади. Кофермент турли моддалардан иборат (металл ионлари, нуклеотидлар, гемин гуруҳлар ва бошқалар). Бу ферментларнинг ўзига хос хусусияти шундаки, улар фақат оқсил ва оқсил бўлмаган қисмларнинг биргалигида комплекс ҳолда ферментатив фаолликка эга бўлади.

Ферментлар фақат тирик организмлардаги реакцияларда иштирок этади ва таснифлилик хусусиятига эга. Яъни ҳар бир фермент организмдаги маълум бир хил реакцияни катализлайди. Масалан, уреaza ферменти карбамидга, амилаза крахмалга, каталаза водородпероксидга ва ҳоказо.



Ферментларнинг фаоллигига ҳарорат, муҳит рНнинг ўзгариши ва бошқалар ҳам таъсир этади.

Ўсимликлар ҳужайрасида бир неча юз мингдан то миллионгача ферментлар бўлиши мумкин. Ҳар бир фермент ўз номига эга бўлиб, бу ном субстратнинг номи ҳамда реакциянинг турини аниқлайди ва “аза” қўшимчасига эга бўлади. Умуман, ҳамма ферментлар 6 та асосий синфга бўлинади (оксидоредуктазалар, трансферазалар, гидролазалар, липазалар, изомеразалар ва лигазалар). Ҳар бир синф ўз навбатида кичик гуруҳларга бўлинади. Бу ферментларнинг деярли барчаси ҳужайранинг ичида бўлиб, асосий реакцияларни амалга оширади.

**ВИТАМИНЛАР.** Табиатдаги тирик организмларнинг ҳаёти учун зарур бўлган ва ўсимликлар ҳужайрасида ҳосил бўладиган органик бирикмаларнинг бир гуруҳига витаминлар дейилади. Улар озиқ-овқат маҳсулотларининг таркибига киради ва жуда кам миқдорда бўлади.

Агар озиқ моддалар таркибида витаминлар бўлмаса, у ҳолда организмда модда алмашинуви жараёни бузилади, бу эса организмни оғир касалликларга дучор этади.

Витаминлар ферментлар таркибига кириб, уларнинг фаол қисмини ташкил этади. Улар ўсимликлар танасида ҳосил бўлади ва ўсиш, ривожланишида фаол иштирок этади. Ҳозиргача 30 дан ортиқ витамин аниқланган. Улар сувда эрийдиган ва ёғда эрийдиган витаминларга бўлинади.

Ёғда эрийдиган витаминларга – А, Д, Е, К, F ва бошқалар, сувда эрийдиган витаминларга – С, Р, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>3</sub>, рутин, липоат кислотаси, В, РР, В<sub>6</sub>, Н ва бошқалар киради.

Шундай қилиб, ўсимлик ҳужайраларида ҳар хил витаминлар биосинтези жараёни кечади.

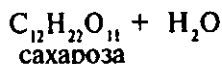
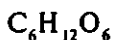
**УГЛЕВОДЛАР.** Углеводлар ўсимликлар таркибида энг кўп тарқалган органик модда бўлиб, умумий моддаларнинг 85-90 фоизини ташкил этади. Улар фотосинтез жараёнининг асосий маҳсулотидир. Углеводлар ҳужайрадаги асосий озиқа моддалардир. Улар нафас олиш жараёнида иштирок этадилар ва организмни энергия билан таъминлайдилар. Углеводлар учун зарур бўлган оқсил, ёғлар ва нуклеин кислоталарнинг ҳосил бўлишида ҳам иштирок этадилар. Уларнинг молекуласи кимёвий жиҳатдан углерод, водород ва кислороддан тузилган. Масалан, глюкоза –  $C_6H_{12}O_6$ , сахароза –  $C_{12}H_{22}O_{11}$ .

Ҳамма углеводлар иккита гуруҳга бўлинади: 1) *оддий углеводлар* – *моносахаридлар*; 2) *мураккаб углеводлар* – *полисахаридлар*.

Оддий углеводлар парчаланганда углеводга хос хусусиятга эга бўлган кичик бирикмалар ҳосил бўлмайди. Уларнинг таркибида ( $=C=O$ ) ва алдегид ( $-C \dots$ ) гуруҳлар билан бир қаторда спиртли ( $-окси$ ) гуруҳлар ҳам мавжуд. Шунга кўра альдозалар – таркибида алдегид гуруҳ бўлган моносахаридлар ва кетозалар – таркибида кетон гуруҳ бўлган моносахаридларга бўлинади. Айрим моносахаридлар таркибидаги углерод атомларининг сонига қараб ҳам белгиланади. Яъни уч углеродли бирикмалар – триозалар, тўрт углеродлилар – тетрозалар, беш углеродлилар – пентозалар, олти углеродлилар – гексозалар ва етти углеродлилар – гептозалар. Бу углеводлар фотосинтез ва нафас олиш жараёниларида фаол иштирок этадилар.

Мураккаб углеводлар гидролизланиш натижасида оддий углеводларга парчаланadi. Буларга дисахаридлар, трисахаридлар ва полисахаридлар киради.

*Лисахаридлар* иккита моносахаридлар молекуласидан бир молекула сув ажралиб чиқиши натижасида ҳосил бўлади :



Асосий вакиллари сахароза, малтоза, целлобиоза ва лактозалардир. Сахароза ўсимликларда энг кўп учрайдиган углеводдир. Сувда жуда яхши эрийди. Ўсимлик танасида кўп тўпланади (айниқса, қанд лавлаги ва шакарқамишда) ва саноатда шакар олиш учун ишлатилади.

Малтоза ундирилган донларда кўп бўлади, яъни крахмалнинг парчаланишидан ҳосил бўлади. Целлобиоза целлюлоза гидролизланганда ҳосил бўлади. Лактоза сут шакари ҳам дейилади ва ўсимликларда кам учрайди.

*Трисахаридлар.* Ўсимликлар таркибида учрайдиган вакили раффинозодир. У чигит таркибида кўп бўлади. Асосан ўсимликларнинг уруғи ва илдиз мевасида кўп учрайди. Унаётган уруғларда эса кескин камаяди.

*Полисахаридлар.* Улар сувда эримайди ва коллоид эритма ҳосил қилади. Ўсимликлар таркибида кўп тўпланади. Энг муҳим вакиллари крахмал ва целлюлоза яхши ўрганилган.

Крахмал протоплазмада кўп тўпландиган муҳим озиқ моддадир. У айнақса, ўсимлик донларида кўп тўпланади. Масалан, шוליда – 80 фоиз, бугдойда – 60-70 фоиз, картошкада – 20 фоиз крахмал бўлади. Крахмал фотосинтез жараёнида вужудга келган глюкоза ва сахарозага айланади (чунки сувда эрийдиган моддалар ҳосил бўлади) ва ўсимликларнинг турли органларига тарқалади. Хужайранинг эҳтиёжидан ортиб қолган миқдори полимерланиб, крахмалга айланади ва захира ҳолда тўпланади. Бунга эса иккиламчи крахмал дейилади. Крахмал ўсимлик хужайрасида дончалар ҳолида учрайди. Уни йод таъсирида аниқлаш мумкин. Чунки суолтирилган йод таъсирида крахмал дончалари кўк рангга бўялади. Ҳар хил ўсимликларнинг крахмал дончалари бир-биридан ҳажми ва шакли билан фарқ қилади. Уларнинг катталиги 2-170 мкм.гача бўлади.

Гемицеллюлозалар ҳам хужайра пўстининг таркибига киради. Сувда эримайди. Ишқорий эритмаларда яхши эрийди. Ўсимликларнинг ёғоч қисмида кўп учрайди.

Целлюлоза ҳам ўсимликларда кўп бўлиб, хужайра пўстининг асосини ташкил этади. Баргнинг 15-30 фоиз, ёғочнинг 50 фоиз, каноп поясининг 70 фоиз, чигит толасининг 90 фоизгачаси целлюлозадан иборат. Целлюлоза сувда эримайди.

Пектин моддалари ҳам полисахаридларга киради. Улар кўпроқ меваларда, илдиз меваларда, пояларда учрайди. Хужайраларнинг бир-бири билан бирикишида ҳам иштирок этади. Эримайдиган пектинлар мевалар пишишида эрувчан пектинга айланади ва серэт қисмининг етилишига сабаб бўлади.

*ЛИПИДЛАР.* Бу гуруҳга ўсимликлар таркибида кўп учрайдиган ёғ ва ёғсимон моддалар киради. Уларнинг ўзига хос хусусияти – сувда эримайди. Лекин эфир, ацетон, бензол, хлороформларда яхши эрийди. Липидлар юқори

молекулали ёғ кислоталар ҳосиласидир. Иккита асосий гуруҳга бўлинади. Булар ҳақиқий липидлар ва липоидлардан иборат. Липидлар асосан ёғлар, мумлар, фосфатидлар ва гликолипидларга бўлинади.

Ёғлар ўсимликлар таркибида жуда кўп бўлиб, аксарият захира модда атрофида учрайди. Ҳар хил ўсимликларнинг уруғларида турлича бўлади: кунгабоқарда — 24-38 фоиз, канопда — 30 фоиз, чигитда — 23 фоиз, канақунжутда — 60 фоиз, кунжутда — 53 фоиз, буғдойда — 2 фоиз, маккажўхорида — 5 фоиз, нўхатда — 2 фоиз. Бундан ташқари 0,1-0,5 фоиз ёғлар тузилмавий тавсифга ҳам эга.

Ёғлар ўсимликлар таркибидаги бошқа органик моддалардан энергия захирасининг кўплиги билан фарқ қилади: 1 г липидда 37, 62 кДЖ энергия бўлади. Оқсиллар ва углеводлар таркибида эса ёғларга нисбатан тахминан икки баравар кам энергия бўлади. Биологик оксидланиш жараёнида ёғлардан ажралиб чиқадиган сувнинг миқдори ҳам оқсил ва углеводларга нисбатан икки баравар ортиқроқ бўлади. Бундай метаболитик сувнинг кўп ажралишининг қурғоқчилик шароитида ҳужайранинг сувсизланиш жараёнида сув тақчиллигини камайтириш учун аҳамияти бор.

Ёғлар таркибида учрайдиган барча ёғ кислоталар тўйинган ва тўйинмаган ёғ кислоталардан иборат. Ўсимлик мойларида ёғ кислоталарга олеинат, липолат ва линоленат кислоталар киради. Ўсимлик ёғларининг кимёвий таркиби асосан глицеридлар — 95-98 фоиз, эркин ёғ кислоталари — 1-2 фоиз, фосфатидлар — 1-2 фоиз, стеринлар — 0,3-0,5 фоиз, витаминлар ва каротиноидлардан иборат.

Ёғлар ўсимликларнинг ҳамма органларида бўлиб, мойлар дейилади. Улар юқори молекулали ёғ кислоталарининг уч атомли спиртлар (глицерин) билан ҳосил қилинган мураккаб эфиридир. Шунинг учун улар триглицеридлар дейилади. Ёғлар таркибида учрайдиган барча ёғ кислоталарга ( $C_{18}H_{34}O_2$ ) линолат ( $C_{18}H_{32}O_2$ ) ва линоленат ( $C_{18}H_{30}O_2$ ) кислоталар киради. Тўйинган ёғ кислоталарга палмитат ( $C_{16}H_{32}O_2$ ) ва лауринат ( $C_{12}H_{24}O_2$ ) кислоталар киради.

Ўсимлик мойларини ташкил этувчи триглицеридлар бир хил ёки аралаш ёғ кислоталаридан ташкил топган. Аралаш ёғ кислотали мойларга чиптат мойини мисол қилиш мумкин. Яъни унинг таркибида 40 фоиз линолат, 31 фоиз олеинат ва 20 фоиз пальмитат кислоталари бор. Бир хил ёғ кислотасидан ташкил топган мойлар кам ҳозиргача ўсимликларда мавжудлиги аниқланмаган.

Умуман ҳозиргача 1300 дан ортиқ ёғ маълум бўлиб, уларнинг таркиби бир-биридан фарқ қилади. Ўсимликлар таркибидаги мойларнинг 95-98 фоизини глицеридлар, 12 фоизини қолган эркин ёғ кислоталари, каротиноидлар ва витаминлар ташкил этади.

Мумлар олинishiга қараб, ўсимлик, ҳайвон ва қазилма мумларга бўлинади. Улар ўсимликларнинг барги, меваси, новдаларида оз миқдорда мавжуд. Меваларнинг узок вақт бузилмасдан сақланиши уларнинг устидаги

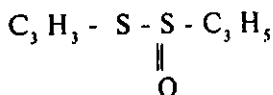
мум қатламининг сифатига боғлиқ. Мумлар бир атомли спиртлар ва юқори молекуляр ёғ кислоталари эфири бўлиб, турли рангдаги қаттиқ моддалардир. Эриш ҳарорати 30-900. Мумлар ўсимликларни сувсизланишдан, ортиқча намланишдан, микроорганизмлар таъсиридан бирмунча сақлаши мумкин.

Фосфатидлар ёғсимон қаттиқ моддалардир. Рангсиз, органик эритувчиларда яхши эрийди. Оксиллар билан бирикиб, липопротеин мембраналар ҳосил қилади ва хужайра органоидларининг асосини ташкил этади. Айниқса, мойли ва дуккакли ўсимликларда кўп. Масалан, чигит таркибида – 1,7-1,8 фоиз, нўхатда – 1,0-1,1, бугдойда – 0,4-0,5, маккаҳўхорида – 0,2-0,3 фоиз.

Гликолипидлар мураккаб бирикма бўлиб, ёғ кислоталарининг глицерин ва шакар бирикишидан иборат. Асосан линоленат ёғ кислотаси ва галактоза шакари бўлиши мумкин. Гликолипидлар барг тўқималарида кўпроқ учрайди. Улар модда алмашинув жараёнида иштирок этади ва захира модда ҳолида тўпланиши мумкин.

**ФИТОНЦИДЛАР.** Ўсимликлар таркибидан ажраладиган ва бактерицидлик хусусиятига эга бўлган моддалар фитонцидлар дейилади. Бу моддаларни илк бор ўрганган Б.П.Токин уларга фитонцид (phyton – ўсимлик, coedere – ўлдириш) деб ном берган. Фитонцидлар ўсимлик ҳаётида катта аҳамиятга эга, ўсимликларни зараркунанда микроорганизмлар, ҳашаротлар, замбуруғлар ва содда ҳайвонлардан ҳимоя қилади. Бу моддалар кимёвий жиҳатдан хилма-хил таркибга эга, аммо шунга қарамай ҳамма ўсимликлар учун умумий хусусиятга эга бўлган табиий иммунитет ҳосил қилувчи омилдир.

Ўсимликлар турлари, яшаш шароитлари, ўсиш ва ривожланиш фазалари, фасллар асосида турли хил хусусиятга эга. Айниқса, фитонцидлар саримсоқпиёз, эвкалипт, қарағай, арча, ёнғоқ дарахтлари таркибида кўпроқ мавжуд. Айрим дарахтларнинг баргидан фитонцидлик хусусиятига эга бўлган газсимон моддалар ажралиб чиқади. Бунга гексанал алдегидини кўрсатиш мумкин. 1944 йилда саримсоқпиёздан аллицин антибиотик моддаси олинган. У рангсиз суюқлик бўлиб, сувда ёмон, органик эритмаларда яхши эрийди. Аллициннинг тузилмавий формуласи:



Ўсимлик хужайрасининг фитонцидлари фақат ўсимликнинг патогенларига таъсир этиб қолмай, балки одам ва ҳайвон касалликларига сабаб бўлувчи патогенларга ҳам таъсир этади. Умуман, табиий шароитда ўсимликларда ҳосил бўладиган синил кислота, эфир мойлари, ошловчи моддалар, смолалар, алкалоидлар, феноллар ва бошқалар фитонцидлик хусусиятига эга.

**ФИТОАЛЕКСИНИЛАР.** Ўсимликлар иммунитетида муҳим аҳамиятга эга. Кичик молекулали, ўсимликларда касаллик қўзғатувчи патоген микроорганизмларнинг

фаолиятини тўхтатувчи мураккаб органик бирикмалардир. Бу моддалар айрим хусусиятлари билан фитонцидлардан фарқ қилади. Улар фақат патоген микроорганизмлар зарарлаган юқори ўсимликлар тўқимасида ҳосил бўлади. Яъни фитоалексинларнинг ҳосил бўлишини тезлаштирадиган модда паразитнинг спораси ёки мицелласи томонидан ажратилади.

Фитоалексинлар кимёвий жиҳатдан изофлавоноидлар, сесквитерпенлар, полипептидлар ҳосилалари ҳисобланади ва ҳозиргача 20 га яқини ўрганилган.

#### 1.4. ЎСИМЛИК ҲУЖАЙРАСИНING ОСМОТИК ХУСУСИЯТЛАРИ

**ДИФФУЗИЯ ВА ОСМОС.** Ҳужайранинг ҳаётилиги ундаги доимий модда алмашинув жараёнининг мавжудлигига боғлиқ, яъни ҳужайралар ташқи шароитдан ёки ёнма-ён жойлашган ҳужайралардан тўхтовсиз қабул қилади, айрим моддаларни эса аксинча, ўзидан чиқаради. Демак, ўсимликнинг ҳаёти уни ташкил қилган ҳужайраларнинг ташқи ва ички муҳит омиллари билан муносабати орқали амалга ошади. Булардан энг муҳими ҳужайраларга ташқи муҳитдан сув ва унда эриган моддаларнинг кириши ва ҳужайралараро ҳаракатидир. Ана шу жараёнларда ўсимлик ҳужайраларида мавжуд бўлган осмотик потенциал катта рол ўйнайди. Бу эса диффузия ва осмос қонунларидан келиб чиқади.

Умумий тизимда моддаларнинг бир жойдан иккинчи жойга силжитиш **диффузия** дейилади. Диффузияланувчи модда ўз йўлида парда учратса, унинг тарқалиши анча қийинлашади. Ҳужайранинг целлюлоза, гемицеллюлозадан иборат пўсти ҳам шунга ўхшаш пардалар қаторига киради.

Суюқ ва эриган моддаларнинг парда орқали диффузияланиш ҳодисаси **осмос** дейилади. Эритманинг парда орқали ичкарига киришига эндоосмос, ташқарига чиқишига эса экзоосмос дейилади. Кейинги йилларда ўтказилган текширишларнинг кўрсатишича, фақат эритувчиларни (сув) ўтказиб, эриган моддаларни бутунлай ўтказмайдиган пардалар ҳам борлиги аниқланди. Бундай пардалар танлаб ўтказувчи пардалар деб аталади.

**ОСМОТИК БОСИМ.** Экзоосмосдан кўра эндоосмоснинг кучлироқ бўлиши натижасида ривожланиб, пуфакнинг ички томонидан итарувчи гидростатик босим — **осмотик босим** деб аталади. Бундай босимнинг мавжудлигини биринчи марта 1826 йилда француз ботаниги Дютроше исботлаб берган. Буни исботлашда қўлланилган асбоб эса Дютроше осмометри дейилади (10-чизма). Бу осмометр билан осмотик қонуниятни кўриб чиқиш учун ҳайвон қовуғидан ёки пергамент қоғозидан халтача тайёрлаб, уни тез диффузия қилмайдиган модда билан (сахароза, глюкоза) тўлгазиб сувга солсак, халтача шиша бошлайди, унинг деворлари таранг бўлиб қолади ва ичкаридан ҳосил бўлган босимга чидолмай ёрилади. Агар халтача оғзини бутунлай боғлаш ўрнига шиша най ўрнатилса, унинг ичидаги суюқлик баландлиги ички босим таъсирида кўтарила бошлайди. Бу жара-

ён дастлаб тезроқ бориб, кейинчалик секинлашади ва тўхтаб қолади, кейин эса яна пасая бошлайди. Чунки Дютроше ишлатган парда (плёнка) яримўтказгич хусусиятига эга эмас эди.

Бу тажрибани 1877 йилда В.Пфедфер ўсимлик хужайрасига яқинроқ ҳолда ўтказган (11-чизма). Бунинг учун у майда тешикчали чинни цилиндр ичига мис купороси эритмасини солган ва цилиндрни сариқ қон тузи  $K_4 [Fe(rN_6)]$  эритмаси ичига туширган. Натижада ўсимлик хужайрасига яқинроқ яримўтказгич мембрана ҳосил бўлган. Пфедфер осмотик босимнинг қиймати турли шароитга боғлиқ бўлганини шу осмометр ёрдамида текшириб, унинг эритма концентрациясига нисбатан тўғри пропорционал эканлигини аниқлаган.

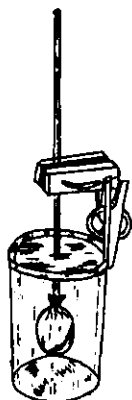
Ўсимликларнинг хужайрасида ҳам шундай жараёнлар содир бўлиши мумкин, яъни ўсимлик хужайрасининг пўстида эластиклик хусусияти мавжуд бўлиб, чўзилиш қобилятига эга. Сув ва эриган моддаларни ўзидан ўтказди. Лекин протоплазма мембрана қаватларининг мавжудлиги (плазмолемма ва тонопласт) сабабли турли моддаларга нисбатан танлаб ўтказувчанлик хусусиятига эга. Унинг бу хусусияти сув ва сувда эриган моддаларнинг хужайра ширасига турли тезликда ўтишига асосланади.

Ўсимлик хужайрасининг вакуоласида жуда кўп осмотик фаол моддалар тўпланади. Буларга шакар, органик кислота ва тузлар кириди. Хужайра ширасида осмотик фаол моддалар қанча кўп тўпланса, унда осмотик босим шунча

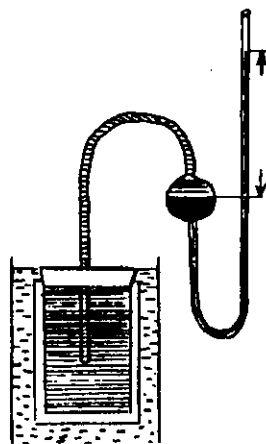
юқори бўлади.

Хужайранинг осмотик босимини Вант-Гофф формуласи бўйича аниқласа бўлади:  $P = RTCi$ , бу ерда,  $P$ —осмотик босим,  $C$ —эритма концентрацияси,  $R$ —газларнинг доимий коэффициенти — 0,08207 га тенг,  $T$ —абсолют ҳарорат,  $i$ —изотоник коэффициент бўлиб, электролит эритмалар учун 1 га ва электролитмас эритмалар учун 1,5 га тенг.

Осмотик босим ўсимлик турларига, уларнинг яшаш шароитларига ва ҳатто органларига ҳам боғлиқ, яъни кўпчилик мезофитларнинг илди-зида 0,3-1,2 МПа га тенг бўлса, ер усти қисмида 1,0-2,6 МПа га тенг. Шўр тупроқларда яшовчи ўсимликларда (галофитларда) энг юқори — 15 МПа гача бўлади.



10-чизма. Дютроше осмометри.



11-чизма. Пфедфер осмометри.



**ТУРГОР ВА ПЛАЗМОЛИЗ.** Тирик ҳужайрага моддаларнинг киришида протоплазманинг плазмолемма қавати асосий вазифани бажаради. Бу қават ярим ўтказувчи бўлиб, сувни яхши ўтказади, сувда эриган моддаларнинг баъзиларини осон ёки ёмон ўтказса, айримларини умуман ўтказмайди.

Агар ўсимлик ҳужайрасини тоза сув ичига туширсак, ҳужайра протоплазмаси сувни осонлик билан ўтказганлиги сабабли ҳужайра сувни тортиб ола бошлайди. Ҳужайра ширасининг осмотик босими қанча юқори бўлса, шунча юқори куч билан сув вакуолага тортилади. Сув ҳужайра пўсти, плазмолемма, мезоплазма ва тонопласт орқали диффузияланиб, ҳужайра ширасига қўшила бошлайди. Бу жараён ҳужайрада пўстнинг қаршилиги билан ширанинг осмотик босими тенглашганча давом этади, яъни сувнинг ичкарига кириши тўхтайтиди. Чунки ҳужайранинг тургор ҳолати содир бўлади. Тирик ҳужайра пўсти тўла сув билан таъминланиши натижасида таранг туришига **тургор** дейилади. Ҳужайра пўстининг таранглиши натижасида ҳосил бўлган ва ичкарига итарадиган куч тургор босими дейилади.

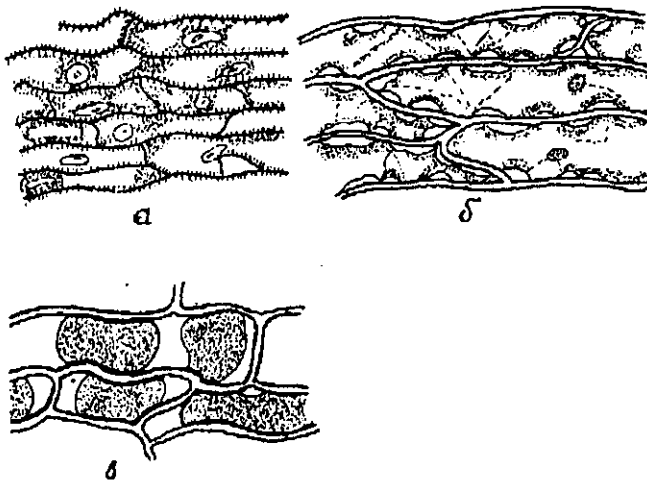
Ҳужайраларнинг тургор ҳолатидан юзага келган умумий таранглик бутун ўсимлик организмнинг таранг ҳолда туришини, барглар, новдаларнинг тик туриши ҳолатини, умуман ўсимликнинг меъёрий физик ҳолатини таъминлайди.

Агар ҳужайра концентрацияси ҳужайра ширасининг концентрациясидан юқори бўлган эритмага (ош тузи ёки шакар эритмасига) солинса, тургорнинг аксини кузатиш мумкин.

Ташқи эритманинг концентрацияси юқори бўлганлиги сабабли, ҳужайра ширасидан сув ташқи эритмага чиқа бошлайди. Бунинг натижасида вакуоланинг ҳажми кичрайиб, ҳужайра ширасининг концентрацияси ортиб боради. Вакуола қисқарган сари уни ўраб турган цитоплазма ҳам қисқариб, охири у ҳужайра пўстидан ажрала бошлайди. Ташқи эритма эса пўст билан протоплазма ўртасида ҳосил бўлган бўшлиқни эгаллайди. Протоплазма қисқариб, ҳужайра пўстидан ажралишига **плазмолиз** дейилади. Плазмолиزلанган ҳужайра яна тоза сувга солинса, у яна сувни шимиб олиб тургор ҳолатига қайтиши мумкин. Бу жараёнга **деплазмолиз** дейилади.

Ҳужайраларда содир бўладиган плазмолиз икки хил шаклда учраши мумкин. Дастлаб протоплазма ҳужайра бурчакларидан ажрала бошлайди, сўнгра ҳамма деворларидан ажралади. Лекин анча вақтгача ҳужайранинг айрим жойларида протопласт пўст билан бириккан ҳолда қолади ва ботиқ чегарали шаклга киради. Бунга ботиқ формали плазмолиз дейилади. Агар протопласт ҳужайра пўстидан тўла ажралиб тўпланиб қолса, думалоқ шаклга киради. Плазмолизнинг бундай формаси қавариқ плазмолиз дейилади (12-чизма).

Умуман ўсимликлар ҳужайра ширасининг осмотик босими улар яшаётган муҳит эритмасининг осмотик босимидан юқорироқ бўлиши шарт. Шундагина ўсимлик ҳужайраларининг тургор ҳолати сақланади.



12-чизма. Плазмолиз ҳодисаси:  
 а—тургор ҳолатдаги ҳужайралар; б—ботиқ плазмолиз;  
 в—қавариқ плазмолиз

**ҲУЖАЙРАНИНГ СУРИШ КУЧИ.** Ўсимлик ҳужайрасининг коллоид ва осмотик хусусиятлари ҳужайрага ташқи муҳитдан сув ўтиш қонунларини белгилайди.

Қуруқ уруғларга сувнинг шимилиши улардаги захира органик моддаларнинг коллоид мицеллаларининг бўртиши натижасида содир бўлади. Оқсил моддалари энг кўп, крахмал камроқ бўртиш қобилиятига эга. Шунинг учун ҳам таркибида оқсил ёки крахмал бўлган қуруқ уруғлар бўртган вақтида сувни жуда катта куч билан тортади. Бу куч 1000 атмосферагача етади. Лекин уруғ ҳужайралари сув билан таъминланиш жараёнида улар сув тортиш кучи камай боради. Уруғларнинг бу қобилияти уларнинг униб чиқишини таъминлашда катта аҳамиятга эга.

Ёш ниҳолларнинг ва ўсимликларнинг сув билан таъминланишига ҳужайрадаги осмотик босим сабабчи бўлади. Ҳужайранинг сувни сўриш кучи унинг осмотик босимига тўғри пропорционалдир. Яъни ҳужайрага сувнинг кириш кучи ҳужайранинг сўриш кучи дейилади. Бу куч ҳужайра ширасининг осмотик ва тургор босимлари муносабати билан белгиланади:  $S=P-T$ , бу ерда,  $S$ —ҳужайранинг сўриш кучи (атм),  $P$ —осмотик босим (атм),  $T$ —тургор босим (атм). Осмотик босим қанча юқори бўлса, сўриш кучи ҳам ортиб боради. Тургор босими камайган сари сўриш кучи ортиб боради ва  $T = 0$  бўлган вақтда ҳужайранинг сўриш кучи энг юқори кўрсаткичга эга бўлади.

## II БОБ

# БИОЭНЕРГЕТИКАНИНГ АСОСИЙ ТУШУНЧАЛАРИ

## 2.1. БИОЛОГИК ТИЗИМЛАРДАГИ ЭНЕРГИЯ МАНБАЛАРИ

Ердаги барча тирик организмлар (микроорганизмлардан бошлаб одамларгача), жумладан, ўсимликлар ҳам энергия билан таъминланишга асосланган. Бу энергиянинг асосий ва амалий жиҳатда ягона манбаи қуёш нури энергиясидир. Организмларнинг энергиядан фойдаланиш хусусиятлари ва ҳаёт фаолияти жараёнида энергия ўзгаришларини биоэнергетика ўрганеди, яъни у биологик тизимларда энергиянинг қайта ўзгариш жараёнларини ўрганишга қаратилган биологик бўлим ҳисобланади.

Хужайранинг энергетик жараёнларини ўрганиш XX асрнинг 30-йилларида бошланди, очиш жараёнларида аорганик фосфорнинг Пери фиксацияси (Г.Эмбден, О.Мейргоф, 1933), нафас олиш жараёнида фосфорланиш (В.А.Энгелгард, 1931; В.А.Белицер, Г.Калкар, 1937-1941), АТФ ва креатинфосфат ажратилган эди. Бунга О.Варбург, А.Леннингджер ва П.Митчелл ҳам ўз ҳиссаларини қўшди.

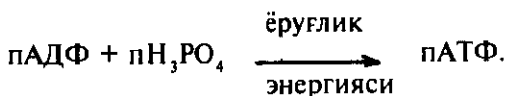
Биоэнергетика ҳақидаги дастлабки тушунчалар инглиз олими Алберт Сент-Дерди томонидан умумлаштирилган эди. У ўзининг нафас олиш биокимёси ва витаминология соҳасидаги тадқиқотлари учун 1937 йилда Нобел мукофотига сазовор бўлган. Кейинги ишлари мускуллар қисқаришининг химизми ва биологик жараёнларнинг энергетикаси муаммоларига бағишланган бўлиб, тирик организмлардаги биокимё-физиологик жараёнларга алоҳида эътибор қаратди. 1957 йилда унинг «Биоэнергетика» китоби чоп этилди. Аммо китобда биологик жараёнлар энергетикаси ҳақидаги маълумотлар жуда тор доирада берилган бўлиб, маълум бир тизимда изоҳланмайди. А.Сент-Дердининг асосий фарази бўйича, тирик организмлардаги энергия икки хил бўлиб, бир-биридан фарқ қилади. Биринчиси, «ҳаракатсиз» валент боғлар энергияси, органик моддалар-кимёвий бирикмалар энергияси. Иккинчиси, «ҳаракатчан» узатиладиган, биокимё жараёнларда қўчиб ўтадиган энергиядир. Бу энергия электронлар қўзғалишига ва ҳаракатланишига асосланган бўлиб, оқсиллар, нуклеин кислоталар ва тирик органолларнинг бошқа компонентлари таркибига кириши кўрсатилган.

Ҳозирги замон назарий-амалий биокимё ва физиология жуда юқори даражада ривожланган ҳамда биологик жараёнларда энергиянинг тўпланиши ва миграциясини жуда чуқур таҳлил қилишга йўналтирилган бўлиб, термодинамика қонунлари ёрдамида асосланган тушунчалар билан чегараланмайди. Айниқса, молекуляр тузилиш ва энергиянинг ўзгариши

каби жараёнларни ўрганишда физика ва кимёнинг замонавий усулларидан фойдаланиш катта аҳамиятга эга. Организмларнинг биоэнергетик муаммоларини, жумладан, кимёвий энергиянинг ишга айланиш механизмларини ўрганиш бу жараёнларни субмолекуляр доирада кўриб чиқишни талаб этади, бунда квант физикаси ва кимё қонунлари кучга киради, яъни биоэнергетика биологик вазифаларни ҳал қилиш учун замонавий физик-кимёвий усуллардан фойдаланиб иш кўради. Биоэнергетика соҳасидаги барча тадқиқотлар ҳаёт ҳодисаларига физика ва кимё қонунларини, организмда энергия ўзгаришларига эса термодинамиканинг асосий қонунларини татбиқ қилса бўлади, деган илмий нуқтаи назарга асосланади.

Биоэнергетиканинг кейинги йилларда қўлга киритган асосий ютуқларидан бири барча тирик мавжудотларда – микроорганизмлардан тортиб то одамгача – энергетик жараёнларнинг моҳият - эътибори билан бир хиллигининг аниқланганидир. Энергияни ҳаракатчан шаклда, биологик жиҳатдан ўзлаштириладиган шаклда тўплайдиган моддалар ва шу хилда энергия тўпланишига олиб келадиган жараёнлар ҳам бутун ўсимлик ва ҳайвонот олами учун умумий, бир хил эканлиги аниқланди.

Биосферада барча тирик организмларнинг мавжудлиги умуман қуёш энергияси билан узлуксиз равишда таъминланишга асосланган. Аммо ёруғлик энергиясини ҳамма организмлар ҳам тўғридан-тўғри ўзлаштира олмайди. Ёруғлик энергиясининг бир қисми фақат хлорофилли яшил ўсимликлар ва айрим пигментли микроорганизмлар томонидан ютилади ва фотосинтез жараёнида аорганик моддалардан ( $H_2O$  ва  $CO_2$ ) органик моддалар тайёрланади. Натижада ёруғлик энергияси ўсимликлар томонидан органик моддалар таркибидаги асосий кимёвий энергия ва қисман аденозинтрифосфат (АТФ) шаклида тўпланади:



Тўпланган углеводлар, сўнгра липидлар (ёғлар), оқсиллар ва ҳужайранинг бошқа компонентлари синтезининг барча кейинги жараёни органик бирикмалар энергияси ҳисобига ферментатив реакциялар циклида амалга ошади.

Айрим организмлар - баъзи бактериялар эса органик моддаларни тайёрлашда кимёвий жараён (хемосинтез) да юзага келган энергиядан фойдаланади. Умуман аорганик моддадан органик моддаларни тайёрлаш қобилиятига эга бўлган организмлар **автотроф** организмлар дейилади.

Энергияни органик моддаларнинг (углевод, ёғ, оқсиллар) оксидланиши ҳисобига оладиган организмлар **гетеротроф** организмлар дейилади. Бу организмларда органик моддалар  $CO_2$  ва  $H_2O$  гача оксидланади ва ажралган энергия ҳисобига АТФ ва макроэргик боғларга эга бўлган бошқа бирикмалар синтезланади. Энергиянинг қолган қисми эса иссиқлик шаклида тарқалади.

Хемосинтез жараёнларида ҳам қайтарилган аорганик бирикмаларнинг оксидланиши ҳисобига маълум миқдор энергия тўпланади, аммо бу жараёнларнинг биосфера энергетикасига қўшадиган ҳиссаси кам.

Юқорида кўрсатилган маълумотлар асосида, яъни организмларни энергия ўзлаштириш хусусиятлари бўйича қуйидаги гуруҳларга бўлиб ўрганиш мумкин:

1. **Автотрофлар** – буларга яшил ўсимликлар, айрим пигментли мироорганизмлар ва хемосинтетиклар киради.

2. **Гетеротрофлар** – буларга паразитлик қилиб яшовчи айрим юксак ўсимликлар, замбуруғлар, кўпчилик микроорганизмлар, ҳамма ҳайвонлар ва одам киради.

Ҳужайралардаги моддалар алмашинуви (метаболизм) мураккаб моддаларнинг узлуксиз равишда содда моддаларга парчаланиб туришидан ва мураккаб моддаларнинг синтезланишидан иборат. Ўсимлик ва бошқа тирик организмлар ҳужайраларида содир бўлувчи моддалар ўзгариши ва энергия алмашинуви физика ва кимёнинг қонунларига бўйсунди, шунинг учун тирик тизимларга бу қонун ва тамойилларни қўллаш мумкинлиги эътироф этилади. Умумий жараёнларнинг моҳияти термодинамиканинг биринчи ва иккинчи қонунлари асосида тушунтирилади.

Термодинамиканинг биринчи қонунига кўра ички энергия ( $E$ ) фақат иссиқлик ҳолида энергияни кўчириш жараёнида ёки иш бажарилганда ўзгариши кузатилади. Бошқача қилиб айтганда, энергияни яратиш ва йўқ қилиш мумкин эмас:

$$\Delta E = E \text{ (маҳсулотларни)} \rightarrow E \text{ (реагентларни)} = Q + W$$

бу ерда,  $Q$  – иссиқлик, ташқаридан олинган,  $W$  – тизим бажарган иш.

Бажарилган иш механик, электрик ёки кимёвий (синтез) бўлиши мумкин. Ажратиб олинган тизимлар учун уларнинг ички энергиясининг ўзгариши қуйидаги формула бўйича аниқланади:  $\Delta E = Q + W$ , яъни тизим ички энергиясининг кўпайиши унга берилган иссиқлик ва ташқи муҳитнинг тизим устида бажарган иши йиғиндисига тенгдир.

Демак, бу қонунга кўра энергия қайтадан ҳосил бўлмайди ва йўқолмайди, фақат бир шаклдан иккинчи шаклга ўтади. Ажратиб олинган тизим энергиясининг умумий миқдори доимий бўлиб қолади. Биринчи қонун тирик тизимларга қўлланиши мумкин.

Ўсимлик ҳужайраларида ферментлар иштирокида экзергоник реакциялар ўз-ўзидан кетиши мумкин, улар кимёвий потенциалнинг манфий ўзгариши билан тавсифланади. Шу билан бирга ҳужайраларда эндергоник жараёнлар содир бўлади, яъни оддий моддалардан мураккаб моддаларнинг синтези, унда энергия талаб қилинади ва у энергияни бир-бирига боғланган экзергоник жараёнлардан олади.

Организмлардаги ҳар бир тирик ҳужайра мураккаб тизимлардан иборат. Унинг таркиби узлуксиз фаолликда бўлади: моддаларнинг ҳужайрага кириши ва ташқарига чиқиши доимий характерга эга.

Ҳужайрада содир бўладиган ҳамма реакцияларни икки гуруҳга ажратиш мумкин: анаболитик реакциялар – кичик ва оддий молекулалардан йирик молекулаларнинг синтез қилиниш реакциялари; бу жараёнлар учун энергия сарфланади, яъни эндергоник жараёнлар:



(бу ерда,  $\Delta G$  – реакция жараёнида эркин энергиянинг ўзгариши).

Катаболитик реакциялар – йирик молекулаларнинг кичик ва оддий молекулаларга парчаланиш реакциялари; бу жараёнларда энергия ажралади - экзергоник жараёнлар:



Ўз навбатида ҳосил бўлган оддий молекулалар қайта биосинтезда фойдаланилиши мумкин. Ҳужайрада содир бўлаётган катаболитик ва анаболитик реакциялар йиғиндиси биргаликда ҳужайранинг метаболизмини ташкил этади:

**Катаболизм + Анаболизм = Метаболизм.**

Ҳужайрага кираётган органик моддалар янги ҳужайравий компонентларнинг биосинтези ва кимёвий энергия манбаи сифатида хизмат қилади. Органик моддаларнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўлган энергиянинг кўпчилик қисми ҳужайранинг ҳаётий жараёнлари учун фойдаланилади. Энергия ҳужайранинг турли қисмларига тарқалади ва бир шаклдан иккинчи шаклга ўтади. Натижада энергиянинг ҳар бир шакли ҳужайрадаги маълум бир ишни бажариш учун хизмат қилади. Булар биосинтез, ҳужайранинг бўлиниши, кўпайиши, фаол транспорт (сув, минерал ва органик моддалар), осмос ва бошқалар бўлиши мумкин. Тирик ҳужайралар учун энг зарури кимёвий энергия бўлиб, у ҳужайра қисмларига ва ҳужайрадан-ҳужайрага тез ўтказилади ва самарали фойдаланилади.

**Айрим фосфат бирикмалар гидролизланиши натижасида ажраланиган эркин энергия**

Умуман барча тирик организмлардаги энергиянинг бирламчи манбаи қуёшдир. Организмларда энергия бир шаклдан иккинчи шаклга тез ўтади ва иш бажаради, бир қисми эса атроф муҳитга тарқалади. Аммо энергиянинг озиқа занжирига қўшилиши фақат хлорофилли яшил ўсимликлар (фотосинтез) орқали содир этилади.

## 2.2. ФОСФОРЛАНИШ

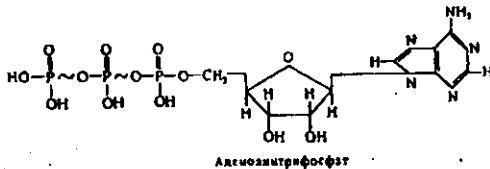
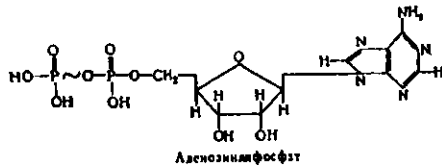
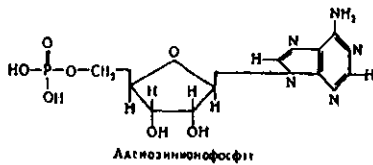
Бирикмалар	Энергия кДж/моль
Фосфоенол сирка кислота Креатинфосфат	62, 1 4 3, 3 30, 6
АТФ            АДФ        АДФ	30, 6 13, 8    - 13,
АМФ АМФ                    аденозин	8
Глюкоза-6-фосфат	

Организмларда энергия алмашинувида аденилат тизими (АТФ, АДФ, АМФ ва  $H_3PO_4$ ) ва бошқа фосфоорганик бирикмалар (НАД, НАДН<sub>2</sub>, НАДФ, ФАДН<sub>2</sub> ва бошқалар) асосий ўринни эгаллайди. Фосфорланиш жараёнларини хлоропластларда ёруғлик энергияси таъсирида (фотосинтез реакциялари), митохондрияларда органик бирикмаларнинг анорганик моддаларгача оксидланишида (нафас олиш химизми) ва биомембраналарда (оксидланиш ва ёруғликда фосфорланиш) кузатиш мумкин.

Организмларга энергия берадиган моддалар макроэргик бирикмалар бўлиб, улар фосфор гуруҳлари борлиги билан тавсифланади. Фосфор гуруҳлари парчаланганида ажралиб чиқадиган энергия биологик жиҳатдан муҳим моддалар синтези ва эркин кимёвий энергиянинг ишга айланишига боғлиқ ҳаёт фаолияти жараёнлари учун сарфланиши мумкин. Бу бирикмалардан барча тирик организмлар учун энг муҳими аденозинтрифосфат кислота – АТФ бўлиб, у аденозиндифосфат – АДФ ёки аденозинмонофосфат кислота – АМФ гача парчаланади. АТФ гидролизи, яъни ундан охириги фосфор гуруҳининг парчаланиб чиқиши куйидаги тенгламага мувофиқ кечади:

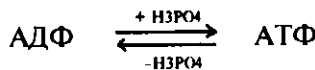
$ATP + H_2O \rightarrow ADP + H_3PO_4$ , бунда кимёвий потенциал  $\Delta G = 32.7$  кДж-мол<sup>-1</sup> бўлади, яъни эркин энергия камайиб боради. Ўз навбатида  $pADP + pN_3PO_4$ ,  $pATP$  бўлганда эса энергия кўпайиб боради. Чунки у энергияни ҳужайра ичида содир бўлаётган экзергоник жараёнлардан эндергоник жараёнларга ўтказиши. Экзергоник – ҳужайрада эркин энергиянинг ажралиш жараёнлари. Экзергоник – ҳужайрада эркин энергиянинг ўзлаштирилиш жараёнлари. Аммо организмларнинг энергия таъминоти жараёнида АТФ марказий ўринни эгаллайди. АТФ – аденин, рибоза ва уч молекула фосфат кислотадан таркиб топган органик модда (13-чизма).

АТФ (аденозинтрифосфат кислота) организм ҳужайраларида доимо синтезланиб ва истеъмол қилиниб туради. АТФ ўзининг пирофосфат боғларида (макроэргик боғлар) кўп энергия сақлайди. У фотосинтез жараёнида хлоропластларда ва ҳужайра митохондриясида моддаларнинг оксидланиши натижасида ажралиб чиққан энергияни фосфорлаш йўли билан макроэргик фосфат боғлари ( $\sim P$ ) шаклида тўплайди ва организмнинг энергияга эҳтиёжи бўлган ҳамма жойларини энергия билан таъ-



13-чизма. АМФ, АДФ ва АТФ ларнинг тузилмавий формуллари.

минлайди. АТФнинг парчаланиши натижасида 8-10 ккал/мол энергия ажралиб чиқади. Хужайралардаги:



Ўзгаришлар фосфорил гуруҳининг  $\text{-O} \sim \text{P} \begin{array}{l} \text{O} \\ \parallel \\ \text{O} \end{array}$  кўчирилиши

йўли билан содир бўлади. Бу реакцияларда аденилаткиназа ферментлари иштирок этади. Ўз навбатида у реакцияларнинг фаоллиги ҳарорат, pH,  $\text{Mg}^{+2}$  ионларнинг концентрациясига, АТФ, АДФ ва эркин фосфор миқдорларига боғлиқ бўлиб, АТФ гидролизи натижасида энергия миқдори - 4 дан - 15 ккал/молгача ўзгариши мумкин. Гидролиз энергиясининг андоза даражаси - 7, 3 ккал/мол.

Тирик хужайраларда энг муҳим энергия манбаи оксидатив фосфорланишдир. Гетеротроф организмларнинг хужайраларида бир молекула глюкозанинг  $\text{CO}_2$  ва  $\text{H}_2\text{O}$  гача парчаланиш жараёнидаги гликолизда 2 молекула самарали АТФ ва 2 молекула қайтарилган НАД. $\text{H}_2$  ҳосил бўлади. Ҳар бир молекула НАД. $\text{H}_2$  нинг ажраладиган кимёвий энергияси ҳам учта АТФ энергиясига тенг. Демак, гликолиз жараёнида ажраладиган энергиянинг умумий қиймати 8 молекула АТФ га



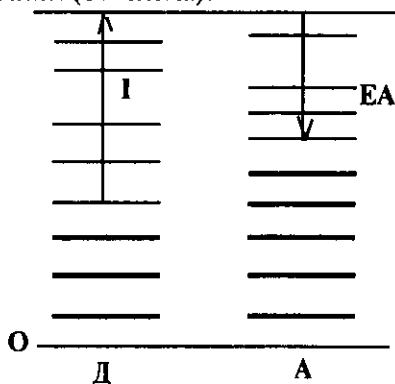
тенг бўлади. Оксидланиш жараёнининг иккинчи – аэроб босқичидаги энергиянинг миқдори 30 молекула АТФ га тенг бўлади. Умуман бир молекула глюкозанинг оксидланиш жараёнида 38 молекула АТФ ҳосил бўлади. Органик моддалар оксидланишининг пентозомонофосфат циклида 36 молекула АТФ ҳосил бўлади. Хужайраларда АТФ гидролизи - ҳаётий жараёнлар учун энергия манбаи ҳисобланади: ҳаракатлар, моддаларнинг фаол транспорти, биосинтезлар ва бошқалар.

### 2.3. ДОНОР-АКЦЕПТОР ТИЗИМИ

Инглиз олими А.Сент-Дерди (1971) тирик хужайра – бу машина ва унинг ишлаши учун энергия зарур, деган фикрга асосланади. Унинг кўрсатишича, электронлар ҳамма тирик жараёнлар учун энергия, информация ва заряд ташувчи асосий ёқилғидир. Хужайранинг физиологик ҳолати ундаги электрон донорлари ва акцепторларининг нисбатига боғлиқ бўлади. Ҳаётий жараёнларни бошқарувчи «кимёвий энергия – аслида электронлар энергиясидир».

Ядронинг тортиш кучини енга оладиган энергия даражаси – ионизация потенциали бўлиб, у электронвольт (эв) билан белгиланади. Водороднинг ионизация потенциали 13 эв.га тенг, яъни водород атомидан электронни ажратиш учун 13 эв. энергия сарфланади. Агар ионизация потенциали қанча кам бўлса, электрон энергияси ва унинг реакция қобилияти шунча юқори бўлади. Электрон берувчи моддалар – донор (Д) ва электрон қабул қилувчи моддалар – акцептор (А) деб аталади. Электронларнинг бундай ўтказилиши донор - акцептор тизимларининг ўзаро таъсири деб аталиши мумкин.

Донордан акцепторга электронлар ўтказилиши жараёнида қанча энергия сарфланиши ёки ажралиб чиқишини назарий жиҳатдан ҳисоблаб чиқиш мумкин. Агар электрон донордан ажралиб биронта акцепторнинг тўлдирилмаган қаватига қабул қилинса, уни схематик равишда куйдагича тасвирлаш мумкин (14-чизма):



14-чизма. Донордан (Д) акцепторга (А) электронлар ўтказилиши: қора чизиқлар тўлдирилган ва ингичка чизиқлар тўлдирилмаган электрон қаватлар.

Чизмада кўрсатилишича, электрон тўлдирилган энг юқори донор қаватидан тўлдирилмаган энг пастки акцептор қаватига ўтади. Бундай донор - акцептор тизимида электронлар кўчиши натижасидаги умумий энергия (E) миқдори қуйидагича бўлади:

$$E = I - E_A + D.$$

Умумий энергияни донор I нинг ионизация потенциали асосида сарфланадиган энергияси билан акцепторнинг  $E_A$  электрон қабул қилишида ҳосил бўладиган фарқ белгилайди, бу ерда  $\Delta$  – акцепторга электронлар бирлашиши натижасида ҳосил бўладиган қўшимча энергия.

Агар  $I > E_A$  бўлса, энергия сарфланиши зарур,  $E_A > I$  бўлса, у ҳолда электронлар ўтказилиши ўз-ўзидан содир бўлади.

Тирик организмларда тўпланган ҳамма кимёвий энергия ўсимликлар томонидан ютилган фотонлар (кўёш нури) энергиясидир. Фотонларнинг ўсимликлар томонидан ютилиши натижасида электронлар ўзининг энг юқори энергетик даражага эга бўлган биопотенциалига эришади ва ҳаётий кучга айланади. Яъни электронлар берган энергия ҳисобига ҳаётий жараёнлар содир бўлади ва у кимёвий боғлар энергиясига айланиб, макроэнергетик фосфат боғларни (АТФ ва бошқалар) ҳосил қилади. Чунки электронлар энергияси тўғридан-тўғри захирага тўпланмайди. Макроэнергетик боғларни Липман ~ Р симболи билан белгилашни таклиф этган эди. Бундай ўзгаришлар фосфорланиш жараёнларида содир бўлади, яъни оксидланиш - қайтарилуш жараёнларида ҳосил бўлган макроэргик бирикмалар (АДФ, АТФ, НАД, НАДФ, ФАДФ ва бошқалар) юқори энергетик даражага эга бўлади.

Ҳужайраларда АТФ кўп тўпланмайди, акс ҳолда ҳужайранинг осмотик босими жуда юқори бўлар эди. АТФ ёғлар, углеводлар синтезида фойдаланилади ва шу бирикмалар ҳолатида кўп миқдорда энергия тўпланади. Бу бирикмаларнинг оксидланиши натижасида уларнинг энергияси қайта АТФ энергиясига ўзгаради.

Умуман биз “электрон энергияси” деганда, битта электроннинг юқори биопотенциалини кўзда тутамиз. Макроэргик боғ энергияси деганда шу боғни ҳосил қилувчи электронлар гуруҳининг умумий энергияси тушунилади.

## 2.4. БИОМЕМБРАНАЛАРНИНГ РОЛИ

Профессор В.П.Скулачев (1989) биоэнергетика биология фанлари тизимидаги энергия таъминоти ҳақидаги фан бўлиб, у ташқи ресурслар энергиясининг биологик фойдали ишга ўзгаришини ўрганайди, деб таъкидлайди. Шу фикрга асосан уни молекуляр биоэнергетика, ҳужайра, бутун организм, биоценоз ва биосфера биоэнергетикасига ажратади.

Барча тирик организмларда, жумладан, ўсимликларда энергия алмашинуви жараёнида мембраналар марказий ўринни эгаллайди. Чунки

тирик ҳужайраларга энергиянинг қабул қилиниши, ўзгариши ва ўзлаштирилиши жараёнлари мембраналар орқали содир бўлади. Биологик мембраналар табиий плёнкадан иборат бўлиб, қалинлиги 5-7 мкм оқсил ва липидлардан иборат. Биомембраналарнинг липид қобиғи асосан фосфолипидлар ёки глико- ва сулфолипидлардан тузилган. Биомембраналарнинг асосий таснифий хусусиятларини оқсиллар тавсифлайди. Мембрана оқсиллари ўртасида ферментлар, ташувчилар, пигментлар ва рецепторлар мавжуд. Кўпчилик мембраналарнинг энг муҳим функцияси бир шаклдан иккинчи шаклга ўзгартиришдан иборат. Бу функцияни махсус оқсиллар - энергияни қайта ўзгартирувчилар амалга оширади. Бундай мембраналар кўпчилик моддаларни ўтказмайди.

Энергияни қайта ўзгартирувчи мембраналар ўртасида энг юқори биологик аҳамиятга эга бўлганлари: митохондрияларнинг ички мембраналари, бактерияларнинг ички (цитоплазматик) мембраналари, эукариот ҳужайраларнинг ташқи мембранаси, хлоропласт тилакоидлари, ўсимлик ҳужайрасининг вакуоляр мембранаси (тонопласт).

Айрим биомембраналар энергияни бир шаклдан иккинчи шаклга қайта ўзгартиролмайди. Бундай мембраналар энергетик функцияни бажармайди. Масалан, митохондрияларнинг ташқи мембранаси ва грамманфий бактериялар мембранаси. Чунки уларнинг таркибида алоҳида оқсил — порин бўлиб, улар майда тешикчалар ҳосил қилади ва айрим кичик молекуляр бирикмаларни бемалол ўтказиши.

Биомембраналарда энергиянинг қайта ўзгариш шаклини қуйидагича тасвирлаш мумкин:

Энергия манбаи →  $D\mu I$  → иш.

Бунда мембрана тизимида манбадан истеъмол қилинган энергия даставвал ион  $I$  транспорти учун фойдаланилади, яъни мембрана ичидаги электрик майдон кучи ва катта концентрацияга қарши йўналтирилган бўлади. Бу жараён мембранани энергиялаш дейилади. Кейинчалик электрик ва осмотик шаклда тўпланган энергия фойдали иш бажариш учун ҳаракатланувчи куч сифатида фойдаланилади.

Умуман, ташқи энергиянинг фойдаланилиши ва унинг ҳисобига иш бажарилиши жараёнида  $D\mu I$  нинг ҳосил бўлиши ва фойдаланилиши бири-бирига боғлиқлиги маълум бўлди. Шунинг учун ҳам ион  $I$  боғловчи ион дейилиши мумкин. 1961 йилда П. Митчел биомембраналарда боғловчи ион ролини  $H^+$  бажаришини кўрсатган эди. Кейинчалик  $Na^+$  роли ҳам маълум бўлди.

Ҳозирги пайтда мембраналарнинг биоэнергетик таснифи қуйидагича кўрсатилади:

*А. Энергияни қайта ўзгартирувчи мембраналар, боғловчи ион сифатида  $H^+$  дан фойдаланувчилар:*

- 1) митохондрияларнинг ички мембраналари;
- 2) хлоропласт тилакоидларининг мембранаси;
- 3) хлоропластлар деворининг ички мембранаси;
- 4) кўпчилик бактерияларнинг ички (цитоплазматик) мембранаси;
- 5) бактериал хроматофорларнинг мембранаси;
- 6) ўсимлик ва замбуруғлар хужайрасининг ташқи мембранаси;
- 7) ўсимлик ва замбуруғ вакуоласи мембранаси (тонопласт).

*Б. Энергияни қайта ўзгартирувчи мембраналар, боғловчи ион сифатида  $Na^+$  дан фойдаланувчилар:*

- 1) ҳайвонлар хужайрасининг ташқи мембранаси;
- 2) айрим денгиз аэроб ва анаэроб бактерияларнинг ички (цитоплазматик) мембраналари.

*В. Энергияни қайта ўзгартирувчи ва фақат ион градиенти ҳосил қилувчи мембраналар:*

- 1) лизосом мембранаси ва Голжи аппарати (энергия  $ATP \rightarrow \Delta H$  турида ўзгаради);
- 2) айрим ҳайвон хужайраларининг ташқи мембранаси ( $ATP \rightarrow \Delta H$ );
- 3) саркоплазматик ретикулум,  $Ca^{2+}$  тўпловчилар ( $ATP \rightarrow Ca$ ).

*Г. Энергияни қайта ўзгартира олмайдиган мембраналар:*

- 1) митохондрияларнинг ташқи мембранаси;
- 2) хлоропласт деворининг ташқи мембранаси;
- 3) бактерияларнинг ташқи мембранаси;
- 4) пероксисомаларнинг мембранаси.

*Д. Энергетик функцияси тўла тасдиқланмаган мембраналар:*

- 1) эндоплазматик ретикулум (микросомалар);
- 2) хужайра ядросининг мембранаси.

Юқоридики кўрсатилган А ва Б гуруҳ мембраналарда бўшатилаётган ва ўзлаштирилаётган энергетик жараёнлар  $DH$  (А гуруҳда) ёки  $DNa$  (Б гуруҳда) ҳосил бўлиши ва фойдаланиши билан тавсифланади.

Ҳар бир гуруҳ мембраналар энергия сарфи учун ўз манбаларидан фойдаланади. Мембраналарда асосан  $DH$  ёки  $DNa$  ҳолатда, мембранасиз қисмларда  $ATP$  ёки бошқа макроэнергетик моддалар фойдаланилади. Ўз навбатида  $DH$  ва  $DNa$  энергияси қайта  $ATP$  энергиясига ҳам айланиши мумкин.

## III БОБ

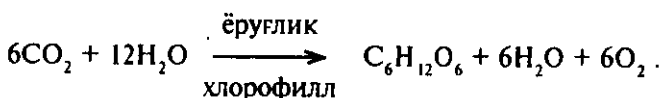
# ФОТОСИНТЕЗ

### 3.1. ФОТОСИНТЕЗ ВА УНИНГ АҶАМИЯТИ

Табиатдаги барча тирик организмларнинг ҳаётий жараёнлари динамик равишда энергия билан таъминланишга асосланган. Бу энергиянинг ягона манбаи қуёш энергияси бўлиб, организмлар уни тўғридан-тўғри эмас, балки эркин кимёвий энергия ҳолидагина ўзлаштириш қобилиятига эгадирлар. Бу органик моддалар таркибидаги кимёвий боғлар энергиясидир. Уни фақат яшил ўсимликлар ва қисман автотроф микроорганизмларгина ҳосил қилиши мумкин.

Яшил ўсимликлар танасида қуёш нури таъсирида анорганик моддалардан ( $\text{CO}_2$  ва  $\text{H}_2\text{O}$ ) органик моддаларнинг ҳосил бўлиши фотосинтез дейилади. Фотосинтез Ер юзида қуёш энергиясини кимёвий энергияга айлантирувчи ягона жараёндир. Ҳосил бўлган органик моддалар жамики организмлар учун энергия манбаи, умуман ҳаёт асосини ташкил этади. Шу билан бирга фотосинтез табиатдаги кислороднинг ҳам ягона манбаидир.

Фотосинтез жараёнини қуйидаги схематик тенглама билан ифода-лаш мумкин:



Яшил ўсимликларнинг ҳаёти узлуксиз равишда органик моддалар тўплаш ва табиатга молекуляр кислород ажратиш билан тавсифланади. Шунинг учун ҳам табиатдаги бошқа организмларнинг, жумладан, ҳайвонлар ва одамларнинг ҳаёти ўсимликларда бўладиган фотосинтезга боғлиқ. Чунки бу организмлар органик моддаларни тайёр ҳолда фақат ўсимликлар орқали оладилар.

### 3.2. ФОТОСИНТЕЗНИ ЎРГАНИШ ТАРИХИ

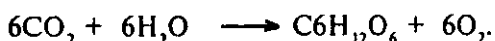
Фотосинтезни ўрганиш бўйича биринчи тажрибани инглиз кимёгари Дж. Пристли 1771 йилда ўтказди. У шам ёндирилиши ёки сичқоннинг нафас олиши натижасида ҳавоси “бузилган” шиша қалпоқ остига яшил ялпиз шохчасини қўйган ва бир неча кундан кейин унда ҳаво яхшиланганини аниқлаган. Яъни ялпиз сақланган қалпоқ остида шам узоқ муддат ўчмасдан ёнган, сичқон эса яшаган.

1779 йилда голландиялик врач Я.Ингенхауз жуда кўп марта Пристли тажрибасини такрорлади ва ўсимликлар фақат ёруғликда ҳавони тозалайди, қоронгида эса ҳайвонлар каби ҳавони бузади, деган хулосага келди. Шундай қилиб, Пристли ва Ингенхаузлар ўсимликларда қарама-қарши икки хил жараён мавжудлигини аниқладилар. Лекин ўсимликлар учун бунинг нима аҳамияти борлигини тушунмадилар.

Швейцариялик олим Ж.Сенебе 1782 йилда тажрибалар натижасида ўсимликлар ёруғликда кислород ажратади ва шу билан бир вақтда бузилган ҳавони ( яъни  $\text{CO}_2$  ни ) ютади, деган хулосага келди.

1804 йилда швейцариялик олим Т.Соссюр ўсимликларнинг ёруғликда  $\text{CO}_2$  ни ютиб ўз танасида углерод тўплашини аниқлади. У қабул қилинган карбонат ангидрид ва ажралиб чиқадиغان кислороднинг нисбати бир-бирига тенглигини, органик модда ҳосил бўлиши жараёнида карбонат ангидрид билан бир қаторда сув ҳам иштирок этишини биринчи марта тажрибалар асосида кўрсатди.

Француз агрохимёгари Ж.Б.Буссенго 1840 йилда фотосинтез соҳасида қилинадиган ишлар натижаларини ҳар томонлама текшириб кўрди ва Соссюрнинг хулосаларини тасдиқлади, илк бор фотосинтезнинг шаклий тенгламасини тузди :



Ёруғликнинг фотосинтез жараёнидаги ролини аниқлаш масаласи билан шунингдек, америкалик физик Дж.У.Дрепер, кейинчалик Ю.Сакс ва В.Пфедферлар шуғулландилар. Улар фотосинтез жараёни ёруғлик спектрининг сариқ нурларида энг яхши содир бўлади, деган хулосага келдилар. Лекин 1875 йилда йирик физиолог олим К.А.Тимирязев бу хулоса хато эканлигини аниқлади.

Тажрибалар асосида у энг кучли фотосинтез жараёни хлорофилл молекуласи ютадиган қизил нурларда содир бўлишини кўрсатди. К.А.Тимирязевнинг бу соҳада бажарган ишлари “Ўсимликларнинг ёруғликни ўзлаштириши” (1875) мавзусида ёзган докторлик диссертациясида ва “Кўёш, ҳаёт ва хлорофилл” (1920) деган китобида жамланган.

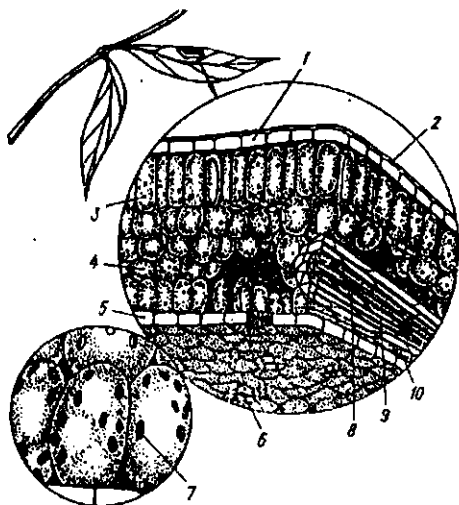
Шундай қилиб, XVIII ва XIX асрларда яшил ўсимликларда содир бўладиган фотосинтез жараёни ва унинг асосий томонлари аниқланди: карбонат ангидриднинг ютилиши, молекуляр кислороднинг ажралиши, ёруғликнинг зарурлиги, хлорофиллнинг иштироки ва органик моддаларнинг ҳосил бўлиши.

XIX асрда фотосинтезни ўрганиш янада жадалроқ кечди. Асосий тажрибалар фотосинтетик орган – хлоропластлар, пигментлар ва асосан фотосинтез механизмини ўрганишга қаратилди. Бу соҳада М.С.Цвет, В.Н.Любименко, А.А.Иванов, А.А.Рихтер, С.П.Костичев, Т.Н.Годнев, О.Варбург, М.Калвин, Е.И.Рабинович ва бошқаларнинг хизматлари катта бўлди.

Ҳозирги кунларда А.А.Красновский, А.А.Ничипорович, Ю.Тарчевский, А.Л.Курсанов, А.Т.Макроносков, Ю.Носиров сингари олимлар мазкур жараёни ўрганиш устида иш олиб бормоқдалар.

### 3.3. БАРГ – ФОТОСИНТЕТИК ОРГАН

Яшил ўсимликларнинг барги энг муҳим органлардан бири бўлиб, унда фотосинтез жараёни содир бўлади. Шунинг учун ҳам барг асосий фотосинтетик орган деб аталади. Унинг ҳужайравий тузилиши транспирация, нафас олиш ва асосан фотосинтезга мосланиб тузилган (15-чизма). Барг пластинкасининг устки ва остки томони пўст билан қопланган. Қопловчи тўқима эпидермис бир қатор зич жойлашган ҳужайралардан иборат. Бу ҳужайралар юпқа пўстли, рангсиз ва тиниқ бўлиб, ёруғликни яхши ўтказди. Пўст ҳужайралари орасида жойлашган махсус жуфт ҳужайралар оғизчалар вазифасини бажаради. Уларнинг тургор ҳолати ўзгариб туриши мумкин (шунга қараб улар ўртасидаги тешикча очилади ёки ёпилади). Оғизчалар кўпчилик ўсимликларда баргнинг пастки



15-чизма. Баргнинг тузилиши:

1—устки эпидермис; 2—кутикула; 3—бир-бирига зич жойлашган чўзинчоқ ҳужайралар; 4—бир-бири билан бўшлиқлар ҳосил қилиб жойлашган думалоқ ҳужайралар; 5—остки эпидермис; 6—оғизчалар; 7—хлоропласт; 8—ксилема; 9—флоэма; 10—обкладка ҳужайралари.

томонида, айримларида эса устки томонида ҳам бўлиши мумкин. Фотосинтез жараёнида ана шу оғизчалар орқали карбонат ангидрид ютилиб, молекуляр кислород ажралиб чиқади.

Устки ва пастки пўстлар орасида барг этини (мезофилл) ҳосил қилувчи ҳужайралар жойлашган. Аксарият ер устида ўсувчи ўсимлик барглариди у икки қаватдан иборат. Устки пўст остида жойлашган қават таёқчаларга ўхшаш, чўзинчоқ бир-бирига зич жойлашган ҳужайралардан ташкил топган. Бу ҳужайраларда хлоропластлар сони кўп. Улар органик моддаларни синтез қилувчи асосий қават ҳисобланади. Унинг остидаги ҳужайралар кўпинча думалоқ шаклда бўлиб, бир-бири билан бўшлиқлар ҳосил қилиб жойлашади. Бўшлиқлар оғизчалар билан туташган. Бу эса газларнинг алмашинуви учун қулай шароит яратади. Ундан ташқари бу ҳужайраларда ҳам хлоропластлар бор, яъни улар фотосинтез жараёнида қатнашадилар.

Баргларда фотосинтез тўхтовсиз давом этиши учун улар сув билан таъминланган бўлишлари керак. Бунда оғизчалар очиқлиги катта аҳамиятга эга.

**ХЛОРОПЛАСТЛАР.** Фотосинтез жараёни асосан баргларда ва қисман ёш новдаларда содир бўлишининг сабаби уларда хлоропластларнинг борлигидир. Ўсимликларнинг фотосинтетик тизими хлоропластларда мужассамлашган. Хлоропластлар барча тирик организмлар учун кимёвий энергия манбаи — органик моддаларни тайёрлайди.

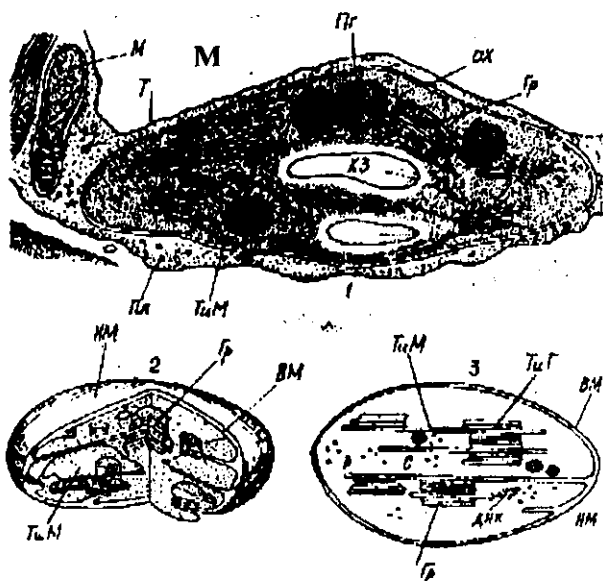
Баргнинг ҳар бир ҳужайрасида ўртача 20-50 тагача ва айримларида ундан кўпроқ ҳам хлоропластлар бор. Хлорофилл пигменти хлоропластларда жойлашганлиги учун улар яшил рангда бўлади. Хлоропластларда фотосинтез жараёнининг ҳамма реакциялари рўй беради: ёруғлик энергиясининг ютилиши, сувнинг фотолизи ( парчаланиши) ва кислороднинг ажралиб чиқиши, ёруғликда фосфорланиш, карбонат ангидриднинг ютилиши ва органик моддаларнинг ҳосил бўлиши. Шунга асосан уларнинг кимёвий таркиби ва тузилмавий шакли ҳам мураккаб хусусиятга эга (16-чизма).

Хлоропластлар таркибида сув кўп, ўртача 75 фоизни ташкил этади, қолганлари қуруқ моддадан иборат. Умумий қуруқ моддалар ҳисобида оқсиллар 35-55 фоиз, липидлар 20-30 фоиз, қолганини минерал моддалар ва нуклеин кислоталари ташкил этади. Хлоропластларда жуда кўп ферментлар ва фотосинтезда иштирок этадиган ҳамма пигментлар жойлашган.

Хлоропластлар қўшқаватли мембрана билан ўралган бўлиб, улар юқори функционал фаолликка эгадирлар. Ички тузилиши жуда мураккаб. Строма (асосий гавда) ва граналардан иборат. Улар ўз навбатида ламелляр ва пластинкасимон тузилиши билан тавсифланади. Граналарда тилакоидлар жойлашади. Ёш хлоропласт граналарида 3-6 та тилакоид бўлса, вояга етганларида бу сон 45 тагача етиши мумкин. Ламеллаларнинг юзаси майда бўртмачалар — глобулалар билан қопланган. Улар квантосомалар дейилади.

Турли хил ўсимликларнинг хлоропластлари сони, шакли, ҳажми билан бир-биридан фарқ қилади.





16-чизма. Хлоропласт ультраструктурасининг схематик тасвири:

1—тамаки барги мезофил хужайраларидаги хлоропласт ва митохондрияларнинг электрон микроскопда кўриниши (20000 марта катталаштирилган); 2—хлоропласт тузилманинг уч ўлчамли тасвири; 3—хлоропласт ички тузилишининг кесимида кўриниши: ВМ—хлоропласт пўстининг ички мембранаси; Гр—грана, ДНК—пластида ДНКсининг ипи; К—крахмал доначаси; М—митохондрия; ДМ—хлоропласт пўстининг ташқи мембранаси; ОХ—хлоропласт пўсти; ПГ—пластоглобула; ПЛ—плазмолемма; Р—хлоропласт рибосомаси; С—stroma; Т—тонопласт; ТиГ—грана тилакоиди; ТиМ—ламелла тилакоиди; МВ—марказий вакуола.

Яшил ўсимликларнинг баргларида хлоропластлар уч хил йўл билан ҳосил бўлиши мумкин: 1) оддий бўлиниш йўли билан; 2) айрим хужайралар меъёрий ҳолатларининг бузилиши оқибатида куртакланиш йўли билан; 3) хужайра ядроси орқали кўпайиш билан. Бу йўл асосий деб қабул қилинган. Дастлаб хужайра ядросининг мембранасида жуда кичик бўртмача юзага келади. У аста-секин йириклашиб, ядро мембранасидан ажралади, хужайра цитоплазмасига ўтади ва шу ерда тўла шаклланади (17-чизма).

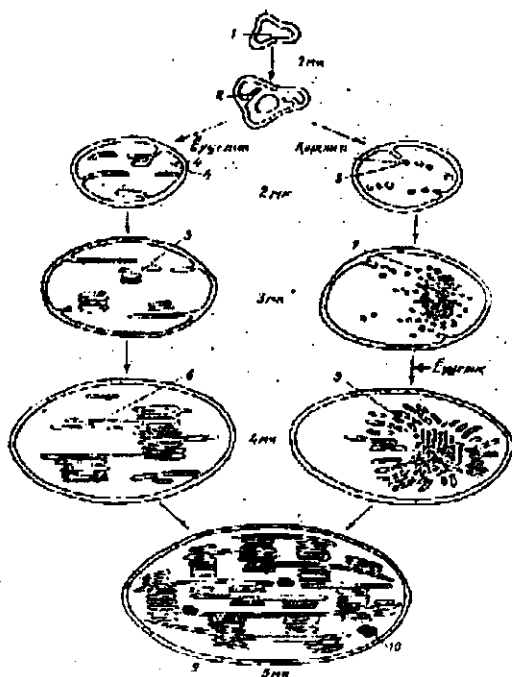
Хлоропластларнинг тўла шаклланиши учун ёруғликнинг бўлиши шарт.

Қоронғиликда хлоропластларнинг стромаси ва унинг ҳажми ҳосил бўлади. Лекин ички тузилиши — ламеллалар, пластинкалар, граналар, тилакоидлар ва хлорофилл пигментлари фақат ёруғликда ҳосил бўлади.

**ХЛОРОПЛАСТ ПИГМЕНТЛАРИ.** Хлоропласт таркибида учрайдиган пигментлар фотосинтез жараёнида асосий рол ўйнайди. Ўсимлик пигментларини ўрганишда М.С.Цветнинг 1901-1913 йилларда кашф этган адсорбцион хроматография усули жуда катта аҳамиятга эга. М.С.Цвет шу усулдан

фойдаланиб, 1910 йилда хлорофилл “а” ва “б” ҳамда сариқ пигментларнинг гуруҳлари мавжуд эканлигини аниқлади.

Хлоропластлар таркибида учрайдиган пигментлар асосан учта синфга бўлинади: 1) хлорофиллар, 2) каротиноидлар, 3) фикобилинлар.

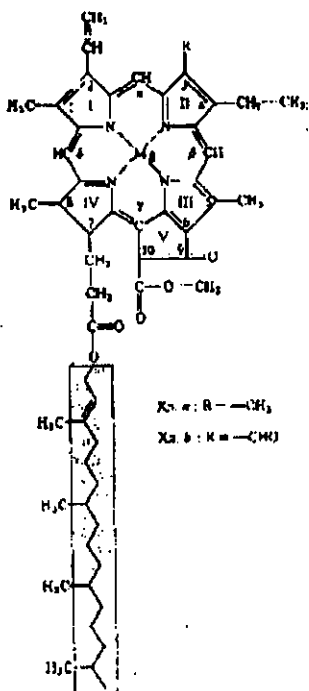


17-чизма. Хлоропластлар онтогенези:

Чапда — хлоропластларнинг ёруғликда ривожланиши (ламеллалар ва граналар мейёрий ҳосил бўлаётир). Ўнгда — уларнинг қоронғида ривожланиши (проламелляр тана ҳосил бўлаётир). 1—инициал бўртмача; 2—ички мембрананинг ботиб кириши; 3—пропластида; 4—ички ламеллалар ҳосил бўлиши; 5—грана; 6—строма ламелласи; 7—проламелляр тана; 8—ламелла ҳосил бўлиши; 9—стилган хлоропласт; 10—ёғ томчиси.

**ХЛОРОФИЛЛАР.** Биринчи марта 1817 йилда француз кимёгарлари П.Ж.Пелте ва Ж.Кавантулар ўсимлик баргидан яшил пигментни ажратиб оладилар ва уни хлорофилл деб атайдилар. Бу юнунча “chloros” — яшил ва “phyllon” — барг сўзларидан олинган.

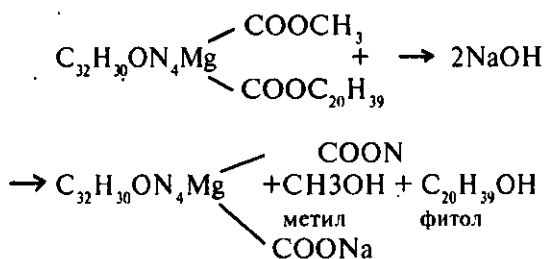
1906-1914 йилларда немис кимёгари Р.Вилштеттер хлорофиллнинг кимёвий таркибини ҳар томонлама ўрганиш натижасида унинг элементар таркибини аниқлади: хлорофилл “а” —  $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$  ва хлорофилл “б” —  $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ . Немис биокимёгари Г.Фишер эса 1930- 1940 йилларда хлорофиллнинг тузилмавий формуласини аниқлади (18-чизма).



18 - расм. Хлорофиллнинг тузилмавий формуласи (хлорофилл "а").

Хлорофиллар асосан тўртта пиррол ҳалқасини бирлаштирган порфирин бирикмалар бўлиб, улар таркибида магний ва фитол қисми бор.

Фитол асосан тўртта тўйинмаган изопрен углеводород молекуласидан тузилган. Умуман, хлорофилл хлорофиллин дикарбон кислотаси билан метил ҳамда фитол спиртларининг бирикмасидан ҳосил бўлади ва мураккаб эфирлар гуруҳига киради. Шунинг учун ҳам натрий ишқори таъсир этса, у хлорофиллин кислотасининг натрий тузи, метил ва фитол спиртларига парчланади:

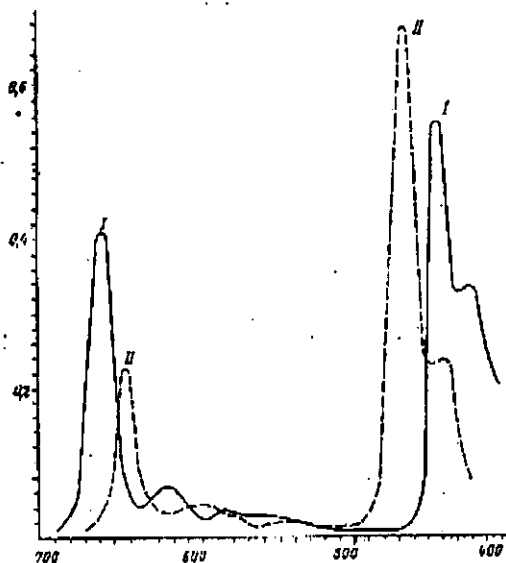


Хлорофилл "б"нинг хлорофилл "а"дан фарқи шундаки, унинг тузилма-сидаги битта метил гуруҳи алдегид гуруҳга алмаштирилган.

Юксак ўсимликлар ва сувўтларида "а", "б", "с" каби хлорофиллар борлиги аниқланган. Шулардан хлорофилл "а" ва "б" жуда кўпчилик ўсимликларда синтез қилинади. Улар ранглариغا қараб ҳам бири-биридан фарқ қилади. Хлорофилл "а" тўқ яшил рангда, хлорофилл "б" эса сарикроқ яшил рангда. Меъёрда ривожланган баргларда хлорофилл "а" тахминан 1,2-1,41 баравар хлорофилл "б" дан кўп учрайди. Бу нисбат ўсимлик турлари, яшаш шароитлари ва бошқаларга қараб бироз ўзгариши мумкин.

1921 йилда В.Н.Любименко хлорофиллнинг оксиллар билан боғлиқлигини кўрсатди. Ҳақиқатан ҳам ўсимликлар баргини сув билан ишқаласа, сувли тўқ яшил коллоид эритма ҳосил бўлади, лекин хлорофилл ажралмайди. Бунинг сабаби хлорофиллларнинг оксиллар билан боғлиқлигидалир. Бундай эритма ёруғлик таъсирига ҳам чидамли бўлади. Агар барг спирт ёки ацетон эритмасида ишқаланса, хлорофилл баргдан осонлик билан ажралади. Чунки бу эритмалар оксилларга фаол таъсир этади ва денатурацияга учратади. Хлорофиллнинг спиртли ёки ацетонли эритмаси ёруғлик

таъсирига чидамсиз бўлади ва рангини тез йўқотади. Умуман, хлорофилл хлоропластларда хлорофилл-оқсил комплекси шаклида бўлиб, уларнинг мустаҳкамлик даражаси бир неча хил (адсорбцион ёки кимёвий) бўлади. Кимёвий боғланган хлорофилл-оқсил комплекси жуда мустаҳкам бўлиб, ўсимликлар ноқулай шароитларга тушганда узоқ муддатда сақланади ва ўз функциясини бажаради.



19-чизма. Хлорофиллнинг эфирли эритмаларда ёруғликни ютиш спектри: I—хлорофилл “а”; II—хлорофилл “б”.

Хлорофилл “а” нинг эриш ҳарорати 117-120°C га тенг. Спиртда, бензолда, хлороформ, ацетон ва этил эфирда яхши эрийди. Сувда эрмайди. Хлорофилл “а” барча фотосинтетик организмлар учун умумий ягона пигментдир. Чунки бу пигмент орқали ютилган ёруғлик энергияси тўғридан-тўғри фотосинтетик реакцияларда ишлатилиши мумкин. Қолган барча пигментлар томонидан ютилган ёруғлик энергияси ҳам хлорофилл “а” га етказиб берилади ва у орқали фотосинтезда ишлатилади.

Этил эфирда ажратиб олинган хлорофилл молекулалари ёруғлик энергиясининг тўлқин узунлиги қисқароқ бўлган кўк қисмидан бироз ва асосан қизил нурларни ютади (19-чизма).

Хлорофилл “а” қизил спектрдан 660 - 663 нм ва кўк спектрдан 428-430 нм, хлорофилл “б” эса қизил спектрдан 642- 644 нм ва кўк спектрдан 452-455 нм.га тенг бўлган нурларни ютади. Хлорофилл молекулалари ёруғлик спектрининг яшил ва инфрақизил нурларини умуман ютмайди. Демак, хлорофилл ёруғлик нурларининг ҳаммасини ютмай, танлаб ютиш хусусия-

тига эгадир. Хлорофиллнинг бу хусусиятини унинг спиртли ёки ацетонли эритмасидан ёруғлик нурларини ўтказиб, спектроскопда кўриш усули билан аниқлаш мумкин. Спектроскопда хлорофилл ютган спектр нурларининг ўрни қорамтир бўлиб кўринади, нурларни қайтаради. Акс этган ёруғликда хлорофилл қизил рангда кўринади. Унинг флуоресценция қобилияти фотокимёвий фаоллигидан далолат беради.

Ўсимликларнинг баргида хлорофилл махсус шароитлар мавжудлигида ҳосил бўлади: ривожланган пластидалар стромаси, ёруғлик, магний, темир ва бошқалар. Чунки пигментлар фақат пластидаларнинг ламелла ва граналаридагина вужудга келади. Магний тўғридан-тўғри хлорофилл молекуласининг таркибига, темир эса хлорофиллнинг ҳосил бўлишида иштирок этувчи ферментлар ( хлорофиллаза ва бошқалар ) таркибига киради. Хлорофилл фақат ёруғликда ўсган ўсимликларда ҳосил бўлади. Қоронғи жойда ўсган ўсимликларда у ҳосил бўлмайди.

Шунинг учун ҳам бундай ўсимликлар рангсиз ёки сариқ (каротиноидлар бўлгани учун) рангда бўлади. Улар этиолланган ўсимликлар дейилиб, қоронғидан ёруғликка чиқарилса тезда яшил рангга кира бошлайди, чунки хлорофиллнинг синтези бошланади.

Айрим ҳолларда ёруғликдаги ўсимлик баргларида ҳам сарғайиш (рангсизланиш) ҳодисалари рўй беради. Бу ҳодисага хлороз дейилади. Хлороз (рангсизланиш) кўпчилик ҳолларда тупроқда ўзлаштириладиган магний ёки асосан темирнинг етишмаслиги натижасида ассимиляция жараёнининг бузилишидан келиб чиқади. Хлорофиллнинг синтези тўхтаб қолади. Бундай ҳодиса, айниқса, оҳак миқдори юқори тупроқларда кўп учрайди. Оҳакли тупроқларда темир тузлари эримайдиган шаклга ўтганлиги сабабли илдишлар тупроқдан темирни ололмайди. Бундай ўсимликларга биронта темир тузининг паст концентрацияли эритмаси пуркалса, улар яна яшил рангга кира бошлайди. Хлороз ҳодисаси бошқа минерал элементлар (азот, марганец, мис, рух, молибден, калий, олтингургурт ва бошқалар) етишмаганлигидан ҳам содир бўлиши мумкин.

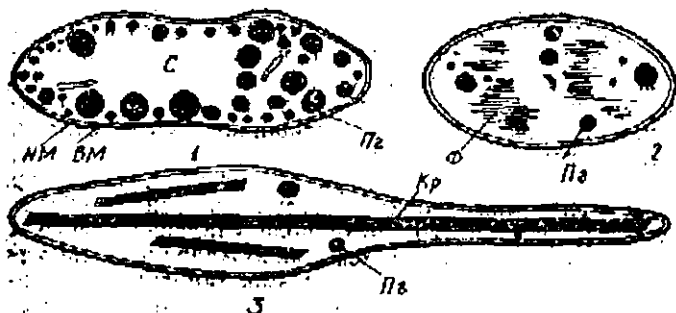
Умуман, хлорофиллнинг синтези ҳам, бузилиши ҳам тирик ҳужайралардаги мураккаб модда алмашинув жараёнининг йўналиши асосида содир бўлади. Ўсимликларда хлорофиллнинг умумий миқдори уларнинг қуруқ оғирлигига нисбатан 0,6-1,2 фоизни ташкил қилади.

**КАРОТИНОИДЛАР.** Яшил ўсимликларда хлорофилл билан биргалликда учрайдиган сариқ, тўқ сариқ, қизил рангдаги пигментлар гуруҳи каротиноидлар дейилади. Бу пигментлар ҳамма ўсимликларнинг хлоропластларида мавжуд. Ҳатто ўсимликларнинг яшил бўлмаган қисмларидаги хлоропластларининг ҳам таркибига киради. Масалан, хромопластлар сабзи ҳужайралари таркибида жуда кўп миқдорда бўлади (20-чизма) ва улар ҳам мураккаб тузилишга эга (21-чизма).

Каротиноидлар хлоропластларда хлорофилл билан биргалликда учрагани учун ҳам сезилмайди. Чунки хлорофиллнинг миқдори уларга нис-



20-чизма. Сабзи илдиз мевасининг хужайраси: 1—хромопластлар, 2—ядро.

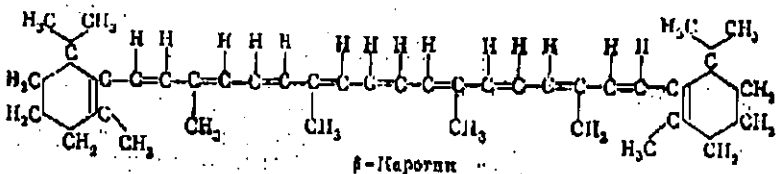
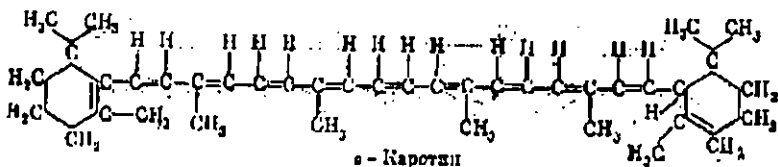


21-чизма. Хромопластларнинг электрон микроскопда кўриниши (шакли): 1—глобуляр; 2—фибрилляр; 3—кристаллик турдаги хромопластлар; ВМ—хромопласт пўстининг ташқи мембранаси; Пг—пластоглобуляр; С—stroma; Ф—фибрилляр.

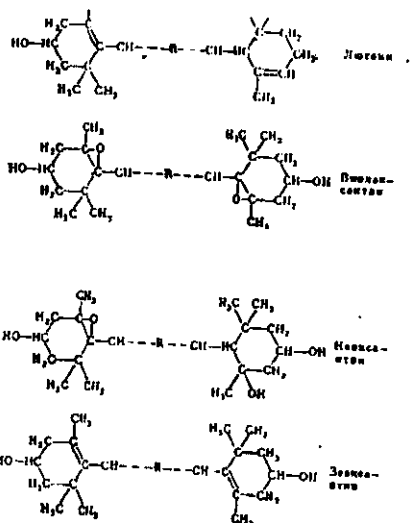
батан ўртача уч марта кўп. Лекин кузда хлорофилларнинг парчаланиши сабабли каротиноидлар кўрина бошлайди.

Яхши ўрганилган ўсимлик каротиноидлари иккита гуруҳга бўлинади: 1) каротинлар; 2) ксантофиллар.

Каротинлар ( $C_{40}H_{56}$ ) турли хил бўлиб, улардан а, В—каротинлар хлоропластларда хлорофилл билан биргаликда учрайди. Ликопин ( $C_{40}H_{56}$ ) меваларда учрайди. Бу пигментларнинг таркибида кислород йўқ ва ранглари асосан тўқ сариқ ёки қизил бўлади. Каротиннинг тузилма формуласига келсак, у 8 молекула изопрен қолдигидан иборат. Унинг иккала томонида тўртта изопрен гуруҳи ҳалқа шаклида туташиб, ионон шаклини ҳосил қилади. Булардан яхши ўрганилиб фотосинтез учун муҳим аҳамиятга эга бўлганлари — а ва В каротинлардир. Уларнинг умумий формулалари бир-бирига ўхшаш ( $C_{40}H_{56}$ ), фақат тузилмавий шаклида бироз фарқ бор (22-чизма).



22-чизма. Каротинларнинг тузилмавий формуллари.



23-чизма. Ксантофилларнинг тузилмавий формуллари.

Ксантофиллар таркибида кислород бор ва улар асосан сариқ рангда кўринади. Асосий вакиллари лютеин ( $C_{40}H_{56}O_2$ ), виолаксантин ( $C_{40}H_{56}O_4$ ) ва бошқалар (23-чизма).

Каротиноидлар хлорофилл, бензол, ацетон каби эритмаларда яхши эрийди. Юқори ҳарорат, ёруғлик ва кислоталар таъсирида енгил парчаланadi.

Каротиноидлар бир қанча физиологик вазифаларни бажаради:

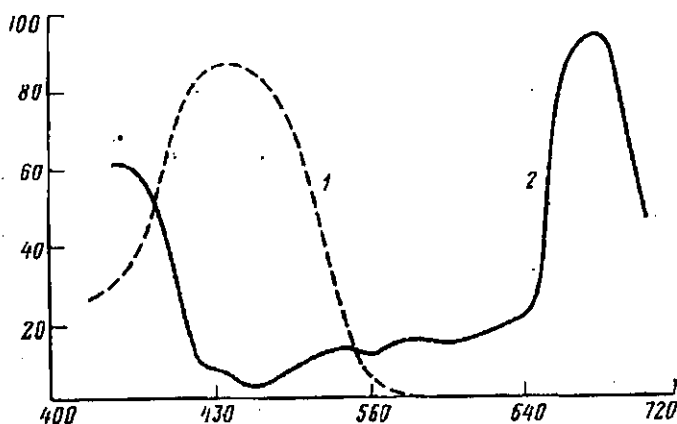
- 1) фотосинтез учун зарур бўлган ёруғлик нурларини ютади;
- 2) хлорофилл молекуласини кучли ёруғлик таъсиридан муҳофаза қилади;

3) фотосинтез жараёнида молекуляр кислороднинг ажралиб чиқишида иштирок этади.

Каротиноидлар тўлқин узунлиги қисқа бўлган (480-530 нм) кўк-бинафша ва кўк нурларни қабул қилиб, хлорофилл "а" га етказиб беради ҳамда фотосинтез жараёнида иштирок этади (24-чизма).

Ўсимликлар баргида қуруқ оғирлигига нисбатан 20 мг.гача, айрим ўсимлик турлари ва органларида, айниқса, айрим мевалар таркибида кўпроқ бўлиши мумкин.

**ФИКОБИЛИНЛАР.** Сув остида яшовчи ўсимликларда хлорофилл "а" ва каротиноидлардан ташқари махсус пигментлар ҳам борки,



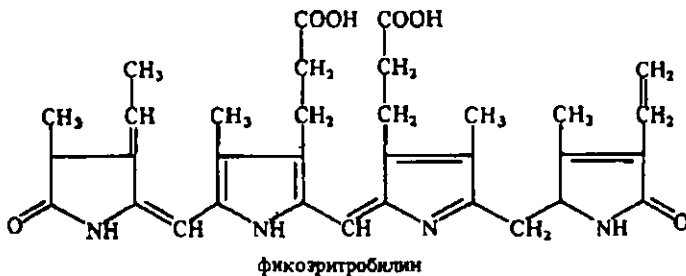
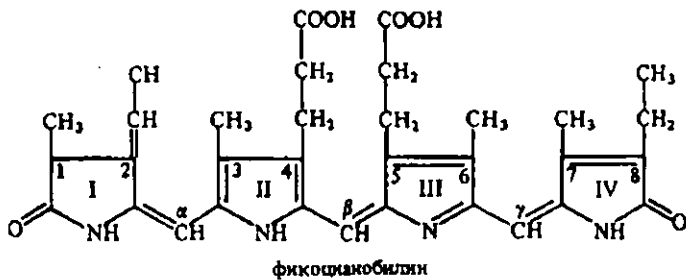
24-чизма. Каротиноидлар (1) ва хлорофиллнинг (2) ёруғлик ютиш спектри.

уларга фикобилинлар киради. Яхши ўрганилганлари фикоэритрин ва фикоцианиндир.

Фикоэритрин ( $C_{34}H_{47}N_4O_8$ ) – қизил сувўтларининг пигментиدير. Қизил рангга эга. Фикоцианин ( $C_{34}H_{42}N_4O_9$ ) – кўк-яшил сув ўтларининг пигменти бўлиб, кўк рангга эга. Фикобилинлар – бу мураккаб оқсиллардир. Уларнинг таркибига очиқ занжир ҳолида бирлашган тўртта пирол ҳалқаси киради. Бу ҳалқалар кўш боғлар орқали туташган (25-чизма). Уларнинг молекуласида металл атоми йўқ. Бу молекулалар оқсиллар билан мустақкам бирикма ҳосил қиладики, уларни фақат қайнатиб ёки кучли кислота таъсирида парчалаш мумкин.

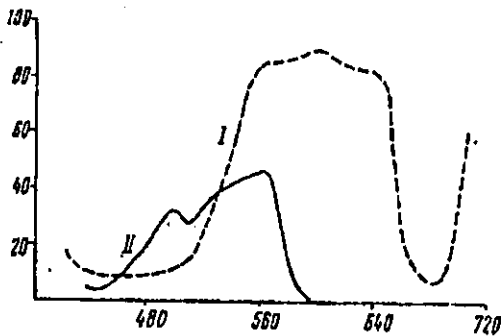
Фикобилинлар ёруғлик спектридан маълум тўлқин узунлигига эга нурларни ютади ва хлорофилл "а" га етказиб беради. Фикоэритринлар асосан тўлқин узунлиги 498 нмдан 508 нм.гача, фикоцианинлар 585 нмдан 630 нм.гача бўлган нурларни ютадилар (26-чизма).





25-чизма. Фикобилинларнинг тузилмавий формуллари.

Чуқурсув остида ўсувчи ўсимликлар учун бу пигментларнинг роли жуда катта. Чунки сувнинг юқори қатлами хлорофилл молекулалари қабул қилиши мумкин бўлган қизил нурларни ютиб қолади. Масалан, денгиз ва океанларда 34 м чуқурликда қизил нурлар тўла ютилиб қолади, 177 м чуқурликда сариқ нурлар, 322 м.да эса яшил нурлар, чуқурлик 500 м га етганда кўк-яшил нурлар ҳам тўла ютилиб қолади.

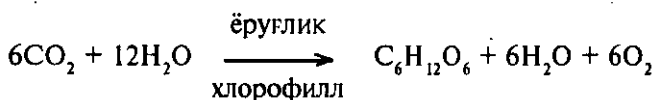


26-чизма. Фикобилинларнинг ёруғликни ютиш спектри:  
1-фикоэритрин; 2-фикоцианин.

Умуман, фикобилинлар томонидан ютилган ёруғлик энергиясидан 90 фоизга яқини хлорофилл “а” га етказиб берилади.

### 3.4. ФОТОСИНТЕЗ РЕАКЦИЯЛАРИ

Яшил ўсимликларда ёруғлик энергияси иштирокида органик моддалар ҳосил бўлиши ва молекуляр кислород ажралиб чиқишини ифодаловчи схематик тенгламани кўрсатган эдик:



Бу тенглама оддий кимёвий реакция тенгламаси бўлмай, балки минглаб реакциялар йиғиндисини ифодаловчи характерга эга. Барча реакциялар йиғиндиси асосан иккита босқични ўз ичига олади: 1) ёруғликда борадиган реакциялар; 2) ёруғлик шарт бўлмаган, яъни қоронғиликда борадиган реакциялар.

#### 3.4.1. Ёруғликда борадиган реакциялар

Фотосинтезнинг биринчи босқичидаги реакциялар фақат ёруғлик иштирокида боради. Бу жараён хлорофилл “а”нинг бошқа ёрдамчи пигментлар иштирокида (хлорофилл “б”, каротиноидлар, фикобилинлар) ёруғлик ютиши ва ўзлаштиришидан бошланади. Натижада сув ёруғлик энергияси таъсирида парчаланиб, молекуляр кислород ажралиб чиқади, НАДФ·Н<sub>2</sub> (дигидроникотинамид — аденин — динуклеотид фосфат) ва АТФ (аденозинтрифосфат) ҳосил бўлади.

**ЁРУҒЛИК ЭНЕРГИЯСИ.** Ёруғлик энергияси электромагнит тебраниш хусусиятига эга. У фақат квантлар ёки фотонлар ҳолида ажралади ва тарқалади. Ҳар бир квант ёруғлик маълум даражада энергия манбасига эга. Бу энергия миқдори асосан ёруғликнинг тўлқин узунлигига боғлиқ бўлиб, қуйидаги формула билан аниқланади :

$$E = hc,$$

бу ерда, E—квант энергияси, джоул (қДЖ) ҳисобида, h—ёруғлик константаси, доимий сон 6, 26196·10<sup>-34</sup> Дж/с—тўлқин узунлиги, c—ёруғлик тезлиги 3·10<sup>10</sup> см/с.

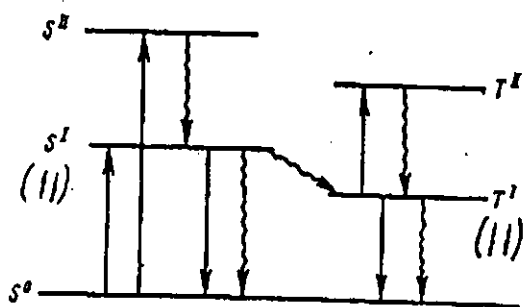
Қуёш ёруғлигининг кўзга кўринадиган ва фотосинтетик фаол қисмидаги (400-750 нм) нурларда ҳар бир квантнинг энергияси турлича бўлади. Масалан, тўлқин узунлиги 400 нм.га тенг бўлган спектрнинг бир кванти-

нинг энергияси 299, 36 кДЖ га тенг, шу асосда 500 нм—239, 48 кДЖ, 600 нм—199, 71 кДЖ, 700 нм—170, 82 кДЖ ва ҳоказо. Яъни тўлқин узунлиги қисқа бўлган ёруғликнинг энергияси кўпроқ ва узунлариники аксинча оз. Шунинг учун ҳам қисқа ультрабинафша нурлар (тўлқин узунлиги 300 нм дан қисқа) Ердаги тирик организмларга зарарли таъсир қилиши мумкин. Чунки уларнинг энергияси кўп. Тўлқин узунлиги 300-400 нм.га тенг нурлар асосан ўсиш ва ривожланишни бошқаришда иштирок этади. Бу нурлар таъсирида ҳужайраларнинг бўлиниб кўпайиши ва ўсимликнинг ривожланиш жараёни тезлашади. Тўлқин узунлиги 400-700 нм.гача бўлган нурлар фотосинтезда иштирок этадилар, чунки бу спектрларнинг энергия даражаси фотосинтетик реакцияларни юзага келтиради. Тўлқин узунлиги 750 нм ва ундан узун нурларнинг энергияси жуда камлиги сабабли улар фотосинтезда ишлатилмайди.

Ҳар бир пигмент, жумладан, хлорофилл молекуласи бир квант ёруғлик энергиясини ютиш қобилиятига эга. Пигментларнинг бир молекуласи бирданига икки квант монохроматик ёруғликни ютолмайди. Квант ёруғлик пигмент молекуласининг биронга электрони томонидан ютилади ва бу электрон кўзгалган ҳолатга ўтади. Натижада пигмент молекуласи ҳам кўзгалган ҳолатда бўлади.

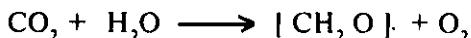
Хлорофилл молекулаларининг энергетик даражалари 27-чизмада кўрсатилган. Яъни хлорофилл молекуласи қизил нурлардан бир квант ютганда электрон асосий даражадан ( $S^0$ ) биринчи синглет ( $S^1$ ) даражага ўтади ( $S^0 \rightarrow S^1$ ). Уларнинг бу ҳолати жуда қисқа давом этиб (10-8-10-9 сонияга тенг), юқори реакция қобилиятига эга. Шу қисқа муддат мобайнида электрон энергиясини сарфлаб, дастлабки тинч ҳолатига қайтади ( $S^1 \rightarrow S^0$ ) ва бошқа квант ёруғликни қабул қилиши мумкин. Тўлқин узунлиги қисқа бўлган кўк-бинафша нурлардан бир квант ютилганда эса электрон асосий даражадан янада юқорироқ синглет ( $S^2$ ) даражага ( $S^0 \rightarrow S^2$ ) ўтади. Электронлар иккинчи синглет даражадан тезлик билан (10-12 - 10-13 сония) биринчи синглет даражага тушади ва бу жараёнда энергиянинг бир қисми иссиқлик энергиясига айланиб сарфланади. Фотокимёвий реакцияларда асосан биринчи синглет ( $S^1$ ) ҳолатдаги электронлар, айрим пайтларда эса триплет ( $T^1$ ) ҳолатдаги электронлар иштирок этади. Чунки бу жараёнда ( $S^1 \rightarrow S^0$ ) тўғридан-тўғри содир бўлиш ўрнига  $S^1 \rightarrow T^1 \rightarrow S^0$  ёки  $S^1 \rightarrow T^1 \rightarrow T^2 \rightarrow S^0$  бўлиши ҳам мумкин. Пигментларнинг триплет ҳолати электрон ҳаракатининг йўналиши ўзгариши  $S^1$  (II)  $\rightarrow T^1$  (II) натижасида руёбга келади. Электронларнинг  $T$  ҳолатдан  $S^0$  даражага ўтиши учун бироз кўпроқ вақт (10<sup>7</sup> дан бир неча секундгача) сарфланади. Натижада бу ҳолатдаги пигментлар юқорироқ кимёвий фаолликка эга бўлади. Хлорофилл молекуласи ютган квант энергия бир неча жараёнларда, яъни асосан фотосинтетик реакцияларнинг содир бўлишида иштирок этади, молекулдан ёруғлик ёки иссиқлик энергияси ҳолида ажралиб чиқиб кетади.

Олимларнинг изланишлари натижасида ёруғлик энергиясининг фотосинтетик реакциялардаги самарадорлик даражаси аниқланди. Энергиянинг самарадорлиги ютилган квант ёруғлик нури ҳисобига фотосинтез



27-чизма. Хлорофиллнинг ёруғликда фаолланиш шакли.

жараёнида ажралиб чиққан  $O_2$  ёки ўзлаштирилган  $CO_2$  нинг миқдори билан белгиланади. Шунинг ҳисобига олиш зарурки, ютилган ҳамма нурлар (айниқса қизил) фойдали бўлса ҳам, улар энергиясининг анча қисми хлорофилл молекуласида электронлар кўчиши жараёнида йўқотилади. Натижада бу энергия фойдали коэффициентнинг (ФК) камайишига сабабчи бўлади. Бир молекула  $CO_2$  нинг тўла ўзлаштирилиши учун 502 кДЖ энергия сарфланади. Демак, бу реакциянинг амалга ошиши учун



тўлқин узунлиги 700 нм.га тенг бўлган қизил нурларнинг уч кванти етарли бўлади. Чунки бу нурларнинг ҳар бир кванти 171 кДЖ энергияга эга. Амалда эса бир молекула  $CO_2$  нинг тўла ўзлаштирилиши ва  $O_2$  нинг ажралиб чиқиши учун 8 квант талаб этилади. Яъни фотосинтез жараёнида фойдаланиладиган қизил нурларнинг фойдали коэффициентини 40 фоизга яқин бўлади. Кўк-бинафша нурларнинг фойдали коэффициентини янада пастроқ (21 фоиз). Ўсимликларга ёруғликнинг тўлқин узунлиги 400 нм.га тенг кўк спектри таъсир эттирилса, фойдали коэффициент 20,9 фоизга тенг бўлади (чунки ҳар бир квантнинг энергияси 229кДЖ):

$$ФК = \frac{502 \cdot 100}{2229 \cdot 8} = 20,9 \text{ фоиз.}$$

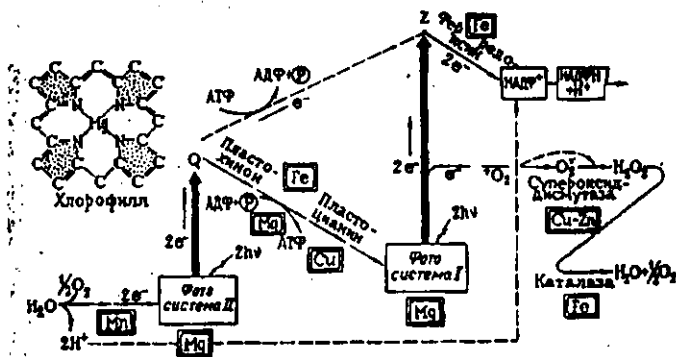
1957 йилда Р.Эмерсон ўтказган тажрибалар кўрсатишича, тўлқин узунлиги 660-680 нм бўлган қизил нурларнинг самарадорлик даражаси энг юқори кўрсаткичга эга. Тўлқин узунлиги улардан қисқа ёки узун

нурларнинг самарадорлик даражаси пасая боради. Бундан ташқари фотосинтетик реакциялар учун монохроматик нурларга нисбатан аралаш спектрлар энергиясининг самарадорлиги юқориқдир. Масалан, тўлқин узунлиги 710 нм бўлган қизил нурларнинг 1000 кванти ютилганда 20 молекула кислород ажралиб чиққан, 650 нм.дан 1000 квант ютилганда эса 100 молекула кислород ажралиб чиққан. Лекин 710 нм ва 650 нм ёруғлик спектрлари бир вақтда таъсир эттирилганда эса 120 молекула ўрнига 160 молекула кислород ажралиб чиққан. Демак, ҳар хил тўлқин узунлигига эга нурлардан фойдаланишнинг самарадорлиги юқориқ бўлиб (40 молекула  $O_2$  кўп ажралган), бу Эмерсон самараси деб юргизила бошланди.

Бу тажрибалар ёруғлик энергиясидан фотосинтезда самарали фойдаланиш қонуниятларини тушунтириб берди. Яъни фотосинтез жараёнининг самарадорлиги учун фақат хлорофилл “а” қабул қилган энергия етарли бўлмай, қолган пигментлар, хлорофилл “б” ва каротиноидларнинг ҳам фаол иштироки катта аҳамиятга эга.

Р.Эмерсон (1957) хлоропластларда иккита фототизим мавжудлигини тахмин қилган эди. Бу тахмин кейинчалик тасдиқланди. Дифференциал центрифугалаш ва бошқа усуллар ёрдамида фототизим - I ва фототизим - II ҳосил қилувчи оксиллар комплекслари ажратиб олинди ва ўрганилди. Фототизимлар фаолияти натижасида квантларнинг ютилиши, электронлар транспорти ва АТФ ларнинг ҳосил бўлиш жараёни содир бўлади (28-чизма).

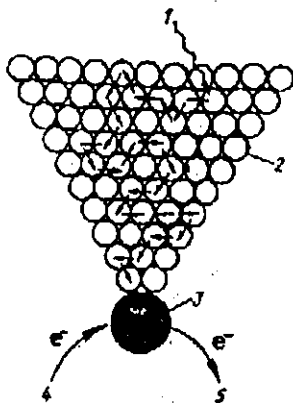
Ҳар бир фототизимда фаол реакциялар маркази мавжуд бўлиб, у хлорофилл “а” ютадиган нурларнинг энг юқори тўлқин узунлиги билан тавсифланади (29-чизма). Биринчи фототизимда асосий пигмент —  $P_{700}$ , иккинчи фототизимда —  $P_{680}$ га тенг. Хлоропластлардаги ҳар бир фотосинтетик фаол реакция марказида 200-400 молекула хлорофилл “а”,



28-чизма. Фототизимларда электронлар ҳаракати ва АТФ нинг ҳосил бўлиши.

ёрдамчи пигментлар, хлорофилл “б”, каротиноидлар ва фикобилинлар бор. Буларнинг асосий вазифаси ёруғлик энергиясини ютиш ва уни реакция марказига етказиб беришдир.

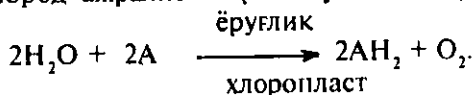
**СУВНИНГ ФОТОЛИЗИ.** Фотосинтезнинг дастлабки фотохимёвий реакцияларидан бири—бу сув фотолизидир. Сувнинг ёруғлик энергияси таъсирида парчаланиши фотолиз дейилади. Унинг мавжудлигини бирин-



29-чизма. Фототизимнинг оддий модели:

1—квант ёруғлик; 2—хлоропластлардаги ёруғликни қабул қилувчи пигментлар; 3—реакция маркази; 4—донор; 5—акцептор.

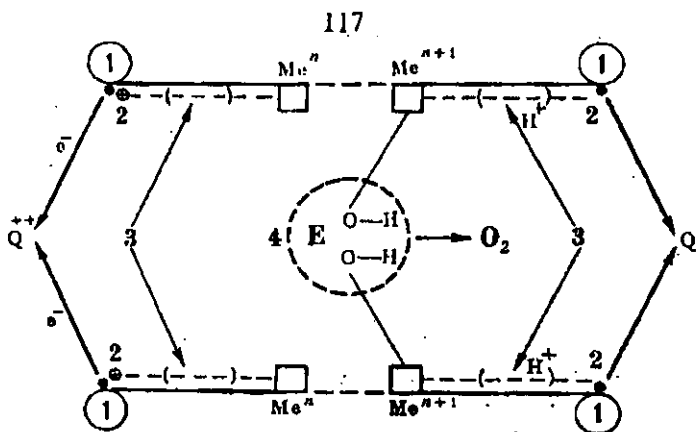
чи марта 1937 йилда Р.Хилл барглardan ажратиб олинган хлоропластларда аниқлади. Шунинг учун мазкур жараён Хилл реакцияси деб аталади. Бунда ажратиб олинган хлоропластларга ёруғлик таъсир этганда  $\text{CO}_2$  сиз шароитда ҳам кислород ажралиб чиқиши кузатилади (А—водород):



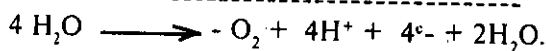
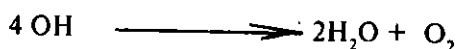
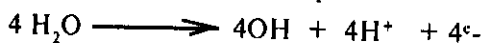
Хилл реакциясидан хлоропластларнинг фаоллик даражасини аниқлашда фойдаланилади. Ажралиб чиқаётган молекуляр кислороднинг манбаи сув эканлигини 1941 йилда А.П.Виноградов ва Р.В.Тейс изотоплар усулидан фойдаланиш йўли билан тасдиқладилар. Ҳаводаги умумий кислороднинг:  $\text{O}^{16}$ —99,7587 фоизни,  $\text{O}^{17}$ —0,0374 фоизни ва  $\text{O}^{18}$ —0,2039 фоизни ташкил этади. Шу йилнинг ўзида америкалик олимлар С.Рубен ва М.Камен  $\text{H}_2\text{O}$  ва  $\text{CO}_2$  ларни оғир изотоп  $\text{O}^{18}$  билан синтез қилиш ва фотосинтез жараёнини кузатиш усули билан ажралиб чиқаётган кислороднинг манбаи сув эканлигини яна бир марта тасдиқладилар.

Натижада кислород ажралиб чиқади. Ҳосил бўлган водород протони ва электрони акцепторлар ёрдамида  $\text{CO}_2$  ни ўзлаштириш манбаи бўлиб ҳисобланади. Бу жараёнда тўрт молекула сувнинг ишгирок этиши Кутюрин шаклида янада яққол тасвирланган (30-чизма).

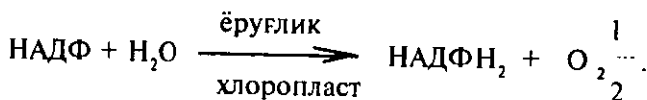
Сувнинг фотолиз жараёни иккинчи фототизимдаги реакция маркази кечад ва бунга хлорофилл молекулалари ютган тўрт квант энергия сарфланади.



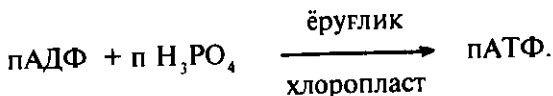
30-чизма. Фотосинтез жараёнида сувнинг парчаланishi шакли: 1—энергия жамланувчи марказ; 2, 3—сув молекулалари тизими ва оксидланиш импулсининг ўзгарувчан валентли металлга берилиши; 4—молекуляр кислороднинг ажралишида иштирок этувчи ферментлар тизими; Q—фототизим P даги электронлар акцептори.



Водороднинг акцептори НАДФ бўлиб, унинг қайтарилиши хлоропластлардаги махсус ферментлар иштирокида амалга ошади :



**ФОТОСИНТЕТИК ФОСФОРЛАНИШ.** Яшил ўсимликларнинг муҳим хусусиятларидан бири қуёш энергиясини тўғридан-тўғри кимёвий энергияга айлантиришдир. Хлоропластларда ёруғлик энергияси ҳисобига АДФ ва анорганик фосфатдан АТФ ҳосил бўлиши фотосинтетик фосфорланиш дейилади. Унинг тенгламасини қуйидагича кўрсатиш мумкин:



Бу жараён митохондрияларда кечадиган оксидатив фосфорланишдан фарқ қилади.

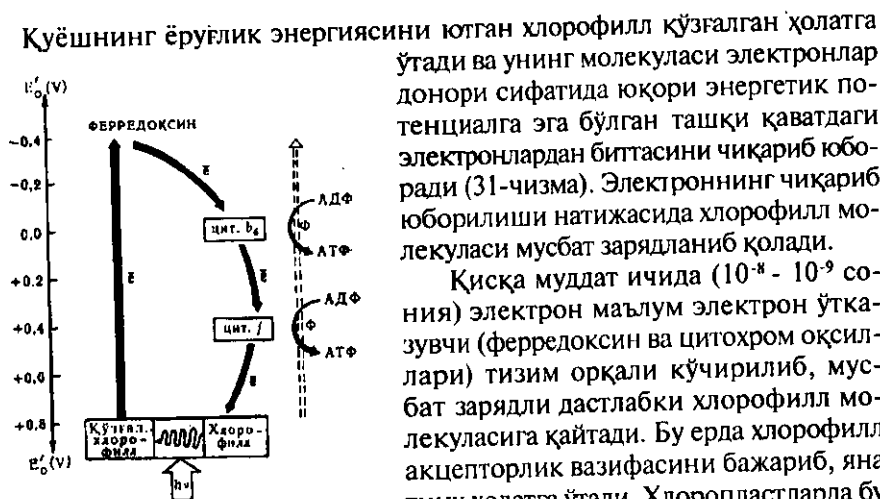
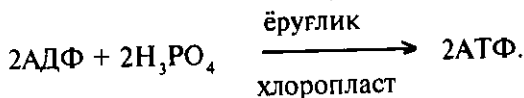
Ёруғликда бўладиган фосфорланишни 1954 йилда Д.И. Арнон ва унинг шогирдлари кашф этдилар.

Яшил ўсимликларда фотосинтетик фосфорланишнинг мавжудлиги жуда катта аҳамиятга эга. Чунки ҳосил бўладиган АТФ молекулалари ҳужайрадаги энг эркин кимёвий энергия манбаидир. Ҳар бир АТФ молекуласида иккита макроэргик боғ мавжуд. Уларнинг ҳар бирида 8 - 10 ккал энергия бор .

Макроэргик боғларнинг узилиши натижасида ажралган кимёвий энергия ҳужайрадаги реакцияларда сарфланади.

Хлоропластлардаги ёруғликда фосфорланиш реакциялари икки асосий турга бўлинади: 1) циклли фотосинтетик фосфорланиш; 2) циклсиз фотосинтетик фосфорланиш.

Биринчисида хлорофилл молекуласи ютган ва самарали ҳисобланган барча ёруғлик энергияси АТФ синтезланиши учун сарфланади. Реакция тенгламасини қуйидагича кўрсатиш мумкин :



31-чизма. Циклли фотосинтетик фосфорланишнинг шакли.

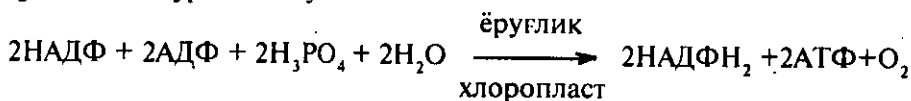
Кўёшнинг ёруғлик энергиясини ютган хлорофилл кўзгалган ҳолатга ўтади ва унинг молекуласи электронлар донори сифатида юқори энергетик потенциалга эга бўлган ташқи қаватдаги электронлардан биттасини чиқариб юборади (31-чизма). Электроннинг чиқариб юборилиши натижасида хлорофилл молекуласи мусбат зарядланиб қолади.

Қисқа муддат ичида ( $10^{-8}$  -  $10^{-9}$  сония) электрон маълум электрон ўтказувчи (ferredоксин ва цитохром оқсиллари) тизим орқали кўчирилиб, мусбат зарядли дастлабки хлорофилл молекуласига қайтади. Бу ерда хлорофилл акцепторлик вазифасини бажариб, яна тинч ҳолатга ўтади. Хлоропластларда бу жараён циклли равишда такрорланиб туради. Электрон ҳаракати мобайнида

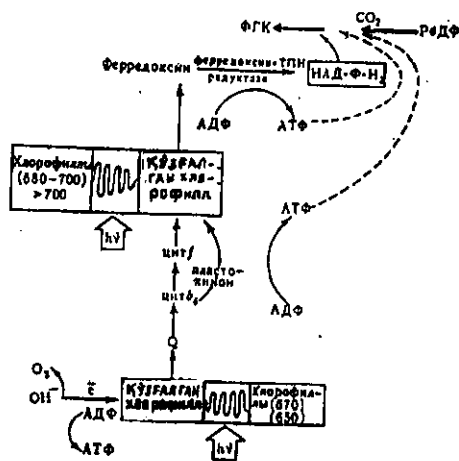


энергияси АТФ синтезланишига сарфланади. Натижада биринчи фотосинтетик тизимдаги ҳар бир хлорофилл молекуласи ютган бир квант энергия ҳисобига икки молекула АТФ синтезланади.

Циклсиз ёруғликда фосфорланишда АТФ синтези билан бир қаторда сув фотолизи содир бўлади. Натижада молекуляр кислород ажралиб чиқади ва НАДФ қайтарилади, яъни фотосинтезнинг ёруғлик босқичидаги реакциялар тизими тўла амалга ошади. Реакция тенгласини куйидагича кўрсатиш мумкин :



Бу реакцияларда иштирок этадиган электронларнинг кўчирилиш йўли цикли фотосинтетик фосфорланиш жараёнига нисбатан анча мураккаб. Циклсиз ёруғликда фосфорланишда иккита тизим иштирок этади. Биринчи фотосинтетик тизим 680-700 нм узунликдаги нурларни ютувчи хлорофилл “а” дан иборат. У ёруғлик спектрининг энергияси камроқ қизил нурларини ютиш хусусиятига эга. Иккинчи фотосинтетик тизим 650-670 нм узунликдаги нурларни ютувчи хлорофилл “а”, хлорофилл “б” ва каротиноидлардан иборат. У ёруғлик спектрининг энергияси кўп бўлган нурларини ютади (32- чизма).



32-чизма. Циклсиз фотосинтетик фосфорланишнинг шакли.

Бунда икки фотохимиявий тизимнинг ўзаро таъсири натижасида молекуляр кислород ажралиб чиқади ва АТФНАДФ. Н<sub>2</sub> ҳосил бўлади. Ёруғлик энергияси таъсирдан иккинчи фотосинтетик тизимда ҳам реакция бошланади ва сувнинг фотолизи рўй беради. Бу ерда кўзгалган хлорофиллдан ажралиб чиққан электрон яна шу хлорофилл молекуласига қайтмайди. Мусбат зарядланган хлорофилл молекуласи ўзининг аввалги тинч ҳолатига қайтиш учун электронни сувнинг фотолизи натижасида ҳосил бўлган гидроксил гуруҳдан олади. Хлорофилл молекуласидан ажралиб чиққан электрон эса дастлабки фермент цитохром Q га, кейинчалик пластохинонга, ундан цитохром b га ўтади. Шу ораликда электрон энергияси ҳисобига бир молекула АТФ синтез бўлади. Цитохром b3 дан электрон пластоцианинга ўткази-

ралиб чиққан электрон яна шу хлорофилл молекуласига қайтмайди. Мусбат зарядланган хлорофилл молекуласи ўзининг аввалги тинч ҳолатига қайтиш учун электронни сувнинг фотолизи натижасида ҳосил бўлган гидроксил гуруҳдан олади. Хлорофилл молекуласидан ажралиб чиққан электрон эса дастлабки фермент цитохром Q га, кейинчалик пластохинонга, ундан цитохром b га ўтади. Шу ораликда электрон энергияси ҳисобига бир молекула АТФ синтез бўлади. Цитохром b3 дан электрон пластоцианинга ўткази-

лади. Пластоцианиндан чиққан электрон биринчи фотосинтетик тизимнинг реакция марказини ташкил этувчи пигмент  $P_{700}$  ни қайтаради. Яъни бу пигментлар электрон учун акцепторлик вазифасини бажаради. Чунки ёруғлик энергияси таъсиридан қўзғалган фотосинтетик тизимнинг реакция марказидаги хлорофилл “а” нинг электрони пластоцианин ва бошқа ферментлар орқали ферредоксинга ўтказилади. Бу жараёнда ҳам бир молекула АТФ синтезланади ва НАДФН<sub>2</sub> ҳосил бўлади.

Умуман, ёруғликда фосфорланиш механизми мураккаб хусусиятга эга бўлиб, унинг муҳим томонларидан бири электронларнинг кўчишида иштирок этадиган оралиқ моддалардир. Бу моддалардан пластохинон, пластоцианин, цитохромлар ва ферредоксиннинг хусусиятлари анча яхши ўрганилган. Лекин электронлар ҳаракати ҳудудларида ҳали аниқланмаган моддалар ҳам бор.

Хлорелла билан ўтказилган тажрибалар натижасининг кўрсатишича, ёруғликда фосфорланиш жараёнида ҳосил бўлган умумий АТФ миқдорининг 70-80 фоизи циклик ва 20 фоизи циклсиз фотосинтетик фосфорланишнинг маҳсулоти экан. Лекин яшил ўсимликларда бу нисбат бошқача ҳам бўлиши мумкин.

### 3.4.2. Фотосинтезда карбонат ангидриднинг ўзлаштирилиши

Фотосинтезнинг иккинчи босқичи – қоронғилик босқичи дейилади. Чунки бу босқичда борадиган реакциялар ёруғлик талаб қилмайди ва СО<sub>2</sub> нинг ўзлаштирилиши билан тавсифланади. Ёруғлик босқичининг асосий маҳсулоти бўлган АТФ ва НАДФН<sub>2</sub> лар карбонат ангидриднинг ўзлаштирилиб углеводлар ҳосил бўлишида иштирок этади :



Карбонат ангидриднинг ўзлаштирилиши ҳам оддий жараён эмас. У жуда кўп биокимёвий реакцияларни ўз ичига олади. Бу реакцияларнинг хусусиятлари тўғрисида батафсил маълумотлар биокимёнинг янги усуллари қўллаш натижасидагина олинди.

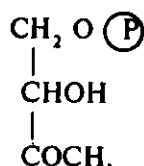
Ҳозирги пайтда СО<sub>2</sub> ни ўзлаштиришнинг бир неча йўли аниқланган: 1) С<sub>3</sub> йўли (Калвин цикли); 2) С<sub>4</sub> йўли (Хетч ва Слэк цикли) ва бошқалар.

**ФОТОСИНТЕЗНИНГ С<sub>3</sub> йўли.** Фотосинтез жараёнида СО<sub>2</sub> ни ўзлаштириш йўлини 1946-1956 йилларда Калифорния дорилфунунида америкалик биохимик М.Калвин ва унинг ходимлари аниқладилар. Шунинг учун ҳам у Калвин цикли деб аталади (33-чизма). Кейинги

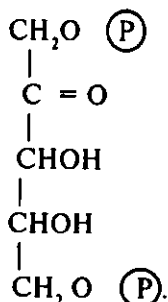
Йиллардаги изланишларнинг натижалари кўрсатишича, бу цикл ҳамма ўсимликларда содир бўлади.

Биринчи асосий вазифа  $\text{CO}_2$  ўзлаштирилиши оқибатида вужудга келадиган дастлабки органик моддани аниқлаш эди. Айтиш лозимки, мазкур жараёнда ҳосил бўладиган углеводларни аниқлаш жуда қийин, чунки миқдор жиҳатидан кам бўлган турли-туман оралиқ моддалар ҳосил бўлади.

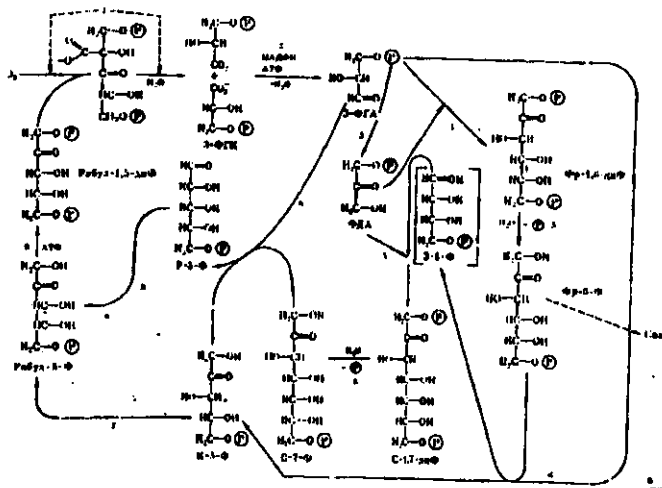
Бу вазифани ҳал қилиш учун М.Калвин углероднинг радиофаол атомларидан (нишонланган  $^{14}\text{C}$ ) фойдаланади. Радиофаол  $^{14}\text{C}$ нинг емирилиш даври 5220 йилга тенг бўлиб, тажриба ўтказиш учун жуда қулай ҳисобланади. Бир хужайрали сувўти хлорелла нишонланган  $^{14}\text{CO}_2$  бўлган шароитда ҳар хил муддатларда сақланади ва фиксацияланади. Фиксацияланган сувўтларида ҳосил бўлган органик моддалар хроматография усули билан бир-биридан ажратилади ва радиоавтография усулини қўллаш билан ҳар бир органик модда таркибида (42-чизма) Калвин циклидаги  $^{14}\text{C}$  миқдори аниқланади. Натижада 5 сонияда  $^{14}\text{C}$  нинг 87 фосфоглицерат кислотасида, қолганлари эса бошқа моддалар таркибида топилди. Бир дақиқадан кейин эса нишонланган  $^{14}\text{C}$  бир қанча органик ва аминокислоталар таркибида қайд этилди. Шундай қилиб, карбонат ангидриднинг ўзлаштирилиши натижасида ҳосил бўладиган дастлабки модда фосфоглицерат кислота эканлиги маълум бўлди :



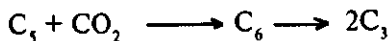
М.Калвин нишонланган  $\text{P}^{32}$  ва  $\text{C}^{14}$  дан фойдаланиш натижасида фосфоглицерат кислотасининг ҳосил бўлиш йўлини ҳам аниқлади. Унинг назарияси бўйича  $\text{CO}_2$  нинг дастлабки ўзлаштирилиши учун акцепторлик вазифасини рибулоза — 1,5 дифосфат бажаради:



Рибулоза-1,5 дифосфатен олти карбонат ангидридни бириктириши натижасида олти углеродли беқарор оралиқ модда ҳосил бўлади ва у дарҳол сув ёрдамида парчаланadi ҳамда 3-фосфоглицерат кислотаси ҳосил бўлади:



33-чизма. Калвин цикли.



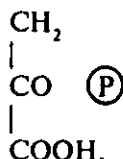
Бу реакция рибулóзaдифосфаткарбоксилаза ферментининг иштирокида содир бўлади.

Дастлабки органик модда — 3 - фосфоглицерат кислотасидан иборат бўлганлиги учун фотосинтезнинг C<sub>3</sub> йўли дейилади. Хлоропластларда ҳосил бўлган 3 - фосфоглицерат кислотасидан хлоропластларда ёки ҳужайра цитоплазмасида бошқа углеводлар: оддий, мураккаб шакарлар ва крахмал синтезланади. Бу жараёнда (яъни Калвин циклида) ёруғлик босқичида ҳосил бўлган 12НАДФН<sub>2</sub> ва 18 АТФ сарфланади. М.Калвин цикли бўйича фотосинтез жараёни содир бўладиган ҳамма ўсимликлар C<sub>3</sub> ўсимликлар дейилади.

**ФОТОСИНТЕЗНИНГ C<sub>4</sub> йўли.** Дастлаб Қозон дорилфунунининг олимлари Ю.С.Карпов (1960), И.А.Тарчевский (1963) айрим ўсимликлар ва бирламчи органик моддалар уч углеродли бўлмай, балки тўрт углеродли эканлигини аниқладилар. Австралиялик олимлар М.Д.Хетч ва К.Р.Слэк (1966-1969) бунни тажрибалар асосида тасдиқладилар. Шунинг учун ҳам фотосинтезнинг бу йўли Хетч ва Слэк цикли дейилади. Фотосинтезнинг C<sub>4</sub> йўли асосан бир паллали ўсимликларда (маккажўхори, оқ жўхори, шакарқамиш, тарих ва бошқалар) содир бўлади. Бу ўсимликларда

фотосинтезнинг дастлабки маҳсулоти сифатида оксалоацетат ва малат ҳосил бўлади. Чунки нишонланган  $C^{14}$  дастлаб бу кислоталарнинг тўртинчи углеродида тўпланади ва фақат кейинчалик фосфоглицерин кислотасининг биринчи углеродида пайдо бўлади.

М.Хетч, К.Слэк ва бошқа олимларнинг кўрсатишича, бу циклда  $CO_2$ нинг акцепторлик вазифасини фосфоенолпируват кислотаси бажаради:

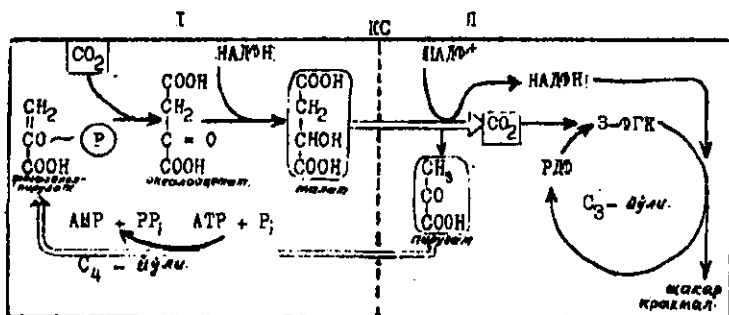


Кўпчилик бир паллали ва айрим икки паллали ўсимликлар баргидаги най ва тола бойламлари атрофида бир қатор хлоропластларга эга ҳужайралар бўлиб (улар обкладка ҳужайралари деб юритилади), уларда фотосинтез  $C_3$  йўли билан (Калвин цикли) содир бўлади. Баргнинг мезофилл қатламини ҳосил қилган ҳужайраларида эса фотосинтез  $C_4$  йўли билан (Хетч ва Слэк цикли) содир бўлади.

Бу ўсимликларнинг обкладка ҳужайраларида жойлашган хлоропластлар йирикроқ бўлади ва улар ламелляр тузилишга эга бўлиб, граналари бўлмайди. Мезофилл ҳужайралардаги хлоропластлар асосан грануляр тузилиш хусусиятига эга. Маккажўхори баргидаги умумий хлоропластларнинг 80 фоизи мезофилл ҳужайраларига ва қолган 20 фоизи обкладка ҳужайраларига тўғри келади.

Мезофилл ҳужайраларидаги хлоропластларда Хетч ва Слэк цикли билан ҳосил бўлган дастлабки углеводлар (оксалоацетат ва малат кислоталари) найларга ва обкладка ҳужайраларига ўтказилади. Обкладка ҳужайраларидаги хлоропластларга ўтган тўрт углеродли бирикмалар яна Калвин циклида иштирок этади ва крахмалга ўзгаради. Шунинг учун ҳам бу хлоропластларда крахмалнинг миқдори кўпроқ бўлади. Обкладка ҳужайраларидаги хлоропластларда малатнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўлган пируват кислотаси мезофилл хлоропластларига ўтказилади ва фосфоенолпируватга айланиб, яна  $CO_2$ нинг акцептори вазифасини бажаради (34-чизма).

Бундай тизим орқали фотосинтези содир бўладиган ўсимликлар  $C_4$  ўсимликлар дейилади. Бундай ўсимликларда оғизчалар ёпиқ бўлса ҳам фотосинтез жараёни давом этади. Чунки обкладка ҳужайраларидаги хлоропластлар аввал ҳосил бўлган малат (аспарат) дан фойдаланади. Бундан ташқари ёруғлик таъсирида нафас олиш (фотодыхание) жараёнида ажралиб чиққан  $CO_2$  дан ҳам фойдаланади. Шунинг учун ҳам  $C_4$  ўсимликлари қурғоқчиликка, шўрликка нисбатан чидамли бўладилар. Бундай ўсимликлар одатда ёруғликни севувчан бўладилар ва сутка давомида қанча узайтирилган кун билан таъсир эттирилса, шунча органик моддалар кўп ҳосил бўлади.



34-чизма. Фотосинтезнинг C<sub>4</sub> йўли (Хетч ва Слэк цикли):  
 I—мезофилл хужайраси; II—обкладка хужайраси; КС—хужайра пўсти.

### 3.5. ФОТОСИНТЕЗНИНГ САМ ЙЎЛИ

Онтогенезнинг кўпчилик даври жуда қурғоқчилик шароитида ўтадиган ўсимликларда фотосинтез C<sub>4</sub> йўли билан бориб, улар асосан, кечаси (оғизчалар очик вақтда) CO<sub>2</sub> ни ютиб олади ва олма кислотаси (малат)ни тўплайди. Чунки кундуз кунлари оғизчалари тўла ёпиқ бўлади. Оғизчаларнинг ёпиқ бўлиши уларни танасидаги сувнинг транспирация учун сарфланишидан сақлайди.

Кечаси оғизчалар очик бўлганда қабул қилинган CO<sub>2</sub> ва нафас олиш жараёнида ҳам ажралиб чиққан CO<sub>2</sub>лар ферментлар (ФЕП-карбоксилаза) ёрдамида фосфоенолпируват билан бирлашиб оксалоацетат (оск) ҳосил бўлади. Оксалоацетат кислотаси эса НАДФ ёрдамида малатга айланади ва хужайра вакуолаларида тўпланади. Кундузи ҳаво жуда иссиқ ва оғизчалар ёпиқ пайтида малат цитоплазмага ўтади ва у ерда малатдегидрогеназа ферменти ёрдамида CO<sub>2</sub> ва пируватга парчаланadi. Ҳосил бўлган CO<sub>2</sub> хлоропластларга ўтади ва Калвин цикли бўйича шакарларнинг ҳосил бўлишида иштирок этади. Ҳосил бўлган пируват (ФГК) кислотаси ҳам крахмалнинг ҳосил бўлиши учун сарфланади.

Фотосинтезнинг бу йўли асосан кучли қурғоқчиликка чидамли бўлган суккулентлар (Crassulaceae) оиласи (кактуслар, агава, алоэ ва бошқалар) вакилларида содир бўлади. Бу инглизча Crassulaceae oeid metalolism тушунчасидан келиб чиқиб, САМ йўли дейилади.

Умуман фотосинтезнинг бу йўлида кечаси қабул қилинган CO<sub>2</sub> кундузи фотосинтезда иштирок этади.

### 3.6. ЁРУҒЛИҚДА НАФАС ОЛИШ

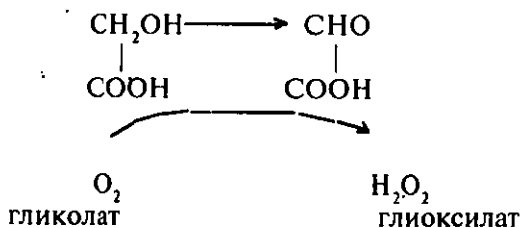
Ўсимликларда ёруғлик таъсирида кислороднинг қабул қилиниши ва карбонат ангидриднинг ажралиб чиқиши ёруғликда нафас олиш дейилади.

Нафас олишнинг бу тури митохондрияларда бўладиган ва кимёвий энергия ажралиши билан тавсифланадиган оксидатив нафас олишдан тубдан фарқ қилади. Ёруғликда нафас олиш жараёнида учта органик: хлоропластлар, пероксисомалар ва митохондриялар иштирок этадилар (35-чизма).

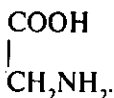
Ёруғликда нафас олиш хлоропластларда бошланади. Фотосинтез жараёнида оралиқ маҳсулот сифатида гликолат кислотаси ажралади:



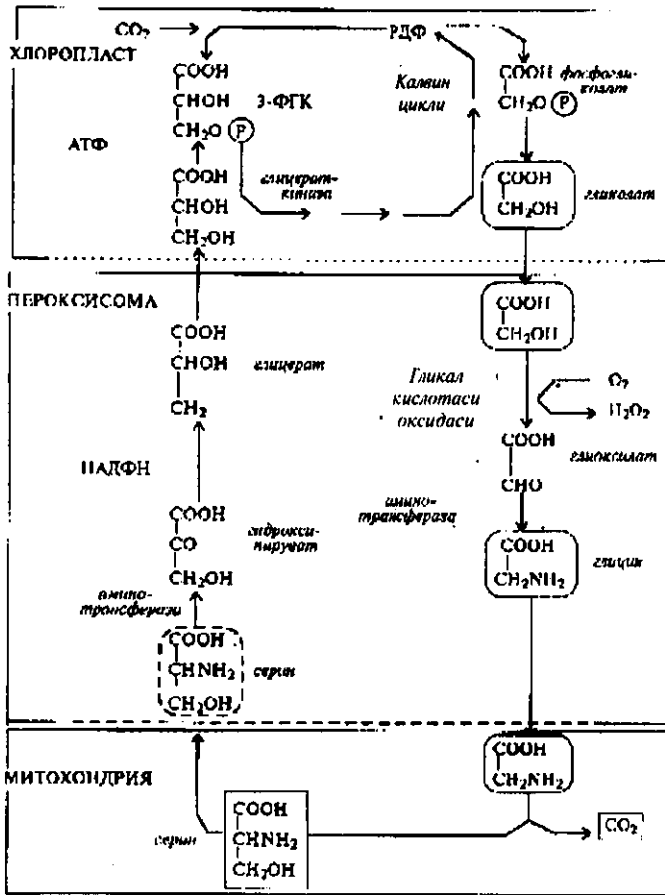
Гликолат хлоропластлардан пероксисомаларга ўтади ва ташқаридан қабул қилинадиган кислород ёрдамида то глиоксилат кислотасигача оксидланади:



Оралиқ маҳсулот сифатида ажралган водород пероксид катализа ферменти ёрдамида парчланади. Глиоксилат аминланиш йўли билан глицинга айланади :



Ҳосил бўлган глицин митохондрияларга ўтказилади ва у ерда икки молекула глициндан серин ҳосил бўлади ва  $\text{CO}_2$  ажралади. Серин яна пероксисомаларга ўтказилади ва оралиқ реакциялар натижасида глицерат кислотаси ҳосил бўлади. Кейинчалик глицерат хлоропластларга ўтказилади ва Калвин циклида иштирок этади. Бу жараён гликолат кислотасининг ҳосил бўлишидан бошлангани учун гликолатли йўл ҳам дейилади. Бу йўл  $\text{C}_3$  ўсимликларида сезиларли даражада содир бўлади. Айрим ҳолларда ёруғликда нафас олиш жараёнининг жадаллиги фотосинтез жадаллигининг 50 фоизигача етади. Лекин бу жараён  $\text{C}_4$  ўсимликларида яхши сезилмайди. Чунки ажралиб чиққан  $\text{CO}_2$  мезофилл ҳужайраларида ушланиб, фосфоенолпируват(ФЕП) билан қўшилиш натижасида оксалоацетат ва малат кислоталари ҳосил бўлади. Кейинчалик улардан ажралган  $\text{CO}_2$  хлоропластларга ўтади ва фотосинтезда иштирок этади. Шунинг учун ҳам  $\text{C}_4$  ўсимликларда фотосинтез маҳсулдорлиги юқори бўлади.



35-чизма. Ёруликда нафас олиш (фотодыхание) жараёнининг шакли.

### 3.7 ФОТОСИНТЕЗ ЭКОЛОГИЯСИ

Фотосинтез экологияси деганда, фотосинтез маҳсулдорлиги ташқи шароит омилларининг таъсирига боғлиқ эканлиги тушунилади. Бу омилларнинг таъсири ва ўсимликларнинг бу таъсирларга мослашуви ўсимликшуносликда катта аҳамиятга эга. Чунки фотосинтез жадаллиги ва маҳсулдорлиги шу муносабатга боғлиқ.

Фотосинтез жадаллиги деб бир метр квадрат ёки дм<sup>2</sup> барг юзаси ҳисобига бир соат давомида ўзлаштирилган СО<sub>2</sub> ёки ҳосил бўлган органик модда миқдорига айтилади.



Фотосинтезнинг соф маҳсулдорлиги деб бир кеча-кундуз давомида ўсимлик қуруқ массасининг барглари юзаси ҳисобига ортиш нисбатига айтилади. Кўпчилик ўсимликлар учун бу 5-12 г/м<sup>2</sup> га тенг.

Фотосинтез энг муҳим физиологик жараёнларидан бири бўлиб, ўсимликлар томонидан бошқарилади ва уларнинг бошқа функцияларига ҳам таъсир этади. Шунинг учун ҳам бу жараёнга ташқи ва ички омилларнинг таъсирини ўрганиш катта аҳамиятга эга.

**ЁРУҒЛИК.** Ёруғлик фотосинтезнинг асосий ҳаракатлантирувчи кучи бўлиб, унинг жадаллиги ва спектрал таркиби катта аҳамиятга эга. Ёруғлик спектридаги фаол (400-700 нм) нуруларнинг 80-85 фоизини барглар ютади. Лекин шундан фақат 1,5-2 фоизи фотосинтез учун сарфланади, яъни кимёвий энергияга айланиб, органик моддалар таркибида (макро-эргик боғларда) тўпланади. Қолган энергиянинг 45 фоизи транспирация учун ва 35 фоизи иссиқлик энергиясига айланиб сарфланади.

А.С.Фаминциннинг кўрсатишича (1880), фотосинтез энг паст ёруғликда, ҳатто керосин лампасининг ёруғлигида ҳам бўлиши мумкин. Айрим олимларнинг кўрсатишича, фотосинтез кечки номозшом ва баъзи минтақалардаги ёруғ кечаларда (оқ тун) кучсиз бўлса ҳам давом этади.

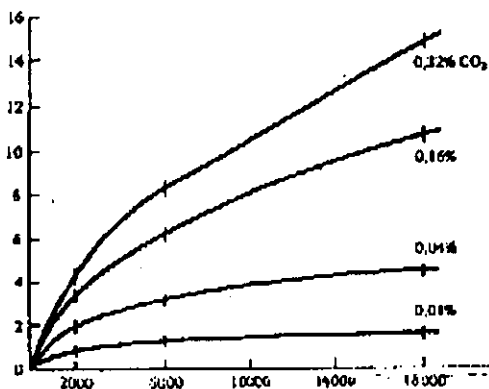
Кўпчилик ўсимликларда фотосинтез тезлиги ёруғликнинг жадаллигига боғлиқ. У тўла қуёш ёруғлигининг 1 гача ошиб боради. Ёруғликсевар ўсимликларда эса тўла қуёш ёруғлигининг 1 гача ошиб боради. Ёруғлик кучининг бундан ошиб бориши фотосинтезга камроқ таъсир этади.

Фотосинтезнинг ёруғликка тўйинган (максимал) ҳолати ўсимлик турларига боғлиқ. Бу даража ёруғликсевар ўсимликларда анча юқори, сояга чидамлиларда эса паст бўлади. Масалан, айрим сояга чидамли ўсимликларда (маршанция мохида) фотосинтезнинг ёруғликка тўйинган ҳолати ёруғлик 1000 лк бўлганда юз беради, ёруғликсевар ўсимликларда эса 10000-40000 лк.да юз беради. Кўпчилик қишлоқ хўжалик экинлари ҳам ёруғликсевар ўсимликлар гуруҳига киради. Ёруғликнинг максимал даражадан юқори бўлиши хлорофилларнинг ва хлоропластларнинг бузилишига сабабчи бўлиши мумкин, натижада ўсимликларнинг маҳсулдорлиги камаяди.

Энг юқори ёруғликда фотосинтез жадаллиги ўсимликларнинг нафас олиш тезлигидан сезиларли даражада баланд бўлади, яъни фотосинтез учун ютилган СО<sub>2</sub> нинг миқдори нафас олиш жараёнида ажралиб чиққан СО<sub>2</sub> нинг миқдоридан кўп бўлади. Ёруғликнинг пасайиб бориши натижасида эса СО<sub>2</sub> лар ўртасидаги фарқ ҳам камайиб боради. Фотосинтез жараёнида ютилган СО<sub>2</sub> нинг миқдори билан нафас олишдан ажралиб чиққан СО<sub>2</sub> нинг миқдори бир-бирига тенг бўлган ёруғлик даражаси — ёруғликнинг компенсация нуқтаси дейилади. Ёруғликнинг компенсация нуқтаси сояга чидамли ўсимликларда қуёш ёруғлигининг 1 фоизда, ёруғликсевар ўсимликларда 3-5 фоизда содир бўлади.

Ёруғликнинг фотосинтездаги самарадорлигига бошқа омиллар ҳам таъсир этади. Масалан, ҳаводаги  $\text{CO}_2$  нинг миқдори кам ва ҳарорат паст бўлганда ёруғлик жадаллигининг ошиб бориши жуда кам таъсир этади. Ҳаво таркибидаги  $\text{CO}_2$  нинг миқдори билан ёруғликнинг биргаликда ошиб бориши фотосинтез тезлигини ҳам оширади (36-чизма).

Фотосинтезда ёруғлик нурларининг спектрал таркиби ҳам муҳим рол ўйнайди. Спектрнинг қизил нурлари таъсирида фотосинтез жадаллиги энг юқори даражада кечади. Чунки бу нурлар бир квантининг энергияси 42 ккал/молга тенг бўлиб, хлорофилл молекуласини қўзғалган ҳолатга ўтказди ва энергияси фотохимёвий реакциялар учун тўла фойдаланилади. Спектрнинг кўк қисмидаги нурларнинг бир квантида 70 ккал/мол энергия бўлиб, уни қабул қилган хлорофилл молекуласи қўзғалган ҳолатнинг юқори даражасига ўтади ва то фотохимёвий реакцияларда фойдалангунча бир қисми иссиқлик энергиясига айланиб атрофга тарқалади. Шунинг учун ҳам бу нурларнинг унумлилиги камроқ бўлади. Лекин фотосинтез учун энг қулай бўлган қизил нурларга тўйинган қизил нурлар ҳисобида 20 фоиз кўк нурлар қўшилса, фотосинтезнинг тезлиги ошади.



36-чизма. Фотосинтез жадаллигига ёруғлик ва  $\text{CO}_2$  нинг ўзаро таъсири (Б.А.Рубин, В.Ф.Гавриленко, 1977).

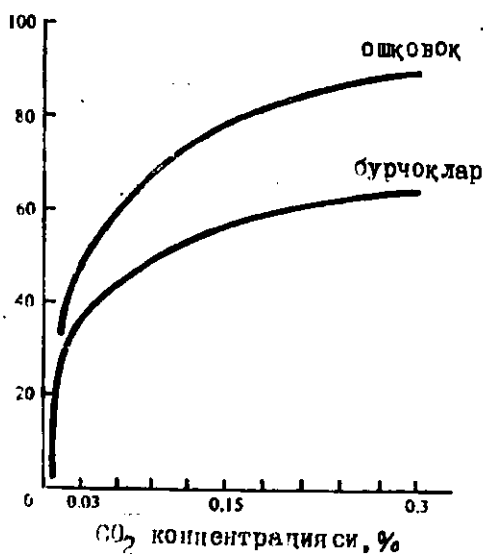
**КАРБОНАТ АНГИДРИДНИНГ КОНЦЕНТРАЦИЯСИ.** Фотосинтез учун энг зарур бўлган бирикмалардан бири  $\text{CO}_2$  ҳисобланади. Унинг миқдори ҳаво таркибида 0,03 фоизни ташкил этади. Бир гектар ер устидаги 100 м ҳаво қатламида 550 кг  $\text{CO}_2$  бўлади. Шундан бир кеча-кундуз мобайнида ўсимликлар 120 кг  $\text{CO}_2$  ни ютади. Лекин атмосферадаги  $\text{CO}_2$  нинг миқдори табиатда мавжуд бўлган карбонат ангидриднинг доимий миқдорини сақлаб қолади. Ҳатто атмосфера таркибида  $\text{CO}_2$  нинг аста-секин кўпайиш жараёнлари сезилмоқда.

Ҳаво таркибидаги  $\text{CO}_2$  нинг миқдорини 0,03 фоиздан то 0,3 фоизгача кўпайтириш фотосинтез жадаллигини ҳам оширади (37-чизма). Ҳсимликларни кўшимча  $\text{CO}_2$  билан озиклантириш, айниқса, иссиқхоналарда ўстириладиган қишлоқ ҳўжалик экинлари учун фойдалидир. Бу усул билан уларнинг ҳосилдорлигини ошириш мумкин. Аммо кўшимча  $\text{CO}_2$  билан озиклантириш фақат  $\text{C}_4$  ўсимликларнинг ҳосилдорлигини оширишга кучли таъсир этади,  $\text{C}_3$  ўсимликларига эса таъсир этмайди. Чунки  $\text{C}_4$  ўсимликлари ўз танасида  $\text{CO}_2$  тўплаш ва ундан фойдаланиш хусусиятига эга.

Иссиқхоналарда ҳаво таркибидаги  $\text{CO}_2$  нинг миқдорини 0,2-0,3 фоизга етказиш, айниқса, сабзавот ўсимликларига яхши таъсир этиб, уларнинг ҳосилдорлиги 20-50 фоиз ва ҳатто 100 фоизгача кўпайиши мумкинлиги аниқланган.

**ҲАРОРАТ.** Ҳарорат ўсимликларнинг ҳамма тириклик жараёнларига таъсир этади. Фотосинтез жараёни учун асосан учта ҳарорат нуқтаси мавжуддир: 1) минимал — бу даражада фотосинтез бошланади; 2) оптимал - фотосинтез жараёни учун энг қулай ҳарорат даражаси; 3) максимал — бу энг юқори ҳарорат даражаси бўлиб, ундан озгина ортса фотосинтез тўхтаб қолади.

Ҳарорат нуқталарининг даражаси ўсимлик турларига боғлиқ бўлади. Минимал ҳарорат шимолий кенгликда ўсадиган ўсимликлар (қарағай, арча ва бошқалар) учун - 15°C, тропик ўсимликлари учун эса 4-8°C атрофида бўлади. Кўпчилик ўсимликлар учун ҳарорат 25-35°C бўлганда энг жадал



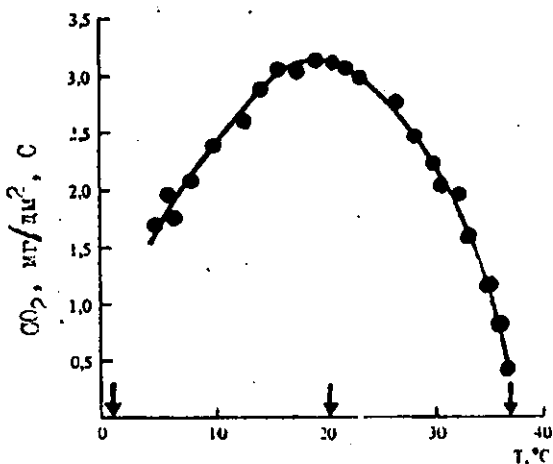
37-чизма. Фотосинтез жадаллигига  $\text{CO}_2$  концентрациясининг таъсири (В.А.Чесноков, 1955)

фотосинтез содир бўлади. Ҳароратнинг ундан ошиб бориши фотосинтезни ҳам секинлаштиради ва 40°C га етганда тўхтаб қолади (38-чизма).

Ҳарорат 45° С га етганда эса айрим ўсимликлар ўла бошлайди. Айрим чўл ва адирларда яшайдиган ўсимликларда 58° С да ҳам фотосинтез тўхтамай давом этади. Умуман, фотосинтез жараёнига ёруғлик, CO<sub>2</sub> миқдори ва ҳарорат биргаликда мураккаб алоқадорликда таъсир этади.

**СУВ.** Фотосинтез жараёнида сув жуда катта омилдир. Чунки сув асосий оксидатив субстрат — ҳавога ажралиб чиқадиган молекуляр кислород ва CO<sub>2</sub> ни ўзлаштириш учун водород манбаи бўлиб ҳисобланади. Бундан ташқари барглarning меъёрида сув билан таъминланиши: оғизчаларнинг очилиш даражасини ва CO<sub>2</sub>нинг ютилишини, барча физиологик жараёнларнинг жадаллигини, ферментатив реакцияларнинг йўналишини таъминлайди.

Барг тўқималарида сувнинг жуда кўп ёки камлиги (айниқса, қур-қоқчилик шароитида) оғизчаларнинг ёпилишига, натижада фотосинтез жадаллигига ҳам таъсир этади. Сув танқислиги ёки камчиллигининг узоқ муддатга давом этиши электронларнинг циклик ва циклсиз транс-



38-чизма. Қарағай фотосинтезининг жадаллигига ҳароратнинг таъсири (Б.А.Рубин, Г.Ф.Гауриленко, 1977).

порти, ёруғликда фосфорланиш, АТФларнинг ҳосил бўлиш жараёнларига салбий таъсир этади.

**ИЛДИЗ ОРҚАЛИ ОЗИҚЛАНИШ.** Ўсимликлар илдиз орқали тупроқдан жуда кўп элементларни (N, P, K, Ca, S, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn, Al ва бошқалар) ўзлаштиради. Бу элементлар хлоропластлар, пигментлар, ферментлар, оқсиллар, ёғлар, углеводлар ва бошқаларнинг таркибига киради. Шунинг учун ҳам ўсимликларнинг ҳаводан ва тупроқдан озиқланиши узвий равишда бир-бири билан боғлиқ.

Хлоропластларнинг тузилмавий шакли (ички мембраналар, ламеллалар, граналар ва пигментларнинг ҳосил бўлиши) фақат меъёрдаги илдиз орқали озикланиш шароитида ривожланади. Азот ва фосфор етишмаган шароитда хлоропластларнинг тузилмавий шакли емирила бошлайди. Пигментларнинг синтез жараёни секинлашади ва ҳатто тўхтаб қолади. Азот ва магний хлорофиллнинг таркибига киради. Демак, улар етмасе, хлорофилл ҳосил бўлмайди ва фотосинтезга таъсир этади.

Темир ҳам цитохромлар, ферродоксин, хлорофиллаза ва бошқа ферментларнинг таркибига киради. Мис пластоцианин ферментининг таркибига киради. Бу ферментларнинг фаоллиги фотосинтез жадаллигини тавсифлайди.

Озиқа таркибида фосфорнинг етишмаслиги натижасида фотосинтезнинг ёруғликда ва қоронғиликда бўладиган реакциялари бузилиши мумкин. Умуман, фосфор миқдорининг етишмаслиги ҳамда ошиқчаси фотосинтез жадаллигини пасайтиради.

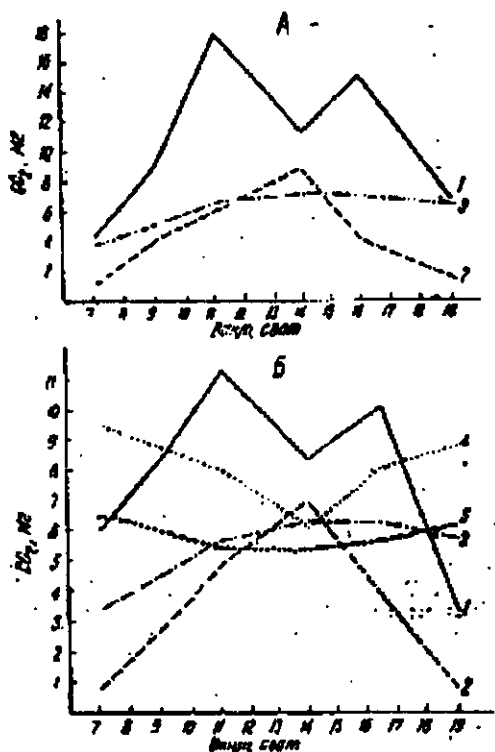
Ўсимликларнинг минерал элементлар билан таъминланиш даражаси фотосинтезнинг маҳсулдорлигини белгилайди. Уларни етарли даражада минерал элементлар билан таъминлаш ёруғлик энергиясини ютиш ва ўзлаштиришни,  $\text{CO}_2$  миқдоридан самарали фойдаланишни оширади. Бу эса қишлоқ хўжалик экинларида ҳосилдорликни кескин оширишни таъминлайди.

**КИСЛОРОД.** Барча ўсимликларда фотосинтез жараёни аэроб шароитда содир бўлади ва эволюция жараёнида ўсимликлар шунга мослашган. Шунинг учун ҳам анаэроб шароит ва ҳаво таркибида кислороднинг миқдори 21 фоиздан кўп бўлиши фотосинтезга салбий таъсир этади. Ёруғликда нафас олиш жараёни кучли бўлган ўсимликларда ( $\text{C}_3$  ўсимликлар) кислород миқдорининг 21 фоиздан 3 фоизгача камайиши фотосинтезни жадаллаштирганлиги, ёруғликда нафас олиш жараёни кучсиз бўлган ўсимликларда ( $\text{C}_4$  ўсимликларда) фотосинтез ўзгармагани аниқланган.

Атмосферада кислород концентрациясининг 25-30 фоиздан ортishi фотосинтезни пасайтиради ва ёруғликда нафас олиш жараёнининг тезлашинига сабаб бўлади.

### 3.8. ФОТОСИНТЕЗНИНГ КУНЛИК ВА МАВСУМИЙ ЖАДАЛЛИГИ

Юқорида кўриб ўтилган танқи шароит омиллари фотосинтезга биргалликда комплекс ҳолатда таъсир этади. Айниқса, ёруғлик, ҳарорат ва сув миқдори кучли таъсир этиб, уларнинг қун давомида ўзгариши натижасида фотосинтезнинг кунлик жадаллиги тавсифланади.



39-чизма. Гўза фотосинтезининг кундузги ўзгариши (Ю.С.Носиров, 1956):  
 А—гуллаш фазасида; Б—кўсаклаш фазасида; 1—фотосинтез жадаллиги;  
 2—ёруғлик; 3—ҳарорат; 4—ҳавонинг нисбий намлиги; 5—карбонат ангидриднинг концентрацияси.

Эрталаб қуёшнинг чиқа бошлашидан фотосинтез ҳам бошланади. Куннинг ўрта қисмигача фотосинтез жадаллиги ортиб боради. Чунки ёруғликнинг ва ҳароратнинг ортиб бориши бунга сабаб бўлади. Энг юқори фотосинтез куннинг ўрта қисмида (соат 12-14 ларда) содир бўлади. Кечга томон яна фотосинтез жадаллиги пасайиб боради, бу ҳам ёруғликнинг ва ҳароратнинг ўзгариши асосида содир бўлади. Фотосинтезнинг бу тури бир чўққили (ёки бир максимумли) дейилади. Бир чўққили фотосинтез кўп ўсимликларда ва айниқса, ўрта иқлим шароитларида содир бўлади.

Фотосинтезнинг иккинчи тури икки чўққили (максимумли) дейилади. Фотосинтезнинг бу тури жуда иссиқ шароитда яшайдиган ўсимликларда содир бўлади. Масалан, буни Ўзбекистон шароитида ёз кунларида кузатиш мумкин. Эрталаб ёруғликнинг бошланиши билан фотосинтез жараёни ҳам бошланиб, соат 10-11 ларда энг юқори жадалликка эришади. Чунки бу вақтларда ўсимликлар энг қулай ёруғлик, ҳарорат ва сув билан

таъминланган бўлиб, оғизчалар очик ва  $\text{CO}_2$  нинг ютилиши ҳам жадаллашган бўлади. Куннинг ўрта қисмларида (айниқса, соат 13-14 ларда) фотосинтез секинлашган ёки тўхтаган бўлиши мумкин. Чунки куннинг ўрта қисмига яқинлашганда ҳарорат максималга яқинлашган ёки ундан ошган бўлиши мумкин. Бундан ташқари сувнинг кам бўлиши сабабли (камчиллигининг кўтарилиши) оғизчаларнинг ёпилиши ва  $\text{CO}_2$  нинг ютилиши камаяди. Бундай куннинг ўрта қисмида фотосинтезнинг секинлашиши ёки тўхтаб қолишига фотосинтез депрессияси дейилади. Куннинг иккинчи ярмида фотосинтез яна жадаллашиб, юқори нуқтага кўтарилди бошлайди ва кечга томон яна пасая боради (39-чизма).

Ўсимликларнинг онтогенезида ҳам фотосинтез жадаллиги ўзгаради. Кўпчилик ўсимликларда фотосинтез жадаллиги ўсишнинг бошланишидан то шоналаш-гуллаш фазасигача ортиб боради ва максимал даражага эришади. Кейинчалик эса аста-секин пасая боради. Бу асосан ўсимликларнинг модда алмашинуви жараёнининг фаоллиги натижасидир.

Вегетация даври қисқа бўлган эфемер ўсимликлари фотосинтез жадаллигининг максимал даражаси март ойининг охири — апрел ойининг бошларига, яъни мева тугишнинг бошланиш даврига тўғри келади. Бугасимон ва дарахтсимон кўп йиллик ўсимликларнинг бошланишидан олдин содир бўлади. Кузга томон фотосинтез жадаллиги пасая боради.

### 3.9. ФОТОСИНТЕЗ ВА ҲОСИЛДОРЛИК

Фотосинтез жараёнида ўсимликларда органик модда ҳосил бўлади ва тўплана боради. Бу органик модданинг умумий миқдори фотосинтез ва нафас олиш жараёнларининг жадаллигига, яъни фотосинтез жараёнида ҳосил бўлаётган органик модданинг нафас олиш жараёни учун сарфланаётган органик модда нисбатига боғлиқ бўлади:

$$A = F - D,$$

бу ерда,  $A$ —тўпланган органик модда миқдори,  $F$  — фотосинтез жараёнида ҳосил бўлган органик модда миқдори,  $D$  — нафас олиш жараёнига сарфланган органик модда миқдори.

Дала шароитида органик модданинг ҳосил бўлишини ва тўпланишини ифодаловчи фотосинтезнинг соф маҳсулдорлигини қуйидаги формула билан аниқлаш мумкин :

$$\Phi = \frac{B_2 - B_1}{\cdot \times (L_1 + L_2) T},$$

бу ерда,  $V_1$  ва  $V_2$  — тажрибанинг бошланишида ва охирида ўсимликда ҳосил бўлган қуруқ модда миқдори (г),  $L_1$  ва  $L_2$  — тажрибанинг бошланишида ва охирида ўсимлик баргининг сатҳи ( $m^2$ ),  $T$  — тажриба давомидаги кунлар сони,  $\Phi$  — тўпланган органик модданинг миқдори (г/ $m^2$  бир кеча-кундуз). Бир кеча-кундуз давомида тўпланадиган органик модданинг миқдори вегетация давомида ўзгариб туради ва у жуда оз миқдордан бошлаб то 15-18 г/ $m^2$  гача бўлиши мумкин.

Фотосинтез жараёнида ҳосил бўлган ва тўпланган органик модда икки гуруҳга бўлинади: 1) биологик ( $Y_{\text{биол}}$ ); 2) хўжалик ( $Y_{\text{хуж}}$ ).

Ўсимлик танасида вегетация даврида синтез бўлган қуруқ модданинг умумий миқдори биологик ҳосил дейилади. Биологик ҳосилнинг хўжалик мақсадларига ишлатиладиган қисми (донлари, уруғлари, илдиз мевалари ва бошқалар) хўжалик ҳосили дейилади.

Хўжалик ҳосилнинг миқдори ҳар хил ўсимликларда турлича бўлади ва бу коэффициент ( $K_{\text{хуж}}$ ) билан ифодаланади:

$$K_{\text{хуж}} = \frac{Y_{\text{хуж}}}{Y_{\text{биол}}}$$

Умуман, қуйидаги шароитлар яратилганда энг юқори ҳосилдорлик даражасига эришиш мумкин: 1) экинзорларда барг сатҳини кўпайтириш; 2) фотосинтетик органнинг фаол ишлаш даврини узайтириш; 3) фотосинтезнинг жадаллигини ва маҳсулдорлигини ошириш; 4) фотосинтез жараёнида синтезланган органик моддаларнинг ҳаракатини ва ўсимлик аъзоларида қайта тақсимланишини тезлатиш ва ҳоказолар.

Бунинг учун эса ҳамма агротехник тадбир ва чоралар (ўғитлаш, суғориш, ерга ишлов бериш, зараркунандаларга қарши курашиш ва ҳоказолар) ўз вақтида сифатли ўтказилиши зарур.

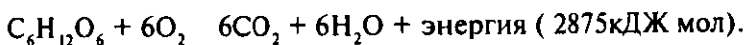


## IV БОБ

# ЎСИМЛИКЛАРНИНГ НАФАС ОЛИШИ

### 4.1. ЎСИМЛИКЛАР ҲАЁТИДА НАФАС ОЛИШНИНГ АҲАМИЯТИ

Фотосинтез жараёнида ҳосил бўлган шаклар ва бошқа органик моддалар ўсимлик ҳужайраларининг асосий озиқа моддалари ҳисобланади. Бу органик моддалар таркибида кўп миқдорда кимёвий энергия тўпланиб, нафас олиш жараёнида ажралиб чиқади ва ҳужайрадаги барча синтетик реакцияларни энергия билан таъминлайди. Ўсимликлар ҳужайраларида борадиган оксидатив реакциялар органик моддаларнинг кислород иштирокида анорганик моддаларга ( $\text{CO}_2$  ва  $\text{H}_2\text{O}$ ) парчаланиши ва кимёвий энергия ажралиб чиқиш жараёни *нафас олиш* дейилади. Бу жараённинг шаклий тенгламасини қуйидагича кўрсатиш мумкин:



Нафас олиш муҳим физиологик жараён бўлиб, барча тирик организмларга хос хусусиятдир. Бунда углеводлар муҳим аҳамиятга эга. Бироқ углеводларнинг тирик организмларда бажарадиган вазифаси фақат уларга энергия етказиб бериш билан якунланмайди. Уларнинг парчаланишида бир қатор оралиқ бирикмалар ҳосил бўлади. Бу бирикмалар ўсимликлар танасида учрайдиган бошқа органик моддаларнинг (ёғлар, аминокислоталар ва бошқалар) асосини ташкил этади. Демак, ўсимлик танасидаги органик моддаларнинг турли хиллигида нафас олишнинг аҳамияти катта.

Лекин ўсимликларнинг (ҳайвон ва одамларникига ўхшаш) махсус нафас олиш аъзолари бўлмайди. Уларнинг барча ҳужайралари ва тўқималари мустақил нафас олиш хусусиятига эга. Барча тирик ҳужайраларнинг органоиди саналадиган митохондриялар нафас олиш аъзоси ҳисобланади. Ана шу митохондрияларда мураккаб органик бирикмалар (асосан углеводлар) ферментлар тизими иштирокида кислород ёрдамида оксидланиб, сув ва  $\text{CO}_2$  га парчаланadi. Бу реакциялар тизими *биологик оксидланиш* дейилади.

Тирик организмларда борадиган нафас олиш жараёнида кислороднинг ролини дастлаб XVIII аснинг охириларида француз олими А.Л.Лавуазье илмий асослаб берган эди. У ўзининг 1773–1783 йилларда ўтказган бир қатор тажрибаларида нафас олиш ва ёниш жараёнларининг ўхшашлигини исботлаб берди. У нафас олишда ҳам худди ёнишдагидек атмосферадан кислород ютилади ва атмосферага карбонат ангидрид ажралиб чиқади, деб таъкидлади.

А.Л.Лавуазе ўз кузатишларига асосланиб, нафас олиш бу кислород ёрдамида органик моддаларнинг жуда ҳам секинлик билан ёнишидир, деган хулосага келди. Тахминан шу вақтларда (1777) Шееле уруғлар билан ўтказган тажрибалари асосида унаётган уруғ солинган ёпиқ идишда кислороднинг миқдори камайиб,  $\text{CO}_2$  нинг миқдори кўпайганини аниқлади.

1778-1780 йилларда Я.Ингенхауз яшил ўсимликлар қоронғида кислородни ютиб, карбонат ангидрид чиқаради ва бу жиҳатдан ҳайвонларга ўхшайди, ўсимликларнинг яшил бўлмаган қисмлари эса ёруғликда ҳам кислород ютиши мумкин, деган хулосага келди.

Ўсимликларнинг нафас олишини Н.Т.Соссюр асослаб берди. У 1797-1804 йилларда биринчи марта миқдорий таҳлиллар ўтказди ва қоронғида ўсимликлар қанча  $\text{O}_2$  ютса, шунча  $\text{CO}_2$  ажратиб чиқишини исботлади. Яъни ютилган кислород билан ажралиб чиққан карбонат ангидриднинг нисбати бирга тенг деб кўрсатди. Бундан ташқари карбонат ангидрид билан бир қаторда сув ва энергия ҳам ҳосил бўлишини исботлади. Аммо Н.Т.Соссюрнинг бу муҳим фикрлари бошқа олимлар томонидан узоқ муддатгача эътиборга олинмади. Ажралиб чиқаётган  $\text{CO}_2$  фотосинтезда ишлатилмай қолган  $\text{CO}_2$  бўлиб, у қайта чиқади, унинг нафас олишга алоқаси йўқ, деб тушунтирилди. Шу олимлар қаторида таниқли немис физиологи Ю.Либих ( 1842 ) ҳам бор эди.

Кейинги йилларда, айниқса, XIX асрнинг охири ва XX асрнинг бошларида жуда кўп олимларнинг (Бородин, Бах, Палладин, Костичев, Варбург ва бошқалар) тажрибалари асосида ўсимликларнинг нафас олиши муҳим физиологик жараён эканлиги, асосан шу жараён натижасида ажралиб чиққан кимёвий энергия ҳужайралардаги синтетик реакцияларни энергия билан таъминлаши мумкинлиги исботланди.

Умуман, ўсимликларнинг нафас олиши муҳим физиологик жараён бўлиб, у қоронғилик ёки ёруғликдан қатъи назар тирик ҳужайраларда доимий характерга эга. Ҳатто омборларда сақланалиган уруғларда, ўсиш ва ривожланиши тўхтаб, тиним олиш ҳолатига ўтган дарахтларда (қини фаслида), тинч ҳолдаги илдиз ва илдизмеваларда, бошқа тирик ҳужайра ва тўқималарда нафас олиш тўхтамайди. Фақат унинг жадаллиги паст бўлиши мумкин. Нафас олишнинг тўхтаб қолиши организмнинг нобуд бўлиши билан яқунланади.

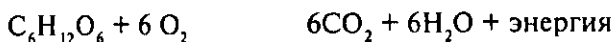
## 4.2. НАФАС ОЛИШ КОЭФФИЦИЕНТИ

Ўсимликларнинг нафас олиш жараёнида ажралиб чиққан карбонат ангидриднинг ютилган кислородга бўлган нисбатига—нафас олиш коэффициентига дейилалаи (НК):

$$НК = \frac{n(\text{CO}_2)}{n(\text{O}_2)}$$

Биологик оксидланиш жараёнида углеводлардан ташқари бошқа органик моддалар (ёғлар, ёғ кислоталари, оқсиллар ва бошқалар) ҳам иштирок этиши мумкин. Шунинг учун нафас олиш жараёнида иштирок этадиган органик модда турига қараб нафас олиш коэффициентининг даражаси ҳам ҳар хил бўлади.

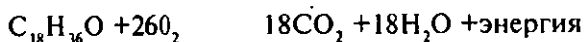
Нафас олиш жараёнида углеводлар ишлатилса, коэффициент бирга тенг бўлади:



$$HK = \frac{6CO_2}{6O_2} = 1$$

Чунки бир молекула глюкозанинг оксидланиши учун олти молекула кислород ютилади ва олти молекула карбонат ангидрид ажралиб чиқади.

Нафас олиш жараёнида ёғ кислоталари ва оқсиллар ишлатилса, нафас олиш коэффициенти бирдан кичик бўлади. Чунки бу органик моддаларнинг таркибида кислороднинг миқдори углерод ва водородга нисбатан жуда кам, шунинг учун уларни оксидлантириш учун кўпроқ кислород сарф этилади. Масалан, стеарин кислотасининг биологик оксидланиши:



$$HK = \frac{18CO_2}{26O_2} = 0,69$$

Нафас олиш жараёнида органик кислоталар ишлатилса, нафас олиш коэффициенти бирдан юқори бўлади. Чунки бу молекула таркибида кислород углерод ва водородга нисбатан кўп ва уни оксидлантириш учун камроқ кислород сарфланади. Масалан, отқулоқ кислотасининг биологик оксидланишида нафас олиш коэффициенти 4 га тенг:



$$HK = \frac{4CO_2}{O_2} = 4$$

Нафас олиш коэффициенти даражасининг нафас олиш маҳсулотига боғлиқлиги фақат кислород миқдори етарли шароитда содир бўлади. Лекин оксидланиш кислородсиз (анаэроб) муҳитда борганда нафас олиш коэффициентининг даражаси ўзгариши мумкин. Масалан, уруғлар кислород кам ёки анаэроб шароитда нафас олганда (сўвга ботирилиб сақланса) ҳаводан  $O_2$  ютилмайди, лекин  $CO_2$  ажралиб чиқади. Бунда нафас олиш коэффициенти бирдан юқори бўлади.

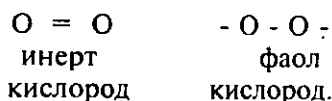
### 4.3. НАФАС ОЛИШ ХИМИЗМИ

Нафас олишнинг шаклий тенгламаси бу мураккаб физиологик жараёни тўла тавсифлай олмайди. Чунки бунда жуда кўп оралиқ реакциялар содир бўлади. Натижада кимёвий энергия оз-оздан ажралиб чиқади ва ўзлаштирилади, ўзлаштирилмай қолгани эса иссиқлик энергиясига айланади ва тарқалади.

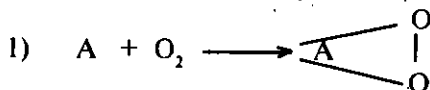
Нафас олишда органик моддаларнинг кислород ёрдамида анорганик моддаларга парчаланиши мазкур жараёнинг ўзига хос хусусиятлари борлигини кўрсатади. Чунки организмдан ташқарида бу органик моддалар молекуляр кислород билан реакцияга киришмайди.

Нафас олиш жараёнининг ана шу ўзига хос хусусиятларини аниқлаб, нафас олиш химизмининг ҳозирги замон тушунчасига асос солган олимлар: А.Н.Бах, В.И.Палладин ва С.П.Костичевлар ҳисобланадилар.

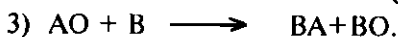
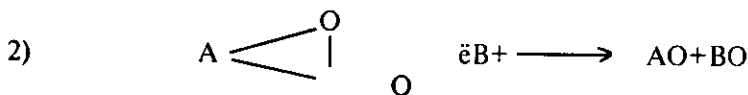
**А.Н.БАХНИНГ ПЕРОКСИД НАЗАРИЯСИ.** 1897 йилда А.Н.Бах биологик оксидланишнинг пероксид назариясини ишлаб чиқди. Унга кўра, атмосферадаги молекуляр кислород инерт ҳолатда бўлиб, органик моддаларни оксидлай олмайди. Бунинг учун унинг таркибидаги қўш боғнинг биттаси узилиши ва фаол ҳолатга ўтиши зарур:



Кислород осон оксидланувчи модда (А) билан бирикиб, қўш боғдан биттаси узилади ва пероксид ( $\text{AO}_2$ ) ҳосил қилади:



А.Н.Бахнинг фикрича, акцептор (А) билан бирлашиб фаол ҳолатга ўтган кислород бошқа моддани (В) ҳам оксидлантириши мумкин:

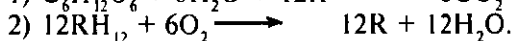
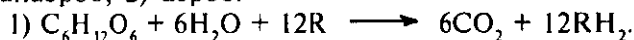


Натижада акцептор вазифасини бажарувчи оксидланувчи модда (А) яна осонлик билан ажралиб қолади. Органик модда (В) эса тўла оксидланади. А.Н.Бах кислородни фаолловчи моддаларни оксигеназалар деб атади. Оксигеназаларга ўсимликлар тўқимасида кўп тарқалган ҳар хил кимёвий бирикмалар киради. Оксигеназалардаги фаоллашган кислород оксидланаётган бирикмалар киради. Маълум вақт фанда бу жараёнда пероксидаза ферменти муҳим аҳамиятга эга, деган фикр ҳукм суради. Лекин 1955 йилда Японияда (О.Хаяиши ва бошқалар) ва АҚШда

(Г.С.Мэзон ва бошқалар) молекуляр кислороднинг органик моддалар билан бирикиши мумкинлигини исботлашди.

Ҳозирги вақтга келиб маълум бўлишича, А.Н.Бах назариясининг нафас олишга алоқаси йўқ. Аммо у нафас олиш жараёнининг химизмини ўрганишга йўл очиб берди. Чунки бу назарияда кислородни фаоллаштиришнинг замонавий механизмини ишлаб чиқиш учун асос солинган эди.

**В.И.ПАЛЛАДИННИНГ ВОДОРОДНИ ФАОЛЛАШТИРИШ НАЗАРИЯСИ.** Биологик оксидланиш жараёнининг механизмини ўрганишда В.И.Палладиннинг (1912) ишлари муҳим аҳамиятга эга бўлди. Унинг назариясига кўра, ўсимлик хромогенлари субстратдаги водородни ўзига бириктириб олади ва кейинчалик уларни кислородга ўтказди. Бу назария бўйича нафас олиш икки босқичдан иборат: 1) анаэроб; 2) аэроб:

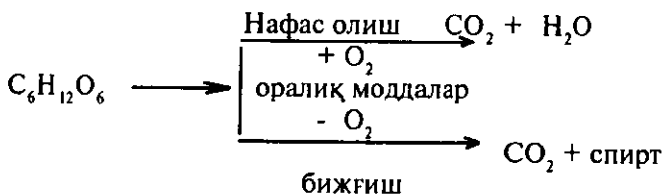


Биринчи реакция нафас олиш жараёнининг анаэроб, иккинчи реакция аэроб босқичини ифодалайди. R — рангли нафас пигменти,  $RH_2$  — рангсиз нафас олиш хромогени. Биринчи реакцияда редуктаза ферменти ёрдамида субстратдан водород атомлари қабул қилиниб, нафас олиш пигментига (R) ўтказилади ва нафас олиш хромогени ( $RH_2$ ) ҳосил бўлади. Ҳамма  $CO_2$  ҳам шу анаэроб жараёнда ажралиб чиқади. Иккинчи реакцияда молекуляр кислород иштирок этиб, хромогенларни ( $RH_2$ ) нафас олиш пигментларигача оксидлайди ва улар яна водороднинг акцептори вазифасини бажаради. Бу реакцияларда кислород  $RH_2$  дан электронлар ва протонларни тортиб олади ва натижада сув ҳосил бўлади. Кейинги изланишларда В.И.Палладин назарияси, яъни нафас олишда анаэроб ва аэроб босқичларнинг мавжудлиги ҳамда бунда сув иштирок этиши тўла тасдиқланди.

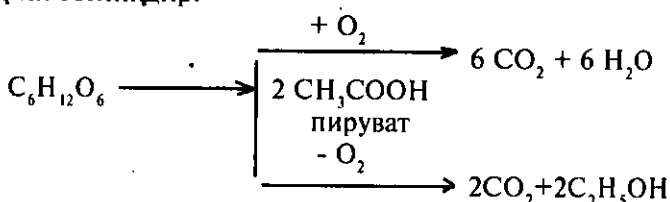
1912 йилда немис биокимёғари Г.Виланд ҳам биологик оксидланиш водороднинг ажратиб олинishi билан боғлиқ эканлигини кўрсатган эди. Нафас олишда сувнинг иштирок этиши ва кислород водороднинг охириги акцептори эканлигини 1955 йилда Б.Б.Вартапетян ва Л.А.Курсанов тажриба асосида исботладилар.

Бунинг учун улар изотоплар ( $O^{18}$ ) усулидан фойдаландилар.

**НАФАС ОЛИШ ВА БИЖҒИШНИНГ ЎЗАРО АЛОҚАСИ.** С.П.Костичев (1910) кўрсатиши бўйича, нафас олиш ва бижғишлар бир хил жараёнлар билан шакарларнинг парчаланишидан бошланади. Кейинчалик нафас олиш  $CO_2$  ва сувнинг, бижғиш эса  $CO_2$  ва спиртнинг ҳосил бўлиши билан яқунланади. Буни қуйидаги шаклда кўрсатиш мумкин:

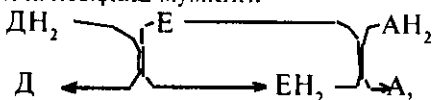


Кейинги йилларда немис биокимёғари К. Нейберг, С. П. Костичев ва бошқаларнинг илмий изланишлари асосида аниқланишича, нафас олиш ва бижғиш жараёнлари бир-бири билан оралиқ маҳсулот пирозум кислота орқали боғлиқдир.



Ҳозирда аэроб хусусиятга эга бўлган нафас олиш жараёни икки босқичдан иборат эканлиги тасдиқланди. Биринчи, бошланғич – анаэроб нафас олиш жараёнида мураккаб органик моддалар (углеводлар) оддий органик моддаларга парчаланadi (пирозум кислотасига). Иккинчи, асосий – аэроб шароитда пируват кислотаси қарбонат ангидрид ва сувга парчаланadi. Бунда ферментлар тизими ҳам фаол иштирок этади.

**ФЕРМЕНТЛАР ТИЗИМИ.** Оксидланиш-қайтарилиш реакциялари учун хос бўлган асосий хусусият электронларнинг кўчишидир. Моддалар оксидланганда таркибидан электрон ажралади, қайтарилганда эса электрон бириктириб олади. Электрон ажратувчи моддалар донор, қабул қилувчи моддалар акцептор дейилади. Донор билан акцептор биргаликда оксидланиш - қайтарилиш тизимини ташкил этади. Бу реакцияларни бошқарувчи ферментлар оксидоредуктазалар дейилади. Ферментларнинг донор ва акцептор билан алоқасини қуйидагича изоҳлаш мумкин:



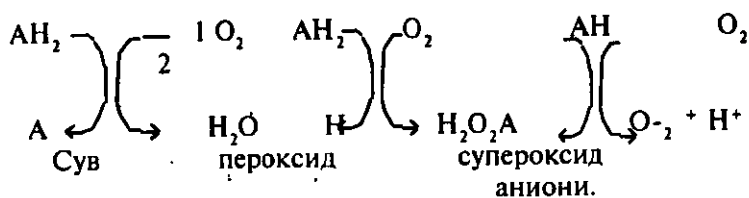
бу ерда, Д – донор электрон ва протонларини ажратади, Е – фермент ташувчилик реакциясини бажаради, А – акцептор уларни қабул қилади.

Оксидоредуктазалар уч гуруҳга бўлинади: 1) анаэроб дегидрогеназалар; 2) аэроб дегидрогеназалар; 3) оксигеназалар.

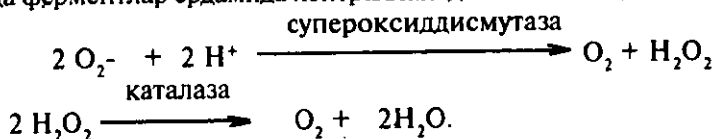
Анаэроб дегидрогеназалар – электронларни кислороддан ташқари оралиқ акцепторларга етказиб беради. Булар икки компонентли ферментлар, кофермент НАД<sup>+</sup> (никотинамидадениндинуклеотид) бўлиши мумкин. Оксидланиш натижасида НАД<sup>+</sup> қайтарилган НАДН ҳолатга ўтади. Бу ферментларга алкогольдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа ва бошқалар киради.

Аэроб дегидрогеназалар – электронларни ҳар хил оралиқ акцепторларга ва кислородга етказиб беради. Булар ҳам икки компонентли ферментлар бўлиб, флавопротеинлар дейилади. Буларнинг таркибига оксилдан ташқари рибофлавин (витамин В<sub>2</sub>) ҳам кириди. Икки хил кофермент мавжуд: 1) флавинмононуклеотид (ФМН); 2) флавинадениндинуклеотид (ФАД). ФМН таркибига кирувчи фермент – диметилизоаллоказин, ФАД – сукцинатдегидрогеназа. Буларнинг акцепторлари хинонлар, цитохромлар ва кислороддир.

Оксидазалар электронларни фақат кислородга етказиб беради. Аэроб хусусиятига эга. Бу ферментлар иштирокида уч хил бирикма ҳосил бўлади: 1) сув; 2) водород пероксид; 3) кислороднинг супероксид аниони, яъни



Водород ва супероксид аниони (O<sub>2</sub><sup>-</sup>) зарарли бўлгани учун ҳужайрада ферментлар ёрдамида нейтралланади:



Сувнинг ҳосил бўлишида ферментлардан цитохромоксидазалар, полифенолоксидазалар ва бошқалар, водород пероксиднинг ҳосил бўлишида флавопротеиноксидазалар, кислороднинг супероксид аниони ҳосил бўлишида ксантиноксидазалар иштирок этади.

Оксигеназалар ҳам оксидазалар билан бир қаторда катта аҳамиятга эга. Бу ферментлар ёрдамида кислород фаол ҳолатга ўтади ва органик моддалар билан бирлашади.

Юқорида кўрсатилган ферментларнинг ҳаммаси митохондрияларда жойлашган бўлади. Чунки митохондриялар аэроб нафас оладиган барча ҳужайраларнинг, жумладан, ўсимликлар ҳужайрасининг цитоплазмасида жойлашган мураккаб органоиддир. Ферментлар митохондрияларнинг ички ва ташқи мембраналарида жойлашган бўлади. Ички мембранада асосан нафас олиш занжирининг компонентлари ва оксидатив фосфорланиш жараёнида иштирок этадиган фермент тизимлари мужассамлашган бўлади.

**АНАЭРОБ НАФАС ОЛИШ.** Углеводларнинг анаэроб шароитда парчаланиши гликолиз ҳам деб аталади. Бу жараёнда жуда кам миқдорда

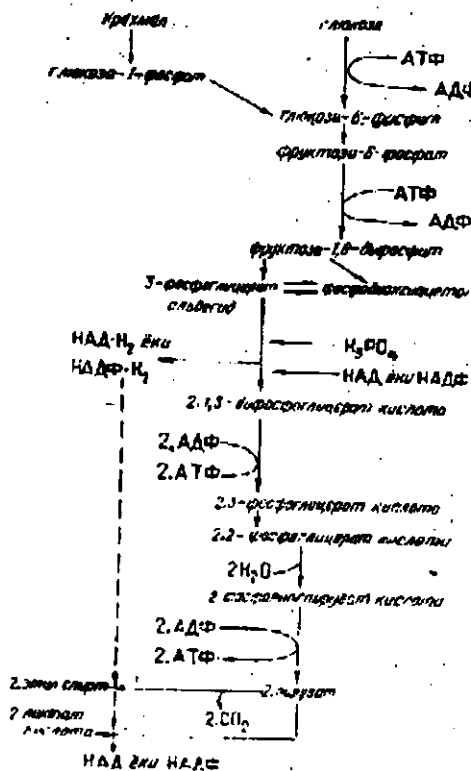
энергия ажралиб чиқади ва охирги босқич маҳсулоти пирозум кислотаси ҳосил бўлади. Гликолиз анаэроб нафас олиш ва бижғиш жараёнларининг бошланғич босқичидир.

Ўсимликлар таркибидаги нафас олиш жараёнининг асосий маҳсулоти бўлган моносахаридларнинг реакция қобилияти анча паст бўлиб, кейинги алмашинув жараёнида иштирок этиш учун уларни бироз энергия билан таъминлаш зарур. Бунга моносахаридларни энергияга бой бўлган бирикмалар билан реакцияга киритиш ва фосфорли эфирлар ҳосил қилиш йўли билан эришилади. Моносахаридларнинг фосфорли эфирлари (масалан, глюкоза-6-фосфат) анча фаол реакция қобилиятига эга. Шунинг учун ҳам гликолизнинг биринчи босқичида глюкоза гексокиназа ферменти иштирокида фосфорланади ва глюкоза-6-фосфатга айланади. Бунинг учун бир молекула АТФ сарфланади. Глюкоза 6-фосфат фосфоглюкомутаза ферменти иштирокида изомерланиб, фруктоза-6-фосфатга айланади. Фруктоза -6-фосфат иккинчи марта фосфорланиб, фруктоза-1, 6-дифосфатга айланади.

Бу жараёнда фосфогликокиназа ферменти иштирок этади ва яна бир молекула АТФ сарфланади (40-чизма).

Навбатдаги реакцияда фруктоза-1, 6-фосфат алдолаза ферменти иштирокида 3-фосфоглицерин алдегиди ва фосфодиоксиацетонга парчланади. Фосфодиоксиацетон осонлик билан триозофосфатизомераза ферменти иштирокида 3-фосфоглицерин алдегидига айланади. Бу ерда реакциялар иккита уч углеродли бирикма ҳосил бўлиши билан борганлиги учун бу йўл дихотомик оксидланиш ҳам дейилади.

Гликолизнинг иккинчи босқичи 3-фосфоглицерин алдегидининг оксидланиб 3-фосфоглицерат кислотага айланишидан бошланади. Бу гликолизнинг асосий реакцияларидан бири бўлиб, унда триафосфатдегидрогеназа иштирок этади. Бу ферментнинг фаол қисмини НАД ташкил қилади. Реакцияларда АДФ ва фосфат кислота иштирок этиб,

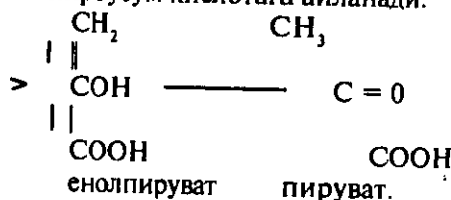


40-чизма. Гликолизнинг шакли.



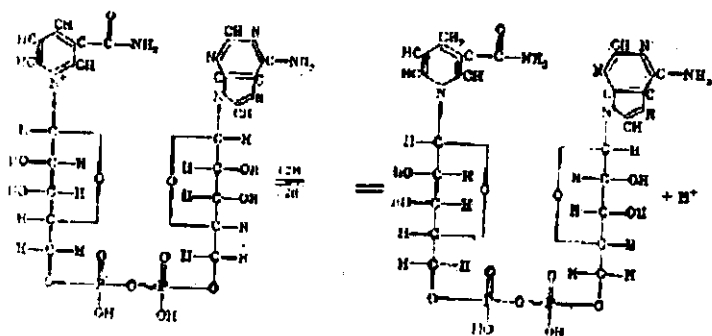
АТФ ҳосил бўлади. Реакция давомида ҳосил бўлган ацилфермент фосфоролизга учрайди ва натижада макроэргик карбоксифосфатга эга бўлган 1, 3 - дифосфоглицерат кислота ҳосил бўлади. 1, 3 - дифосфоглицерат кислота АДФ билан қайта фосфорланиб, АТФ ва 3- фосфоглицерат кислота ҳосил бўлади.

Гликолизнинг охириги босқичида 3-фосфоглицерат кислота фосфоглицерамутаза ферменти иштирокида изомерланиб, 2-фосфоглицерат кислотага айланади ва у бир молекула сувни ажратиб, фосфопируват кислотанинг енол шаклига айланади. Бу реакцияда енолаза ферменти иштирок этади. Фосфоенолпируват ўз навбатида, пируваткиназа ферменти иштирокида АДФ билан реакцияга киришиб, АТФ ҳосил бўлади. Енолпируват кислота пируозум кислотага айланади:



Натижада нафас олишнинг бошланғич анаэроб босқичи пируозум кислотанинг ҳосил бўлиши билан тугайди. Бир молекула глюкозанинг оксидланиши натижасида икки молекула пируозум кислота ҳосил бўлади.

Бу реакциялар натижасида энергияга бой бўлган бирикмалар: 4 молекула АТФ ва 2 молекула қайтарилган НАД.Н<sub>2</sub> ҳосил бўлади. НАД ва



41-чизма. НАД ва НАД.Н<sub>2</sub> молекулаларининг мушаввиш шакли.

НАД.Н<sub>2</sub> молекулалари таркибида ҳам макроэргик боғлар мавжуд (41-чизма). Лекин гликолизнинг биринчи босқичида икки молекула АТФ сарфланади. Шунинг учун ҳам бу босқичда икки молекула самарали

АТФ ажралади деб ҳисоблаш мумкин. Ҳар бир молекула НАДН нинг митохондрияларда оксидланиши натижасида ажралган кимёвий энергия ҳам учта АТФ га тенг. Демак, икки молекула НАДНнинг энергияси ҳам 6 молекула АТФ га тенг. Шундай қилиб, гликолиз жараёнида ажралиб чиққан умумий фойдали энергия саккиз молекула АТФ га тенг бўлади. Ҳар бир АТФ нинг энергияси 10 ккал деб ҳисобласак, у ҳолда гликолиз жараёнида ажралиб чиққан энергиянинг умумий миқдори 80 ккал га тенг бўлади.

**АЭРОБ НАФАС ОЛИШ.** Нафас олишнинг аэроб босқичи — иккинчи асосий босқич саналади. Бу босқичда пирузум кислота карбонат ангидриди билан сувда тўлиқ парчаланadi. Бу жараён аэроб шароитда содир бўлиб, бир қатор оралиқ моддалар, дикарбон ва трикарбон кислоталар иштирок этади. Уларнинг бир-бирига айланиши ҳалқадан иборат. Шунинг учун ҳам дикарбон ва трикарбон кислоталар цикли деб аталади. Бу реакциялар тизимини (ҳайвонлар организмда) 1937 йилда инглиз биокимёғари Г.А.Кребс таклиф қилганлиги учун унинг номи билан Кребс цикли ҳам деб аталади. Бу тизимнинг ўсимликларда ҳам мавжудлигини биринчи марта инглиз олими А.Чибнёлл (1939) исботлаган.

Пируват кислота аэроб шароитда аввало, фаоллашган бирикма ацетил-СоА га айланади. Фаоллашган ацетил-СоАнинг оксидланишидан циклик жараёнлар бошланади. Кребс циклининг биринчи босқичида ацетил-СоА оксалоацетат билан ўзаро реакцияга киришиб, цитрат кислота (лимон кислота) ҳосил қилади. Бу реакцияда цитратсинтетаза ферменти иштирок этади ва бу ҳалқадаги энг муҳим маҳсулотлардан бири ҳисобланади. Шунинг учун бу жараён цитрат цикли ҳам деб аталади (42-чизма).

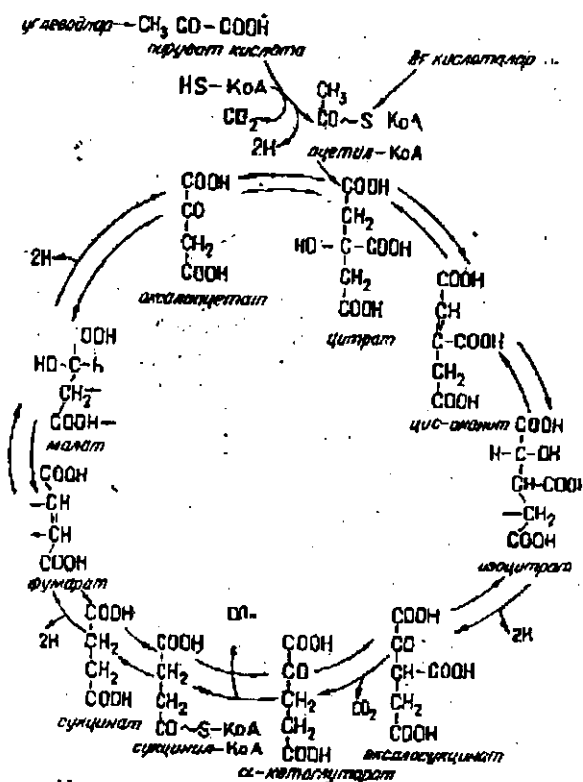
Цитрат кислота аконитаза ферменти иштирокида дегидратацияланади ва цисаконит ҳосил қилади. Цисаконит кислота яна бир молекула сув бириктириб, изоцитрат кислотага айланади. Изоцитрат кислота дегидратацияга учраб, оксалосукцинат кислотага айланади. Бу реакцияда изоцитрат-дегидрогеназа ферменти иштирок этади. Унинг фаол қисмини НАДФ ташкил қилади ва у реакцияда НАДФНга қайтарилади. Тезликда оксалосукцинат кислота декарбоксилланиб, а-кетоглутарат кислотага айланади. а-кетоглутарат яна декарбоксилланади, натижада карбонат ангидрид ажралиб чиқади, НАДН ва сукцинил-СоА ҳосил бўлади.

Сукцинил-СоА-синтетаза ферменти, АДФ ва фосфат кислота иштирокида энергияга бой бўлган сукцинил-СоА дан сукцинат кислота (қахрабо кислота) ва АТФ ҳосил бўлади. Сукцинат кислота оксидланиб, фумарат кислотага айланади. Бу реакция ўсимликларда жуда кўп тарқалган сукцинатдегидрогеназа ферменти иштирокида содир бўлади. Бу ферментнинг фаол қисми ФАД бўлиб, у ФАДН<sub>2</sub> га қайтарилади.

Фумарат кислота бир молекула сувни бириктириб, фумараза ферменти иштирокида малат кислотага айланади. Бу кислота ўз навбатида малатдегидрогеназа ферменти иштирокида оксалоацетат кислотага айла-

нади. Ферментнинг фаол қисмини НАД ташкил қилиб, у реакция жараёнида НАДНга қайтарилади.

Доиранинг якунида ҳосил бўлган оксалоацетат кислота ўз-ўзидан тезда енол шаклга ўтади ва янги ацетил-СоА молекуласи билан реакцияга киришиб, янги циклни бошлайди.



42-чизма. Цитрат кислота цикли (Кребс цикли).

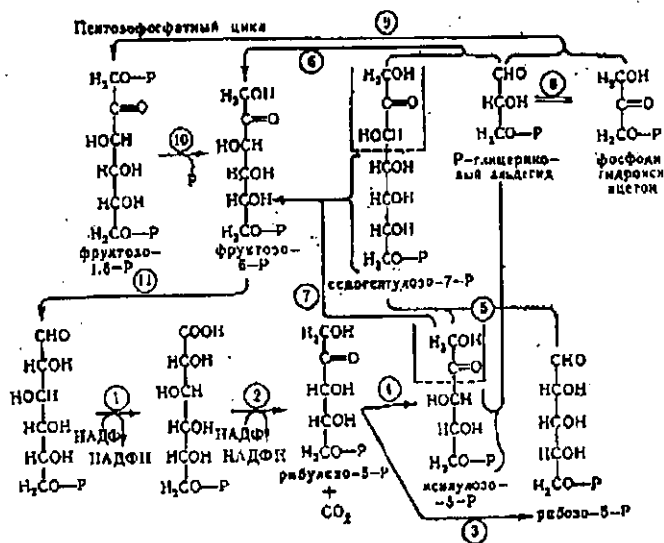
Шундай қилиб, ҳар бир циклда бир молекула пирозум кислотасидан уч молекула  $\text{CO}_2$  ажралади, уч молекула сув иштирок этади, беш жуфт водород атомлари ажратилади. Бу цикл ўсимликлар танасидаги модда алмашинув жараёнида катта аҳамиятга эга. У фақат углеводлар оксидланишининг якуний босқичи бўлмай, балки бошқа органик моддаларга (оқсиллар, ёғлар ва бошқалар) ҳам тааллуқлидир.

Нафас олишнинг бу босқичида энергиянинг асосий қисми ажралади. Реакциялар натижасида  $3\text{НАДН}$ ,  $\text{НАДФН}$ ,  $\text{ФАДН}_2$  ва бир молекула АТФ ажралади. Агар ҳар бир молекула НАДН ва НАДФНларнинг энергияси уч молекула АТФга тенг ( $3, 3 + 3 = 12$ ) бўлса, у ҳолда 12 молекула АТФ бўлади.

Бир молекула  $\text{ФАДН}_2$  нинг энергияси икки молекула АТФ га тенг бўлса, реакция натижасида бир молекула ажралиб чиққан АТФ билан биргаликда умумий миқдор уч молекула АТФни ташкил қилади. Натижада бир молекула пирозум кислотанинг оксидланиши 15 молекула АТФни ҳосил қилади. Агар бир молекула глюкозанинг гликолизи натижасида икки молекула пирозум кислота ҳосил бўлишини ҳисобга олсак, у ҳолда 30 молекула АТФ ҳосил бўлади. Бундан ташқари 8 молекула АТФ бошланғич анаэроб босқичда ҳам ҳосил бўлади. Демак, бир молекула глюкозанинг оксидланиш жараёнида 38 молекула АТФ ҳосил бўлиб, унинг энергияси 686 ккал/молга тенг бўлади.

Бундан ташқари бу циклда ҳосил бўлган оралиқ маҳсулотлар янги органик моддаларни синтез қилиш учун сарфланади (оқсиллар, ёғлар ва бошқалар). Кребс цикли реакциялари тўла митохондрияларда содир бўлади ва нафас олиш жараёнининг асосий йўли ҳисобланади.

**НАФАС ОЛИШНИНГ ПЕНТОЗАФОСФАТ ЦИКЛИ.** Бу цикл глюкоза-6-фосфатнинг бевосита оксидланиши билан бошланади. Бунда глюкоза-6-фосфатдан бир молекула  $\text{CO}_2$  ажралиб чиқади ва беш углеводли бирикмалар-пентозалар ҳосил бўлади. Шунинг учун ҳам бу йўл пентозафосфат (ёки аптомик) парчаланиш дейилади. Уни гексозомо-



43-чизма. Пентозафосфат цикли.

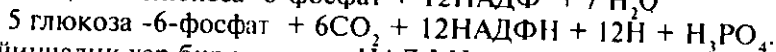
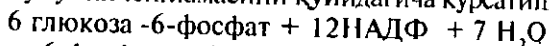
нофосфат цикли ҳам деб атайдилар. Бу йўл 1935-1938 йилларда О. Варбург, Ф. Диккене, В.А.Энгелгард ва Ф.Липман каби олимларнинг изланишлари натижасида очилди. Яъни ўсимликларда асосий ҳисобланган гликолиз ва Кребс цикли билан бир қаторда глюкозанинг яна бир муҳим йўл билан оксидланиши аниқланди.

Пентозафосфат йўли ҳам гликолизга ўхшайди, бунда оксидланувчи бирламчи маҳсулот 6-фосфат ҳисобланади. Бу реакциялар асосан икки босқичдан иборат (43-чизма).

Биринчи босқичда глюкоза-6-фосфат оксидланиб, 6-фосфат глюколактон кислота ҳосил қилади. Бу реакция глюкоза-6-фосфат-дегидрогеназа ферменти иштирокида боради. Ферментнинг фаол қисмини НАДФ ташкил қилиб, у НАДФНга қайтарилади. 6-фосфатглюколактон кислота сув иштирокида 6-фосфатглюконат кислотага айланади ва бу кислота декарбоксилланиш реакцияси натижасида пентозафосфат ҳосил қилади. Реакция натижасида бир молекула  $\text{CO}_2$  ва НАДФН ҳосил бўлади. Умуман, бир атом углероднинг оксидланиши натижасида икки молекула НАДФН ҳосил бўлади.

Иккинчи босқичда рибулозо-5-фосфат изомерланиб, рибоза-5-фосфатга ва ксилулоза-5-фосфатга айланади. Булардан, транскетолаза ва трансалдолаза ферментлари иштирокида седогептулоза-7-фосфат ва 3-фосфоглицерин алдегиди ҳосил бўлади. Кейин эритрозо-4-фосфат ва фруктозо-6-фосфат ҳосил бўлади. Фруктоза-6-фосфат изомерланиб, якуний маҳсулот глюкоза-6-фосфатга айланади.

Умуман, пентозафосфат йўлида олти молекула глюкоза-6-фосфат иштирок этса, унинг умумий тенгламасини куйидагича кўрсатиш мумкин:



Кейинчалик ҳар бир молекула НАДФН оксидланганда 3 молекула АТФ синтезланади. Демак, 12 НАДФН молекуласи оксидланганда 36 молекула АТФ ҳосил бўлади. Бу циклда ҳосил бўлган оралиқ маҳсулотлар – пентозалар организм учун жуда зарур бўлган моддалар (нуклеин кислоталар ва бошқалар) ҳосил қилишда иштирок этади. Бу йўлнинг ҳамма реакциялари ҳужайра цитоплазмасининг эрувчи қисмида протопластидалар ва хлоропластларда содир бўлади. Нафас олишнинг пентозафосфат йўли, айниқса, синтетик жараёнлар кучли бораётган ҳужайраларда фаол хусусиятга эга. Бундай ҳужайраларда мембраналарнинг липид компонентлари, нуклеин кислоталар, ҳужайра девори ва фенол бирикмалар фаол равишда синтезланади.

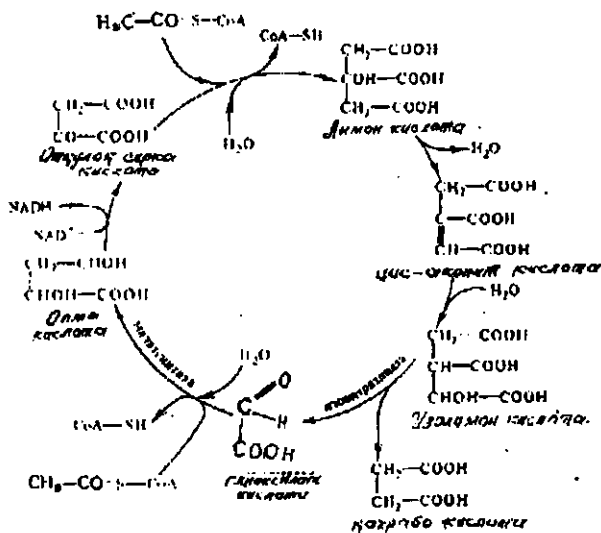
**ГЛИОКСИЛАТ ЦИКЛИ.** Бу цикл 1957 йилда биринчи марта Г.Л. Коренберг ва Г.А.Кребс томонидан бактериялар ва моғор замбуруғларида аниқланган эди. Кейинчалик аниқланишича, у мойли ўсимликларнинг унаётган уруғларида ва захира ёғлар, шакарларга айланиши керак бўлган органларида содир бўлар экан. Глиоксилат цикли ҳужайрадаги махсус органоид глиоксисомаларда содир бўлади. Митохондрияларда, шунингдек, ҳайвон ҳужайраларида ҳам бу цикл бўлмайди.

Глиоксилат цикли асосан мойли ўсимликларнинг нафас олишидаги аэроб босқичида Кребс цикли ўрнида содир бўлади. Чунки у Кребс циклининг маълум миқдорда ўзгарган йўлидир:

1) Кребс циклининг бир қисмида: изоцитрат кислота → α-кетоглутарат кислота → сукцинил → CoA → сукцинат кислота → фумарат кислота → малат кислота → ...

2) Глиоксилат циклининг шу қисмида: изоцитрат кислота → сукцинат кислота → глиоксилат кислота → ацетил CoA → малаткислота → ...

Кўриниб турибдики, Кребс циклидан фарқли ўлароқ, бу циклда глиоксилат кислота ва ацетил CoA ҳосил бўлади ва натижада ҳар бир доирада икки молекула ацетил CoA иштирок этади (44-чизма). Умуман, глиоксилат цикли захира ёғларни сарфлайди ва ёғларнинг парчаланишида оралиқ модда — ацетил CoA ҳосил бўлади.



44-чизма. Глиоксилат цикли.

Ҳар икки молекула ацетил CoA ҳисобига бир молекула НАДН қайтарилади ва унинг энергияси митохондрияларда АТФ синтезига сарфланиши мумкин. Ҳосил бўлган сукцинат кислота ( қаҳрабо кислота ) глиоксисомалдан ташқарига чиқади ва митохондрияларга ўтиб, биосинтез жараёнларида иштирок этади. Глиоксилат кислота эса гликокол аминокислотасининг ҳосил бўлиши учун дастлабки модда ҳисобланади.

#### 4.4. НАФАС ОЛИШНИНГ ИЧКИ ВА ТАШҚИ ШАРОИТ ОМИЛЛАРИГА БОҒЛИҚЛИГИ

Нафас олиш тезлиги ўсимликларнинг тури, ёши ва яшаш шароитидаги омиллар таъсирига боғлиқ. Ҳатто бу тезлик бир ўсимликнинг ҳар хил қисмларида турлича содир бўлади. Ўсимлик қанча ёш ва

модда алмашинув жараёни қанча фаол бўлса, нафас олиш ҳам шунча кучли бўлади. Ўсимликнинг қариш жараёнида нафас олиш тезлиги ҳам пасая боради. Пишиб етилган, қуруқ уруғларда нафас олиш тезлиги жуда паст, унаётган уруғларда эса жуда фаол бўлади. Масалан, таркибида 10-12 фоиз суви бўлган бир килограмм арпа уруғи бир кеча-кундузда 0,3-0,4 мг  $\text{CO}_2$  ажратади. Тўла бўртган ва унаётган уруғларда эса нафас олиш тезлиги 10 минг мартадан юқори бўлади.

Умуман, ўсимликларнинг нафас олиш тезлиги ички ва ташқи омиллар таъсирига боғлиқ.

**КИСЛОРОДНИНГ МИҚДОРИ.** Нафас олиш жараёни учун кислороднинг миқдори энг муҳим омиллардан бири ҳисобланади. Ҳаво таркибидаги кислород (21 фоиз) ўсимликларнинг эркин нафас олишига тўла етарли бўлиб, ҳатто унинг миқдори 9 фоизгача камайса ҳам ўсимликларга зарарли таъсир қилмайди. Фақат атмосферада кислород миқдори 5 фоизга тушгандан сўнггина унинг етишмаслиги сезила бошлайди. Ўсимлик тўқималаридаги кислород миқдори атмосфера таркибидаги кислороддан камроқ бўлиб, ўзгариб туради. Масалан, қанд лавлагининг барг тўқималарида бу кўрсаткич миқдори бир кеча-кундўз давомида 7,1 фоиздан 17,4 фоизгача ўзгаради. Демак, атмосферадаги кислород ўсимликлар учун тўла етади.

Аммо илдиз тизими жойлашган тупроқда тез-тез кислород етишмаслик ҳоллари содир бўлиши мумкин. Айниқса, тузилмаси бузилган, чиринди (гумус) моддалари кам, сув босиб, узоқ муддатга сақланиб қолган қатқалоқ ҳосил бўлган ерларда кислороднинг тупроқ заррачалари орасига кириб туриш жараёни бузилади ва илдизлар учун анаэроб шароит юзага келади. Илдиз тизими жойлашган тупроқ муҳитида кислороднинг етишмаслиги аэроб нафас олиш ўрнига бижғиш жараёнини фаоллаштиради ва натижада захира органик моддалар кўпроқ сарфланади. Оралиқ моддалар сифатида спиртлар ажралиб тўпланиб, ўсимлик илдизлари чирий бошлайди. Бу узоқроқ давом этса, ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиши, ҳосилдорлиги кескин камайди ва ҳатто ўсимлик ўлиши ҳам мумкин. Шунинг учун бундай ерларга қўшимча ишлов бериш, яъни тупроқни юмшатиш, қатқалоққа йўл қўймаслик, ўгитлаш (органик ва минерал) зарур.

**КАРБОНАТ АНГИДРИДНИНГ МИҚДОРИ.** Карбонат ангидриднинг миқдори ҳам нафас олиш жараёнида маълум аҳамиятга эга. Тўқималарда у кўп миқдорда тўпланганда нафас олиш тезлиги пасаяди. Карбонат ангидриднинг тўпланиши кўпинча нишиб етилган ва қаттиқ пўст билан қопланган уруғларда содир бўлади. Кўпчилик ёввойи ўсимликларнинг қаттиқ пўст уралган уруғлари узоқ ииллар давомида ўзининг кукариш қобилиятини йўқотмайди, чунки уларнинг пўсти остида тўпланган карбонат ангидрид таъсиридан нафас олиш тезлиги жуда сўст бўлиб, органик модда тезла сарфланмайди. Омборларда  $\text{CO}_2$  нинг миқдори кўп бўлганда мевалар узоқ муддатгача яхши сақланади.

**ҲАРОРАТ.** Ўсимликларнинг нафас олиш жараёни ҳарорат таъсирига узвий боғлиқ. Бу боғлиқлик маълум ҳарорат даражаларида Вант-Гофф қоидасига бўйсунди, яъни ҳарорат ҳар сафар  $100^{\circ}$  га кўтарилганда нафас олиш тезлиги икки баравар ошади. Масалан, у  $0^{\circ}$  дан  $20^{\circ}\text{C}$  гача ошиб борганда реакция тезлиги ҳам 2-3 марта ошиб боради. Лекин  $20^{\circ}\text{C}$  дан юқори ҳароратда реакция тезлиги камроқ ошиб боради.

Ўсимлик турлари ва аъзоларининг ҳарорат чегаралари бўлади (минимал, оптимал ва максимал). Нафас олишнинг минимал (пастки) чегараси кўпчилик ўсимликлар учун жуда паст. Масалан, қарағай ва арчалар учун  $-25^{\circ}\text{C}$ . Албатта, иссиқсевар ўсимликлар учун бу кўрсаткич анча юқори, айримлари учун  $0^{\circ}\text{C}$  атрофида бўлади.

Ҳарорат ошганда нафас олиш кучи ҳам ошади ва у  $40^{\circ}\text{C}$  етгунча Вант-Гофф қоидасига бўйсунди. Кўпчилик маданий ўсимликларда ҳарорат  $40^{\circ}\text{C}$  дан ошгач, нафас олиш ҳам дарҳол юқорига кўтарилади,  $50^{\circ}\text{C}$  атрофида кескин пасайиб қолади ва ўсимлик қаттиқ зарарланади.

Шунинг учун ҳам нафас олиш учун дастлаб кучайиб, сўнгра пасаядиган ҳарорат эмас, балки бу жараён доим юқори даражада бўладиган ҳарорат оптимал (мақбул) дейилади. Кўпчилик ўсимликлар учун  $30-40^{\circ}\text{C}$  атрофида бўлади. Бу фотосинтезнинг мақбул даражасидан  $5-10^{\circ}\text{C}$  юқори. Максимал ҳарорат эса  $45-55^{\circ}\text{C}$  атрофида бўлиб, ҳар бир ўсимлик оқсилнинг хусусиятларига боғлиқ. Нафас олишнинг мақбул ҳарорат даражаси танадаги модда алмашинув жараёнидаги барча биокимёвий реакциялар ва ферментларнинг фаоллиги учун ҳам анча қулайдир.

**СУВ РЕЖИМИ.** Нафас олиш тезлигига ҳужайраларнинг сув билан таъминланиш даражаси ҳам катта таъсир этади. Ўсимликларнинг баргларида бирданига сувнинг камайиши сабабли даставвал нафас олиш тезлашади. Кейинчалик эса сув танқислиги ортиб бориши билан нафас олиш тезлиги ҳам пасая боради. Буни уруғларда яхши кузатиш мумкин. Етилмаган уруғларда сув миқдори кўп, нафас олиш ҳам нисбатан кучлироқ бўлади. Уруғлар пишиб етилгач, сув миқдори ҳам энг кам  $10-11$  фоиз бўлади. Бундай уруғларда нафас олиш ҳам энг паст даражада бориб, улар яхши сақланади. Экиш олдидан ивитилган уруғлар сувни  $30-35$  фоизгача шимиб олгандан сўнг уларнинг нафас олиш тезлиги бир неча минг мартадан ошиб кетади ва униш жараёни бошланади. Уруғларда кечадиган бу физиологик жараёнларни бошқариш йўли билан донларни сифатли сақлаш, улардан юқори даражада фойдаланиш мумкин. Уруғлар ошиқча сувни шимиб олганда ҳам аэрация жараёни бузилиб, бижгиш бошланиши ва уруғлар нобуд бўлиши мумкин. Бундай ҳолларда уруғ қорайиб қолади ва унувчанлик қобилиятини йўқотали.

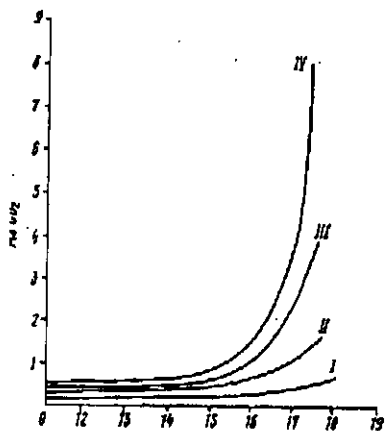
**ЁРУҒЛИК.** Ёруғлик яшил ўсимликларга таъсир этганда ҳароратнинг кўтарилиши кузатилади ва бунинг натижасида нафас олиш ҳам тезлашади. Фотосинтезга ёруғликнинг таъсири натижасида эса нафас олиш жараёни учун энг зарур органик модда ҳосил бўлади. Демак, ёруғлик



яшил ўсимликларнинг нафас олишига тўғридан-тўғри эмас, балки бошқа физиологик жараёнлар орқали таъсир этади.

Ёруғлик таъсирини яшил бўлмаган ўсимликларда ўрганиш натижа-сида унинг маълум миқдори тўғридан-тўғри таъсир этиши ҳам мумкинлиги кузатилган. Нафас олиш жараёнининг фаолияти ёруғлик спектрининг ультрабинафша (380 нм) ва кўк-яшил (400-500 нм) нурларининг ютилиши натижасида кузатилган. Масалан, маккажўхори-нинг этиолланган баргига ёруғликнинг кўк спектр нурлари билан таъсир этганда, қоронгидаги баргларга нисбатан нафас олиш жадаллиги икки барабардан кўпроқ кўтарилган.

#### 4.5. ДОН, МЕВА ВА САБЗАВОТЛАРНИ САҚЛАШДА НАФАС ОЛИШНИНГ АҲАМИЯТИ



45-чизма. Бугдой донлари нафас олиш жадаллигининг намлик миқдорига ва ҳарорат даражасига боғлиқлиги (Кретович, 1972).  
 I—ҳарорат-0°C; II—ҳарорат-10°C;  
 III—ҳарорат-18°C; IV—ҳарорат-25°C.

Ўсимликларнинг нафас олиш жараёни улардаги модда алмашинувининг муҳим қисмини ташкил этиб, ўсиш, ривожланиш ва ҳосилдорликнинг асоси ҳисобланганидек, етиштирилган маҳсулотларни узоқ муддатга ва сифатли сақлаш ҳам нафас олиш тезлигини бошқаришга асосланган.

Маҳсулотларни сақлашда нафас олиш жадаллиги қанча паст бўлса, органик моддаларнинг миқдори шунча кам сарфланади ва улар сифатли сақланади. Нафас олиш жадаллигининг даражаси, энг аввало, ҳарорат ва намлик миқдорига боғлиқ.

Донларнинг таркибидаги сув миқдорини ва улар сақланадиган омборлар ҳароратини бошқариш катта аҳамиятга эга (45-чизма).

Сув миқдори галласимонларнинг донларида 14 фоиз ва мойли ўсимликларнинг донларида 8-9 фоиздан ошмаганда, ҳарорат эса 0° атрофида бўлганда нафас олиш энг паст даражада сақланади. Намликнинг миқдори 18-22 фоиз ва ҳарорат 45-50° С га етганда нафас олиш жадаллиги ҳам кескин ошади. Натижада уруғдаги захира органик моддалар тезлик билан сарфланади. Бунинг натижасида ажралиб чиққан кимёвий энергия иссиқлик энергиясига айланади, омборларнинг ҳарорати янада ошади

ва ҳар хил чиритувчи микроорганизмларнинг ривожланишига шароит яратилади. Бундай шароитда сақланган донлар униб чиқиш қобилиятини йўқотади. Шунинг учун ҳам донларни сақлашда намлик кам миқдорда бўлиши мақсадга мувофиқ.

Мева-сабзавотларни сақлаш донларни сақлашдан бироз фарқ қилади. Чунки уларнинг таркибида сув жуда кўп (75-90 фоизгача). Сувни камайтириш улар сифатининг пасайишига сабаб бўлиши мумкин. Шунинг учун ҳам мева-сабзавотларни сақлашда бош омил ҳарорат ҳисобланади. Энг қулай ҳарорат  $0^{\circ}$  атрофида бўлиши аниқланган. Махсус хоналарда ва музлатгичларда сақланганда ҳам ҳарорат  $3-7^{\circ}\text{C}$  дан ошмаслиги керак. Масалан, картошка учун сақлаш ҳарорати  $2-4^{\circ}\text{C}$ , карам учун  $0^{\circ}$  дан  $-1^{\circ}\text{C}$  гача, қолган мева ва сабзавотлар учун  $0^{\circ} + 1^{\circ}\text{C}$  энг қулай эканлиги аниқланган. Бунда нафас олиш тезлиги паст бўлиб, маҳсулотлар сифатли сақланади.

Мева ва сабзавотларни сақлашда  $\text{CO}_2$  нинг миқдори ҳам катта аҳамиятга эга. У кўп бўлса, нафас олиш жадаллиги пасаяди.

## **V БОБ**

### **ЎСИМЛИКЛАРНИНГ СУВ РЕЖИМИ**

#### **5.1. ЎСИМЛИКЛАР ҲАЁТИДА СУВНИНГ АҲАМИЯТИ**

Сув тирик организмларнинг яшаши учун асосий муҳитлардан биридир. Сувсиз шароитда организмлар нобуд бўлади ёки анабиоз ҳолатига ўтади. Ўсимликлар танасида сувнинг миқдори 70 фоиздан то 90 фоизгача бўлиши мумкин. Бу уларнинг тур ва навларига, ёшига, яшаш муҳитига, ҳар хил органларига ва ҳатто ҳужайра органолларига ҳам боғлиқ. Айниқса, ўсимликнинг ёш аъзоларида ва баргида бу кўрсаткич 90 фоизгача бориши мумкин. Сув миқдори ҳужайра протоплазмасида 80 фоиз, ширасида 98 фоиз, пўстида 50 фоизгача етиши мумкин. Айрим ҳўл меваларда жуда кўп: бодрингда 98 фоиз, помидорда 94 фоиз, тарвузда 92 фоиз, картошкада 77 фоизгача бўлади.

Ўсимликлар ҳаётий жараёнида сув қуйидаги вазифаларни бажаради:

1) биокимёвий реакцияларнинг содир бўлиши учун асосий муҳит бўлиб ҳисобланади;

2) кимёвий бирикма бўлганлиги учун муҳим реакцияларда : гидролиз, синтез, оксидланиш ва қайтарилиш реакцияларида (фотосинтез, нафас олиш, минерал элементларни ўзлаштириш ва ҳоказолар) тўғридан-тўғри иштирок этади;

3) ўсимликларни кучли иссиқлик таъсиридан сақлайди, улар ҳароратини пасайтиради (транспирация);

4) ўсимликларнинг тупроқдан қабул қилган минерал элементлари, унинг танасида ҳосил бўлган органик моддаларнинг ҳаракати ва қайта тақсимланиши ҳам сув ҳисобига содир бўлади.

Табиатда яшовчи ҳар бир ўсимлик ўзининг онтогенезида жуда кўп миқдорда сув сарфлайди (асосан, танаси орқали буғлатади). Масалан, маккажўхори вегетация давомида 200 л гача, буғдой эса бир тонна қуруқ модда ҳосил қилиш учун 300 т сув сарфлайди. Умуман, ўсимлик орқали ўтган сув миқдорини 1000 қисм деб олсак, шундан 1,5-2 қисми органик моддаларнинг ҳосил бўлишида иштирок этиб, қолган 998 ёки 998, 5 қисми тана орқали буғланиб кетади. Ўсимлик ўз онтогенезида сарфлайдиган сув миқдори кўп ёки оз бўлиши иқлим шароитига боғлиқ. Масалан, иссиқ ва қуруқ иқлимда бу кўрсаткич сернам иқлимдагидан кўра 2-3 марта кўп бўлиши мумкин. Қолаверса, бунга тупроқдаги сув миқдори ҳам таъсир қилади.

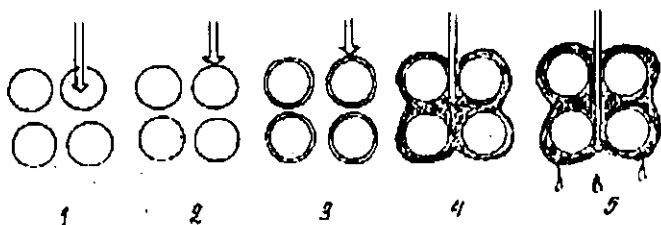
## 5.2. СУВНИНГ ШИМИЛИШИ ВА ҲАРАКАТИ

Барча қуруқликда яшовчи ўсимликларнинг танасида тўхтовсиз сув алмашилиш жараёни содир бўлиб туради. Бундай жараён ўсимликларнинг сув режими дейилади ва уч босқичдан иборат: 1) сувнинг илдиз томонидан шимилиши; 2) ўсимлик танаси бўйлаб ҳаракати ва тақсимланиши; 3) барглар орқали буғланиши — транспирация. Бу босқичларнинг ҳар бири бир қанча жараёнларни ўз ичига олади.

Ўсимликлар сувга бўлган талабнинг жуда оз қисмини ер усти аъзолари (асосан барглари) орқали таъминлайдилар. Бу асосан ёғингарчилик ва ҳаво намлиги юқори бўлган даврлардагина юз бериши мумкин. Меъёрий ўсиш ва ривожланишни таъминлайдиган асосий сув миқдори тупроқдан илдиз тизими орқали олинади.

**ТУПРОҚДАГИ СУВ ФОРМАЛАРИ.** Тупроқдан сув олиш учун ўсимлик илдиз ҳужайраларининг сўриш кучи тупроқ эритмасининг сўриш кучидан бирмунча юқори бўлиши шарт. Чунки тупроқда бундай сўришга қаршилик қилувчи кучлар мавжудки, улар сувни ушлаб турувчи кучлар дейилади. Одатда, тупроқ таркибида сув тоза эмас, балки маълум концентрацияли эритма ҳолида бўлади. Эритманинг концентрацияси тупроқдаги сувда эрувчи тузлар ва бошқа моддаларнинг миқдорига боғлиқ.

Бундан ташқари тупроқда осмотик қаршилик билан бир қаторда адсорбцион хусусиятдаги қаршилик ҳам бор. У сув молекулаларининг тупроқ доначалари билан бўлган ўзаро муносабатидан келиб чиқади, яъни сув тупроқ доначалари билан ҳар хил даражада бирикади ва натижада тупроқда ҳар хил шакллар ҳосил бўлади (46-чизма).



46-чизма. Тупроқдаги сувнинг ҳар хил шакллари (доначалар-тупроқ доначалари):

1—кимёвий боғланган сув; 2—гигроскопик сув; 3—пардасимон сув; 4—капилляр сув; 5—гравитацион сув.

5) гравитацион сув—сув билан тўлдирилган ва ҳаракатчан йирикроқ тупроқ капиллярлари. Бундай сув яхши ўзлаштиралади; 4) капилляр сув - тупроқнинг торроқ капиллярларидаги сув менискларининг юзаки тортилиши натижасида ушланиб туради ва оғирлик кучига бўйсуниб пастга тушмайди, бу сувни ушлаб турадиган куч жуда оз, шунинг учун уни илдиз тукчалари бемалол сўради; 3) пардасимон сув—бу сув тупроқ дон

чалари сатҳида молекуляр тортув кучлари—адсорбция билан ушланиб туради, бу кучлар анча юқори ва парда юпқалашгани сари ошиб боради. Бундай сувларни ўсимликлар қийинчилик билан ўзлаштиради; 2) гигроскопик сув—бу сувни тупроқ доначалари жуда катта куч (1000 атм. яқин) билан ушлаб туради ва уни ўсимликлар мутлақо ўзлаштиролмайди, бу тупроқ доначаларининг катта-кичиклигига қараб 0,5 фоиздан (йирик қумларда) тортиб то 14 фоизгача (оғир соз тупроқда) бўлиши мумкин; 1) имбибицион сув—кимёвий жиҳатдан бириккан бўлиб, тупроқ ичида коллоид моддалар қанча кўп бўлса, у ҳам шунча кўп бўлади. Бундай сув айниқса, торфли тупроқларда кўп ва ўзлаштирилмайди.

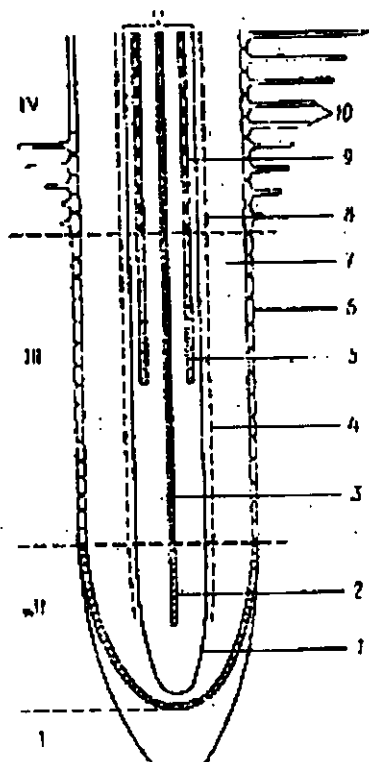
Умуман, тупроқдаги сув формалари икки гуруҳга бўлинади: 1) эркин сув—ўсимлик томонидан осонлик билан ўзлаштириладиган сув шакллари (гравитацион, капилляр ва қисман пардасимон); 2) боғланган, яъни ўсимликлар ўзлаштиролмайдиган сув шакллари (гигроскопик ва имбибицион). Тупроқдаги эркин ўзлаштириладиган сув шакллари ўртача 0,5 МПа, қисман ўзлаштириладиган сув шакллари 1,2 МПа ва ўзлаштирилиши қийин бўлган сув шакллари 0,25-3,0 МПа. гача бўлган куч билан ушланиб туради.

Ўсимликлар ўзлаштира олмайдиган сув—сувнинг ўлик захираси дейилади. Ўлик захиранинг миқдори одатда, тупроқ турига ва таркибига қараб ўзгариб туради.

Тупроқнинг тўла нам билан таъминланиш қобилияти тўла нам сифими дейилади. Тўла нам сифими ҳам тупроқ турларига қараб ҳар хил миқдорга эга: йирик қум—23,4 фоиз, майда қум—28,0 фоиз, енгил қумоқ—33,4 фоиз, оғир қумоқ—47,2 фоиз, оғир соз—64,6 фоиз ва бошқалар.

**ИЛДИЗ ТИЗИМИ ВА УНИНГ СУВНИ СЎРИШИ.** Ўсимликларнинг тўла сув билан таъминланиш жараёнида илдиз тизими асосий рол ўйнайди. Шунинг учун ҳам илдининг ривожланиш жадаллиги морфологик ва анатомик тузилишлари тупроқдан сув ва сувда эриган минерал элементларни сўришга мослашган. Илдининг энг фаол бирламчи тузилишида бир қанча тўқималарни кўриш мумкин: илдиз қини, апикал меристема, ризодерма, бирламчи пўстлоқ, эндодерма, перицикл ва ўтказувчи тўқималар (47-чизма). Илдининг ўсувчи қисми узунлиги 1 см атрофида бўлиб, меристема (1,5-2,0 мм) ва чўзилиш (2-7 мм) қисмларини ўз ичига олади. Илдининг меристема қисмидаги хужайралар тўхтовсиз бўлиниб туради. Ҳар бир хужайра ўз ҳаётида 6-7 мартагача бўлинади ва илдизларнинг ўсишини таъминлайди. Хужайралар бўлинишдан тўхтагандан сўнг чўзилиш бошланади. Илдининг чўзилиш қисмида хужайраларнинг дифференцировкаси тугалланиб, илдизларнинг тукчалик қисми бошланади ва у ерда илдиз асосий тўқималарининг шаклланиши тугайди: ризодерма, бирламчи пўстлоқ, эндодерма ва марказий цилиндр тўқималари. Ризодерма бир қават бўлиб жойлашган хужайралардан иборат. Асосан илдиз тукчаларини ҳосил қилади ва бунинг натижасида илдининг сув ва сувда эриган минерал моддаларини сўрувчи юзасини бир неча

баробар оширади. Илдизнинг тукчалар қоллаган қисми қанча кўп бўлса, унинг умумий сувни сўрувчи сатҳи ҳам шунча кўп бўлади. Бундай тукчаларнинг ҳар бири тупроқ капилляри ичига кириб, ундаги сувни сўради ва ўзининг асосий физиологик функциясини бажаради.



47-чизма. Илдизнинг шаклий тузилиши:

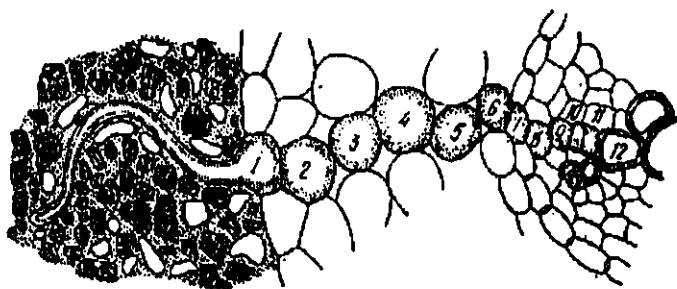
1—перикл; 2—флоэманинг етилмаган элементлари; 3—флоэманинг етилган элементлари; 4—Каспари белбоғи бўлмаган элементлари; 5—ксилеманинг етилмаган элементлари; 6—ризодерма; 7—бирламчи пўстлоқ; 8—Каспари белбоғли эндодерма; 9—ксилеманинг етилган элементлари; 10—илдиз тукчалари; 11—марказий цилиндр; I—илдиз қини; II—меристема қисми; III—чўзилиш қисми; IV—тукчалик қисми.

Илдизнинг тукчалик қисмидан юқориси пассив хусусиятга эга. Чунки бирламчи пўстлоқ ҳужайраларининг девори қалинлашади, пўкаклашади ва ҳатто айрим ҳужайралар нобуд бўлади. Бунинг натижасида сув ва унда эриган моддаларни ололмайди. Кўпчилик ер устида яшовчи ўсимликлар онтогенезининг биринчи босқичида илдиз тизими устки қисмига нисбатан тез ривожланади ва атрофга мустаҳкам, кенг тарқалади. Ғалласимонларнинг илдизи 1,5-2 м чуқурликкача етиши мумкин. Бир

тўп кузги сулининг илдизи энг қулай шароитда яхши ривожланиб, ён шохлари жуда кўпаяди, яъни 143 та бирламчи, 35 минг иккиламчи, 2 млн. 300 минг учламчи, 11,5 млн. тўртламчи тартибдаги илдизлар ҳосил бўлади. Илдизларнинг умумий сони 14 млн.га етиб, узунлиги 600 км ва умумий сатҳи 225 м<sup>2</sup> тенг бўлади. Бу илдизларда 15 миллиард тукча бўлиб, умумий узунлиги 10 минг км атрофида. Умуман, ўсимликнинг илдиз сатҳи ер устки қисмига нисбатан 100 мартадан кўпроқ бўлади.

Меваги дарахтлардан 5-7 шохчаси бўлган олма дарахтида 50 мингдан ортиқ илдиз ҳосил бўлади.

Илдиз ҳужайраларининг сувни фаол шимиши ва сиқиб юқорига чиқариши илдизларда модда алмашинуви сабабли рўй беради. Натижада илдиз тизими сувни тупроқ бўшлиғидан сўриб олиб, маълум бир



48-чизма. Илдиз тукчаларидан то ўтказувчи найчаларгача сувнинг ҳаракат йўли:

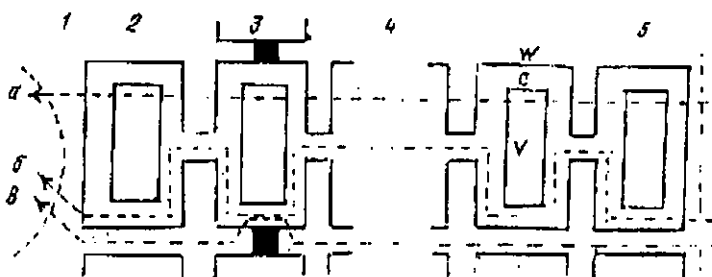
1—илдиз тукчаси; 2,6—паренхима ҳужайралари; 7—эндодерма; 8—перидикл; 9,11—марказий цилиндр паренхимаси; 12—ўтказувчи най.

йўналишда тукчалардан то ўтказувчи найчаларгача ҳаракатга келтиради. Бу ҳаракат илдиз тукчалари, илдиздаги пўстлоқни ҳосил қилувчи паренхима ҳужайралари, эндодерма, перидикл маркази, паренхима ва ўтказувчи найчаларгача давом этади (48-чизма).

Анча фаол хусусиятга эга мазкур ҳаракат механизмига фақат асризмизнинг 80-йилларидагина аниқликлар киритилди. Илдизнинг пўстлоқ тўқимаси ҳужайралари орқали сув ҳаракати уч йўл билан содир бўлиши мумкин: апопласт, симпласт ва трансвакуоляр (49-чизма).

Симпласт сувнинг ҳужайра цитоплазмаси орқали ҳаракатланишини билдиради. Ризодерма ва паренхима ҳужайраларига сувнинг кириши ва ҳаракатланиши осмос қонунлари асосида содир бўлади. Бу ҳаракатга қисман АТФ ҳам сарфланади. Умуман сув илдиз тукчаларидан то ўтказувчи найларгача симпласт йўли билан ҳаракат қилади.

Апопласт деб сувнинг ҳужайра пўсти орқали ҳаракатланишига айтилади. Ҳужайра пўстининг сувга нисбатан қаршилиги цитоплазмага қараганда анча камлиги апопласт ҳаракатининг фаоллигига сабаб бўлади. Бу ҳаракат ризодерма



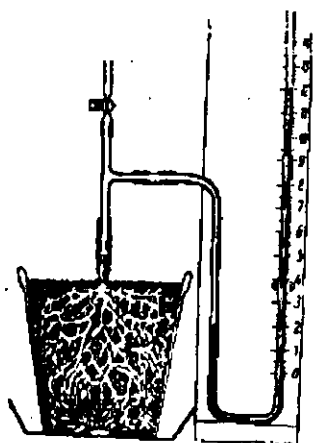
49-чизма. Илдиз ҳужайралари орқали сувнинг ҳаракат йўллари (Newmal, 1976):

а-трансвакуоляр; б-симпласт; в-апопласт йўли, ҳужайра пўсти; с-цитоплазма, вакуола. 1-най; 2-перицикл; 3-эндодерма; 4-пўст; 5-эпидермис.

– илдиз тукчалари ҳужайраларининг пўстидан бошланиб, эндодерма ҳужайраларигача давом этади. Эндодермага келган сув ўз йўналишини апопласт йўли билан давом эттиролмайди. Чунки бу ерда пўсти жуда қалинлашган (Каспари белбоғи) ва сув ўтказмайдиган ҳужайралар қавати жойлашган. Бироқ улар орасида махсус ўтказувчи ҳужайралар борки, улар илдизнинг ксилема ҳужайралари билан туташган. Апопласт йўли билан эндодермага келган сув ўтказувчи ҳужайраларнинг цитоплазмасига ўтади ва симпласт йўли билан ўтказувчи найларгача давом этади.

Трансвакуоляр сувнинг ҳужайра шираси орқали ҳаракатланишини билдиради. Ҳужайрага сувнинг кириши ва ҳаракатланиши ҳужайра ширасининг осмотик босимига тўла боғлиқ. Осмотик босим қанча юқори бўлса, бу ҳаракат ҳам шунча фаол бўлиши мумкин, чунки у ҳужайранинг сўриш кучини оширади.

Шундай қилиб, илдиз тукчаларида шимилган сув ҳужайрадан ҳужайрага ўтиши натижасида ксилема найларига ўтади ва уларда пастдан юқорига итарувчи гидростатик босим ҳосил қилади. Бу босим - илдиз босимидир. У куч ксилема найларидаги эритманинг илдиздан ер усти қисмларигача етиб боришини таъминлайди. Агар тувак ўсимлик танасини илдизга яқин жойидан кесиб, қолган қисмига резина найча кийдирилса ва унга калта шиша найча ўтказилса, у ҳолда илдиз ҳужайраларининг босими туфайли шиша найчадаги эритма кўтарила бошлайди. Сув тўплайдиган найча ўрнига симоб монометри ўрнатилса, илдиз босимини ўлчаш мумкин (50-чизма).

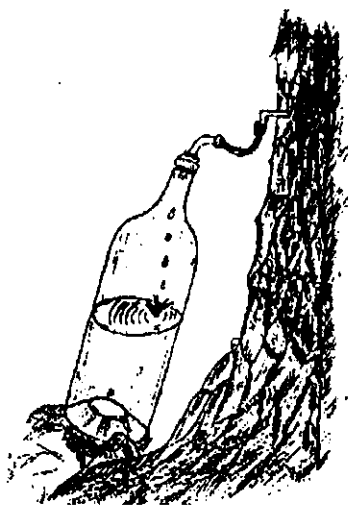


50-чизма. Симоб монометри билан илдиз босимини ўлчаш.



Кесилган поядан эритманинг оқиб чиқиши *ўсимликларнинг йиғлаши* деб аталади. Ажралиб чиққан эритма *шира* дейилади. Чунки унинг таркибида органик ва анорганик моддалар эриган ҳолда бўлади ва маълум концентрацияни ташкил этади.

Ўсимликларнинг илдиз босими ҳар хил бўлиб, ўтсимон ўсимликларда 1-3 атм. атрофида, ёғочсимон ўсимликларда эса бироз кўпроқ бўлади. Йиғлаш ҳодисаси ҳам ҳамма ўсимликларда бир хил эмас. Баъзиларида



51-чизма. Оқ қайин дарахтининг танасидан оқиб чиқаётган эритмани тўплаш.

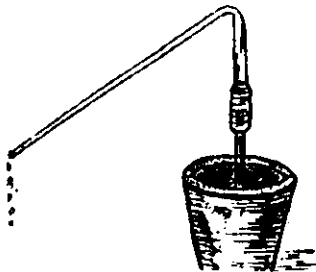
(кунгабоқар, маккажўхори ва бошқалар) унинг борлиги жуда осон аниқланса, бошқаларида (қарағай, арча) деярли сезилмайди. Қолаверса, бу ҳодиса йил фасллари ҳам боғлиқ, масалан, баҳорда кучли. Баъзиларининг (оқ қайин, ток) кесилган пояларидан кўп эритма оқиб чиқади (51-чизма). Бу илдиз босимининг жуда юқориликдан далolat беради. Бу даврда асосий пояда босим 10 атмосферагача етади. Танадан ажралаётган ширани йиғиб олиб, кимёвий анализ қилиш йўли билан илдизнинг функционал фаолиятини ўрганиш мумкин (52-чизма).

Агарда тувакда ўстирилаётган ўсимлик бир неча соатга нам атмосферага жойлаштирилса ёки устига шиша қалпоқ ёпиб қўйилса, баргларининг учларида сув томчилари пайдо бўлади. Улар вақти-вақти билан томиб тушади ва ўрнига янгилари вужудга келади. Бундай ҳолат гуттация деб аталади, уни нам

ҳавода кўпчилик ўсимликларда кузатиш мумкин (53-чизма).

Бунда ҳам илдиз босими асосий рол ўйнайди. Гуттацион томчиларнинг ҳосил бўлиши, айниқса, тропик ўсимликларга хос хусусиятдир, чунки улар кўпроқ намлик шароитда яшашга мослашган. Уларда транспирация жараёни анча қийинчилик билан кечади. Бундай шароитларда сувнинг юқорига кўтарилиши асосан илдиз босими ҳисобига рўй беради.

**ИЛДИЗ ТИЗИМИНИНГ СУВНИ СЎРИШИГА ТАШҚИ ШАРОИТ ОМИЛЛАРИНИНГ ТАЪСИРИ.** Ҳарорат илдизнинг сувни сўриш тезлигига таъсир қиладиган энг муҳим омиллардан биридир. Агар тупроқ ҳарорати пиксая бошласа, илдизнинг сувни сўриш қобилияти ҳам сусая боради. Бу ҳодисани кузатиш учун ўсимлик ўсиб турган тувак атрофини муз билан



52-чизма. Кесилган танадан эритманинг оқиши.



53-чизма. Арпа баргидаги гуттация.

ўраб кўйиш керак. Кўп ўтмай ўсимлик сўлий бошлайди. Чунки тупроқ совиганда илдиэларга жуда ҳам суэ борадиган сув ўсимликдан бугланиб сарфланадиган сув миқдорини қоплай олмайди. Тувак меъёрий ҳароратга ўтказилса, ўсимлик аввалги ҳолатига қайтади. Паст ҳароратда сувни сўриш қобилиятининг пасайиши ҳужайра протоплазмаси қовушқоқлик даражасининг ошиб кетиши туфайли рўй беради, деб тушунтирилади. Тупроқ ҳарорати кескин пасайганида, ўсимликнинг сўлиши натижасида ҳамма физиологик жараёнлар ҳам бузилади : оғизчалар ёпилади, транспирация ва фотосинтез жараёнлари кескин пасаяди. Минерал элементларнинг ютилиши ҳам тўхтаб қолади. Бундай ҳолат узокроқ давом этса, ўсимликлар нобуд бўлиши мумкин.

Сувнинг илдиэга кириш тезлигига ҳаводаги кислород миқдори ҳам таъсир этади. Ҳужайра протоплазмаси сувни ҳаракатга келтириш учун маълум миқдорда энергия сарфлайди, бу энергия эса нафас олиш жараёнида ҳосил бўлади. Шунинг учун ҳам зич тупроқли, қатқалоқли ёки узокроқ муддатга сув билан қолланган ерларда ўсимликлар яхши ривожлана олмайди ва нобуд бўлади. Чунки бундай ерларда кислород етмай қолади ва натижада илдиэларнинг нафас олиши секинлашади ёки тўхтаб қолади. Ҳужайраларда модда алмашинув жараёни ҳам бузилади, натижада спиртлар, углеводлар ва органик кислоталар тўплана бошлайди. Протоплазманинг осмотик хусусиятлари ҳам ўзгариб кетади. Шунинг учун ҳам тупроққа яхши ишлов бериб, агротехник тадбир-чораларни тўғри қўллаш ва аэрация таъминотига эришиш илдиэларнинг фаоллигини оширади.

Илдиэнинг сувни сўриш ва ҳаракатга келтириш қобилиятига тупроқ эритмасининг концентрацияси ва рН даражаси ҳам таъсир этади. Илдиэ ҳужайраси ширасининг концентрацияси тупроқ эритмаси концентрациясидан юқори бўлсагина сув илдиэга сўрила бошлайди. Акс ҳолда илдиэ тупроқдан сув олиш у ёқда турсин, ўзида мавжуд сувни ҳам йўқотиши мумкин. Шунинг учун ҳам шўр тупроқларда фақат осмотик босими юқори ўсимликлар (шўралар ва бошқалар) яшай олади. Чунки уларнинг ҳужайраларида туз тўпланиш ҳисобига осмотик босим жуда юқори бўлади.

Тупроқ эритмасининг рН жуда паст (2-3, яъни нордон реакцияга) бўлган эритмаларидан кўпчилик ўсимликларнинг илдиэлари сувни ўзлаштиролмайди. Реакция нейтрал даражага яқинлашган сари сувнинг ўзлаштирилиши ҳам фаоллаша боради.

### 5.3. ТРАНСПИРАЦИЯ

Ўсимликлар танаси орқали сувнинг буғланиши *транспирация* дейилади. Транспирация ўсимликлар танасида содир бўладиган энг муҳим физиологик жараёнлардан биридир. Асосий транспирация органи баргдир. Ўсимликлар юзасининг катталиги  $\text{CO}_2$ нинг кўп ютилиши, ёруғлик энергиясидан самарали фойдаланиш ва сув буғлатувчи юзанинг кенг бўлишини таъминлайди. Сув барг юзасидан асосан оғизчалар орқали буғланади. Бунинг натижасида барг ҳужайраларида сув миқдори камаяди ва сўриш кучи ортади. Баргларда сўриш кучининг ортиши ўз навбатида барг томирлари ва найларидан сувни тортиб олиш жараёнини фаоллаштиради. Юқоридан тортиб олувчи кучнинг пайдо бўлиши ўсимлик танаси бўйлаб сув ҳаракатини яна тезлаштиради. Шундай қилиб, юқоридан ҳаракатга (тортувчи) келтирувчи куч транспирация натижасида вужудга келади. Транспирация фаолиятига қараб, бу куч ҳам шунча юқори бўлади. Транспирация фаоллиги ҳароратга, ўсимлик турларига, яшаш шароитларига ва бошқаларга боғлиқ. Уларни бир-бири билан солиштириш ва ўрганиш учун транспирация жадаллиги деган тушунча мавжуд. Транспирация жадаллиги деб бир метр квадрат барг юзасидан бир соат давомида буғлатилган сув миқдорига айтилади. Кўпчилик ўсимликлар учун транспирация жадаллиги ўртача бир соатда кундузи  $15\text{--}250\text{ г/м}^2$ , кечаси  $1\text{--}20\text{ г/м}^2$  га тенг бўлади. Айрим ҳолларда бу кўрсаткич юқори бўлиши ҳам мумкин. Ўрта Осиё шароитида ёзнинг иссиқ кунларида гўзанинг транспирация жадаллиги  $450\text{--}1200\text{ г/м}^2$  гача кўтарилиши мумкин.

Сувдан унумли фойдаланиш ўсимлик организмнинг энг муҳим хусусиятларидан биридир. Бу хусусият маълум миқдорда қуруқ модда ҳосил қилиш учун сарфланган сув миқдори билан белгиланади ва транспирация коэффиценти деб аталади. Яъни 1 г органик модда ҳосил қилиш учун сарфланган сувнинг миқдори—транспирация коэффиценти дейилади. Бу кўрсаткич ҳам жуда кўп омилларга боғлиқ. Масалан, гўзанинг ҳар хил навлари ўртасида 891 дан 1040 г.гача (Итон, 1955), гўзанинг ўсиш ва ривожланиш жараёнида 600 дан 1420 г.гача бўлиши мумкин (Рижов, 1948). Умуман, кўпчилик ўсимликлар учун бу сон 125–1000 г, ўртача эса 300 г бўлади, яъни бир тонна органик модда олиш учун 300 тонна сув сарфланади.

Транспирация унумдорлиги деб 1000 г сарфланган сув ҳисобига ҳосил бўлган органик модда миқдорига айтилади. Бу кўпчилик ўсимликлар учун 1–8 г.га тенг, ўртача 3 г атрофида бўлади. Бошқача қилиб айтганда, бутун ўсимлик танаси орқали буғланган сувнинг 99,8 фоизи транспирацияга, қолган 0,2 фоиз органик модда ҳосил қилиш учун сарфланади.

Транспирация мураккаб биологик ҳодиса бўлиб, ўсимликлар ҳаётида ҳар томонлама катта рол ўйнайди. Масалан, гўза қанча тез ўсса ва

транспирация жадаллиги юқори бўлса, у сувдан шунчалик унумли фойдаланади.

Ўсимликлар ҳаётида транспирация серқиррали аҳамиятга эга. Асосан у сув ва ҳар хил моддаларни ўсимлик танасининг пастки қисмидан юқорисига томон ҳаракатга келтиради. Транспирация натижасида сўриш кучининг ҳосил бўлишини тажрибада кўриш мумкин. Бунинг учун 2-3 баргли шохчани кесиб олиб, пастки қисмини сувли идишга солиб қўйилса, у идишдаги сувни сўра бошлайди. Сув барглар орқали қанча тез бугланса, идишдаги сув ҳам шунча камая боради. Агар шохчадаги барглар кесиб ташланса, сувнинг сарфланиши ҳам тўхтайд.

Умуман, транспирациянинг сўриш кучи ўсимлик турларига ҳам боғлиқ. Дарахтсимон ўсимликларда бу куч илдиз босимидан бир неча марта юқори. Ўтчил ўсимликларда эса аксинча, илдиз босими юқори, лекин шунга қарамай транспирациянинг сўриш кучи ҳам муҳим аҳамиятга эга.

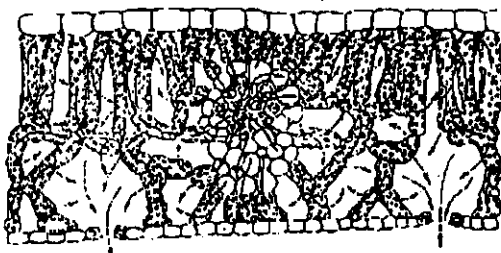
Транспирация ўсимликларни юқори ҳарорат таъсиридан сақлайди. Одатда транспирация туфайли ўсимлик танаси ҳарорати атмосфера ҳароратидан бир неча даража паст бўлади. Бироқ айрим ўсимликларда юқорироқ бўлиши ҳам мумкин. Масалан, саҳролардаги ўсимликлар барглари-нинг ҳарорати қуёшнинг кучли иссиқлик энергиясини ютишига қарамасдан, соядаги баргларга нисбатан 6-7° С га кўп. Бу эса ёзнинг иссиқ кунларида ўсимликнинг бутун ҳаётий жараёни учун катта аҳамиятга эгадир. Айниқса, фотосинтез учун қулай шароит яратилади. Чунки оғизчаларнинг очиқлиги CO<sub>2</sub>нинг ўзлаштирилишини фаоллаштиради. Протоплазма коллоид мицеллаларининг хлоропластлар тузилмаси ва функциялари фаолиятига сабабчи бўлади.

Агар сув етишмаслиги оқибатида транспирация жадаллиги пасайса ёки тўхтаб қолса, ўсимлик ҳарорати тез ошиб кетади. Бу эса ундаги барча жараёнларнинг ўзгариб кетишига олиб келади. Протоплазманинг коллоид хоссаси бузилади, фотосинтез тўхтайд, нафас олиш тезлашади. Бу узокроқ давом этса ўсимликлар нобуд бўлади.

Баргнинг пластинкасимон (кенг) тузилиши фотосинтез ва транспирация жараёнлари учун энг қулай шароит яратади. Баргнинг асосий қисми мезофилдир. У бир қатор жойлашган эпидермис ҳужайралари билан қопланган (54-чизма). Қопловчи тўқима одатда икки қаватдан иборат: устунсимон ҳужайралар баргнинг устки эпидермисининг остида ва булутсимон ҳужайралар баргнинг пастки қисмида жойлашган. Кўпчилик ўсимликларда оғизчалар баргнинг пастки эпидермисида жойлашган. Натижада булутсимон ҳужайралар орасидаги кенгроқ бўшлиқлар сув алмашилиши ва бугланиши учун қулайлик туғдиради. Барг эпидермиси аксарият ҳолда кутикула қавати ва тирик ёки ўлик тукчалар билан қопланган. Баргларида транспирация икки босқични ўз ичига олади: 1) сувнинг барг томирларидан мезофиллга ўтиши; 2) мезофилл ҳужайраларининг деворидан бугланган сув

хужайралараро бўшлиқларга ва ундан оғизчалар ёки кутикула қавати орқали атмосферага чиқиши.

Транспирация асосан барг оғизчалари орқали идора қилинади, яъни транспирация натижасида бугланган сувнинг 95-97 фоизи оғизчалар ва қолган қисми кутикула орқали атмосферага тарқалади. Шунинг учун ҳам транспирация жадаллиги баргдаги оғизчаларнинг сонига ва уларнинг очиқ ёки ёпиқлигига ҳам боғлиқ. Оғизчаларнинг сони 1 м<sup>2</sup> барг юзасида 50-500 та ва ундан ортиқроқ ҳам бўлиши мумкин. Бу кўпроқ ўсимлик турларига, навларига ва сув билан таъминланиш шароитларига боғлиқ. Оғизчалар очиқ ёки ёпиқ бўлиши мумкин. Бунга ҳар хил омиллар сабаб. Энг муҳими сув билан таъминлашдир. Сув етарли шароитда оғизчалари очилади ва аксинча камлигида ёпилади. Кўпчилик ўсимликларнинг баргидаги оғизчалар ёруғликда очилиб, қоронғиликда ёпилиши ҳам мумкин.



54-чизма. Барг пластинкасининг транспирацияга мослашиб тузилиши (стрелкалар билан бугларнинг ажралиб чиқиш йўллари тасвирланган).

Кўпчилик ўсимликларнинг оғизчалари тонг отганда очила бошлайди, эрталабки соатлар уларнинг энг кўп очилган вақти бўлади. Туш вақтларида оғизчаларнинг очиқлиги ёки торая бошлаши ўсимликларнинг сув билан таъминланиш даражасига боғлиқ. Кечга томон ёпила бошлайди. Ҳаво жуда иссиқ ва қуруқ вақтларда кун бўйи ёпиқ туради ва эрталабгина қисқа муддатга очилади. Оғизчалар ҳолатининг бир кеча-кундузлик динамикасига қараб транспирация жадаллиги ҳам ўзгаради. Бу ўзгариш ҳамма ўсимликларга хос, фақат уларнинг жадалликларида фарқ бор. Кўпчилик ўсимликларда транспирация жадаллиги эрталабки соатлардан куннинг ўрта қисмига томон ортиб боради ва энг юқори даражага етади, сўнгра яна кучсизлана бошлайди. Бу кўпинча кۈёшнинг ўзгариши натижасида ҳосил бўладиган ҳароратнинг ортиши ва оғизчаларнинг ҳолатига боғлиқ. Ҳаво жуда иссиқ ва сув миқдори камроқ кунларда транспирация асосан эрталабки соатларда ва кечга томон жадал бориб, куннинг ўрта соатларида жуда паст бўлиши мумкин. Бундай ҳолатлар ўз навбатида ўсимлик турларига ҳам боғлиқ.

Оғизчалар ёпиқ вақтда сув бугларининг ташқарига чиқиши тўхтайди ва хужайра оралиқлари намлик ҳавога тўлади. Натижада транспирация жадаллиги ҳам секинлашиб, тўхташ ҳолатига яқинлашади. Бундай

вақтларда кутикуляр транспирациясигина давом этади. У оғизчалар орқали бўладиган транспирациядан 10-20 мартагача секин. Кутикуляр транспирациянинг жадалиги кутикуланинг қалинлигига ҳам боғлиқ, яъни кутикуласи жуда юпқа бўлган ёш баргларда кучлироқ, кутикула қавати қалинлашган қарироқ баргларда секин бўлади. Умуман, транспирация ўсимликлар учун зарур физиологик жараёндир. Унинг жадалиги жуда кўп ички ва ташқи омилларга боғлиқ.

## 5.4. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ СУВ МУВОЗАНАТИ

Ўсимликлар танасига сувнинг кириши ва сарфланиши сув мувозанати дейилади. Бунда ўсимлик танасига кираётган сув билан сарфланаётган сув миқдори бир-бирига тўғри келиши лозим.

Лекин ёзги очик кунларда қуёш нурлари таъсиридан транспирация кучайиши ва ўсимлик қабул қилаётган сув унинг ўрнини қоплай олмаслиги натижасида нисбий тенглик бузилади. Оқибатда сув дефицитлиги (тақчиллиги) рўй беради. Аксарият ҳолларда тақчиллик 5-10 фоизга тенг ва ўсимликларга кўп зарар қилмайди. Чунки асосан туш вақтида бўладиган бундай сув тақчиллиги одатдаги ҳодиса ҳисобланади. Ўсимлик унинг таъсирида транспирация жадалигини тартибга солиб туриш қобилиятига эга бўлади. Бу сув тақчиллигининг ошиб кетишига йўл қўймайди.

Транспирация ҳам жуда кучайиб кетганда, тупроқда сувнинг миқдори камайиб қолса, ўсимликларга кираётган сувнинг миқдори ҳам жуда камайиб кетади ва ўсимликларнинг сув мувозанати анча қаттиқ бузилади. Бу айниқса, сутканинг энг иссиқ соатларида содир бўлади. Сув тақчиллиги рўй берганда барглар сўлиб ва осилиб қолади.

Сув тақчиллигини қуйидаги формула билан аниқлаш мумкин:

$$D = (1 - \frac{M}{M_1}) 100,$$

бу ерда,  $D$ —сув тақчиллиги,  $M$ —барг кесмаларининг (доирача) сувга солгунча бўлган оғирлиги,  $g$ ,  $M_1$  — барг кесмаларининг 60 дақиқа давомида сувда сақлангандан кейинги оғирлиги,  $g$ .

Сўлиган ўсимлик ўз вақтида сув билан таъминланса, у яна (меъерий) тургор ҳолига қайтади. Ўсимликлар вақтинча ёки узоқ вақтгача сўлиши мумкин. Вақтинча сўлиш ҳаво жуда иссиқ ва қуруқ бўлганида рўй беради. Яъни сув мувозанати бузилади, лекин кечга томон транспирация пасайиб қолиши билан ўсимликка ўтадиган сув миқдори билан ундан чиқиб кетадиган сув миқдори яна бараварлашади ва ўсимликлар ўзларининг аввалги ҳолатига қайтади. Вақтинча сўлиш ўсимликка кўп зарар қилмас ҳам ҳосилни камайтиради. Чунки бу пайтда фотосинтез ва ўсиш тўхтайдди. Тупроқда сув миқдори камайганда эса сўлиш узоқ вақтгача давом

этади. Бундай ҳолатда хужайралардаги сув тақчиллиги тезда тикланмайди ва ҳатто кечаси ҳам меъёрадаги физиологик жараён бошланмайди. Кечаси тикланмай қолган сув миқдори қолдиқ дефицит дейилади. Бундай ҳолга учраган ўсимликлар кўпроқ зарарланадилар.

Узоқ давом этган сўлиш қайтмас ўзгаришларга сабаб бўлади, бундай хужайралар суғоргандан кейин ҳам қуриб қолиши мумкин.

Сўлиш ўсимликнинг, айниқса, ёш генератив органларига кўпроқ таъсир этади. Гул органларининг шаклланиши кечикади, генератив органларнинг тўкилиши кучаяди ва ҳосилдорлик кескин камаяди. Донли ўсимликларда бошоқлар яхши етишмайди, донлар сони кам ва пуч бўлади. Ғўзада эса шоналар, гуллар ва ёш кўсақлар кўпроқ тўкилади.

Умуман, сув тақчиллигининг зарарли таъсири ҳамма ўсимликларда бир хил эмас. Бунга чидамлик ўсимлик турларига боғлиқ. Масалан, ёруғликсевар ўсимликлар (кунгабоқар, картошка) танасидаги сувнинг 25-30 фоизини йўқотганда ҳам уларда сўлишнинг ташқи белгилари яхши сезилмайди. Сояга чидамли ўсимликлар сувларини 13-15 фоиз йўқотиши билан сўлиб қоладилар. Ботқоқликда яшовчи ўсимликлар энг чидамсиз бўлиб, сув тақчиллиги 7 фоиз бўлганда қуриб қоладилар.

Ўсимликларни тизимли равишда сув билан таъминланиб туриш уларнинг танасидаги физиологик ва биокимёвий жараёнларнинг бузилмасдан меъёрий ҳолда содир бўлишини таъминлайди. Бу эса мумкин қадар кўпроқ ҳосил олиш учун шароит яратади.

## 5.5. АНТИТРАНСПИРАНТЛАР

Кейинги йилларда бир қанча моддалар олиндики, уларни ўсимликларга пуркаганда транспирация жадаллиги сезиларли даражада пасаяди. Бундай хусусиятга эга бўлган моддаларга антитранспиратлар дейилади.

Ҳамма антитранспиратлар икки гуруҳга бўлинади : 1) оғизчаларнинг ёпилишини таъминлайдиган моддалар; 2) барг устида юпқа парда ҳосил қилувчи моддалар.

Оғизчаларнинг ёпилишини таъминлайдиган моддаларга фенилмеркурацетат –  $C_8H_8N_2O_2$ , додесенилсукцинат –  $CH_2-(CH)_{11}=CH-CH_2-CH_2COOH$  -  $CH_2COOH$ , абциз кислотаси –  $C_{15}H_{20}O_4$  киради. Бу моддалар ўсимликка пуркалганда оғизчаларни ташкил қилган хужайраларнинг тургори камаяди ва улар ёпилади. Масалан, маккажўхори, тамаки, топинамбур, қарағай баргларида фенилмеркурацетатнинг 10-4М эритмаси пуркалганда, оғизчалар 2 ҳафта мобайнида ёпиқ бўлган. Транспирация жадаллиги эса 50 фоизгача пасайган.

Иккинчи гуруҳ моддаларга полимерлар полиэтилен, полипропилен, полистирол, поливинилхлорид кабилар киради. Булар баргларнинг устида плёнка қавати ҳосил қилади ва натижада сув буғларининг ажралиб чиқишига механик тўсиқ ҳосил бўлади. Текширишлар натижасига кўра

транспирация жадаллиги 50 фоиздан кўпроқ камаяди, фотосинтез ва минерал элементларни ўзлаштириш жадалликлари ўзгармайди. Айрим ўтказилган тажрибалар ўсимликларнинг ҳосилдорлигини ошириш мумкинлигини кўрсатади.

## 5.6. ЎСИМЛИКЛАРНИ СУҒОРИШНИНГ ФИЗИОЛОГИК АСОСЛАРИ

Қишлоқ хўжалик ўсимликларини сунъий суғориш юқори ҳосил олиш гаровидир. Чунки ҳосилдорлик даламикор ерларга нисбатан 3-5 мартагача юқори бўлади. Ўсимликларни сунъий суғориш, айниқса, арид минтақалари (сувнинг буғланиши йиллик ёғингарчилик миқдори анча кўп бўлган жойлар) учун катта аҳамиятга эгадир. Чунки бундай минтақаларда ўсимликларда сув тақчиллиги тез-тез содир бўлади. Олимларнинг кўрсатишича, ҳатто жуда қисқа муддатли сув тақчиллиги ҳам ўсимликларнинг меъёрида ўсишига таъсир қилмай қолмайди. Ўсимликларда сув камчиллиги, айниқса, сувнинг сўрилиши, илдиз босими, оғизчалар ҳолати, транспирация, фотосинтез, нафас олиш ферментларининг фаоллиги, ўсиш ва ривожланиш, ҳосилдорлик ва ҳосил сифати каби жараёнларга таъсир этади.

Сунъий суғоришни тўғри ташкил қилиш учун сув мувозанати ва уни ташкил қилувчи асосий омилларни эътиборга олиш зарур. Бундай омилларга қуйидагилар киради: 1) ўсимлик турлари ва навлари (қурғоқчиликка чидамлилиқ даражаси, илдиз тизимининг ривожланиш хусусиятлари, ўсиш даврлари); 2) ўсимликлар сони; 3) тупроқ муҳити (тупроқдаги сув миқдори, тупроқ эритмасининг осмотик босими, тупроқнинг тузилмаси ва намлик сиғими); 4) иқлим омиллари (сувнинг ер устидан буғланиш натижасида сарфланиши ва транспирация, ҳаво ҳарорати ва намлиги, шамол, ёруғлик, ёғингарчилик миқдори) ва бошқалар. Айниқса, арид минтақаларда етиштирилувчи маданий ўсимликларнинг сув режимини тавсифловчи физиологик жараёнларни ўрганиш ва улардан фойдаланиб суғориш сони, муддатлари ва меъёрини белгилаш муҳим аҳамиятга эга.

Қишлоқ хўжалик ўсимликларини вегетация давомида таъминлаш учун сарфланадиган сув миқдори суғориш меъёри дейилади ва у қуйидаги формула билан аниқланади:

$$E = aP + W + M,$$

бу ерда,  $E$  – умумий сув миқдори,  $m^3/га$ ,  $aP$  – ўсимликларнинг ёғингарчиликлар ҳисобига фойдаланган сув миқдори,  $m^3/га$ ,  $M$  – бир марта суғориш меъёри,  $m^3/га$ . Бу меъёрни белгилашда юқорида кўрсатилган омиллардан фойдаланилади. Масалан, гўза учун суғориш меъёри 3500 дан 10000  $m^3/га$  бўлиши мумкин.



Бир марта сугориш меъёри қуйидаги формула билан аниқланади:

$$M = \frac{1}{a} N (V_n - V_0) 100,$$

бу ерда,  $M$ —бир марта сугориш меъёри,  $m^3/га$ ,  $a$ —тупроқнинг ҳажмий массаси,  $T/m^3$ ,  $\frac{1}{a}N$ —тупроқнинг намланувчи қатлами,  $V_n$ —тупроқнинг намланувчи қатламидаги дала намлик сифими, фоиз,  $V_0$ —сугориладиган дала тупроғининг намлиги, фоиз.

Ўсимликларни бир марта сугориш меъёри уларнинг ўсиш фазалари ва бу фазаларда сувни ўзлаштириш хусусиятларидан келиб чиқиб белгиланади. Масалан, гўза ўз вегетацияси давомида сарфлайдиган сугориш меъёрининг 20-25 фоизини гуллаш фазасигача, 55-56 фоиз гуллаш фазасида, 15-20 фоиз эса кўсаклаш ва пишиш фазаларида сарфлайди. Шунга асосан сугориш сони ва бир марта сугориш (400 дан 900  $m^3/га$ , айрим ҳолларда 1200  $m^3/га$  бўлиши мумкин) меъёрлари белгиланади.

Айниқса, ўсимликларнинг сугориш муддатларини тўғри аниқлаш катта аҳамиятга эга. Бу масалада ҳам бир қанча фикрлар мавжуд: 1) тупроқ намлигини ҳисобга олиш; 2) ўсимликнинг ташқи кўринишига қараб белгилаш; 3) ўсимликнинг физиологик жараёнлари асосида аниқлаш ва ҳоказо.

Тупроқ намлигини ҳисобга олиш ўсимликлар ўзлаштириши мумкин бўлган сув миқдори тамом бўлгандан кейин сугоришни билдиради. Лекин кўпчилик йирик физиологлар бу муддатни кеч деб ҳисоблайдилар. Ўлик захирага яқинлашгунча кўпчилик маданий ўсимликларнинг меъёр физиологик жараёнлари бузилади. Ҳатто баргларида дастлабки сўлиш белгилари пайдо бўлиши билан фотосинтез секинлашади ва нафас олиш жадаллиги ошади.

Ўсимликлар ташқи кўринишига қараб, яъни баргларининг сўлий бошлаши, барглари ва ўсиш нуқталари рангининг ўзгариши ва ҳоказолар физиологик жараёнларнинг бузилишини аниқлаши мумкин.

Бу ўзгаришлар ўсимликнинг бутун вегетациясига таъсир этади. Ўсиш ва ривожланиш сусаяди, ҳосилдорлик ҳам камаяди. Шунинг учун ўсимликлардаги физиологик жараёнларнинг бузилганини кўрсатувчи белгилар пайдо бўлмай сугориш муҳим аҳамиятга эга.

Сугориш муддатини белгилаш устида олиб борилган изланишлар шуни кўрсатдики, энг тўғри фикр ўсимликларнинг физиологик ҳолатини аниқлаш экан. Бунда, айниқса, барг ҳужайралари ширасининг сўриш кучини аниқлаш ва шу асосда сугориш муддатини белгилаш бошқа усулларга нисбатан тўғрироқ эканлиги исботланди.

Айрим ўсимликлар ва уларнинг ўсиш фазаларида ҳужайра ширасининг сўриш кучи қуйидагича бўлганда сугориш тавсия этилади: гўзада то гуллагунча —12 атм., гуллаш фазасида—14 атм., кўсаклаш ва пиша

бошлашда—16 атм., уруғлик йўнғичқа ёш майсалари— 3-5 атм., шона-лаш—8-11 атм., гуллаш фазасида 14-18 атм. ва ҳоказо.

Кейинги йилларда тавсия этилган тез аниқлаш усулларидан яна биттаси барг ҳужайрасининг электрик қаршилигини аниқлашдир. Бу усул, айниқса, мевали дарахтларнинг суғориш муддатларини белгилаш учун тавсия этилган.

Барг ҳужайраларида электр қаршилиқ 500-600 к Ом бўлганда, ўсимликлар сув билан меъёрида таъминланган ҳисобланади. Агар электр қаршилиқ ошиб, 1000-1500 к Ом га етса, суғориш тавсия этилади. Электр қаршилиқ 2000 к Ом га етиши кучли сув дефицити рўй берганини билдиради.

Шундай қилиб, ўсимликлардан юқори ва сифатли ҳосил олиш учун уларни бутун вегетация давомида меъёрида сув билан таъминлаш зарур. Сув тақчиллигига, айниқса, унинг узоқ муддат бўлишига йўл қўймаслик ҳосилдорлик гаровидир.

## 5.7. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ СУВГА БЎЛГАН МУНОСАБАТИГА КЎРА ЭКОЛОГИК ГУРУҲЛАРИ

Ер юзиде яшайдиган барча ўсимликлар сувга бўлган муносабатига кўра асосан икки гуруҳга ажратилади:

1. *Сувда яшайдиган ўсимликлар.*

2. *Қуруқликда яшайдиган ўсимликлар.*

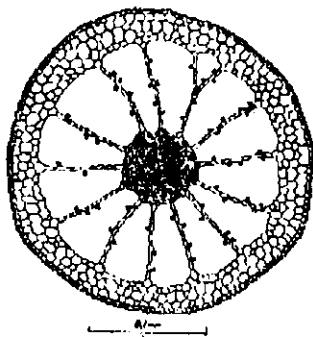
1. **ГИДРОФИТЛАР.** Сувда яшовчи ўсимликлар гидрофитлар деб аталади. Улар сув ўсимликлари ҳисобланиб, бутунлай ёки бир қисми сувга ботиб яшайди. Бу гуруҳга барча сувўтлари (сув айиқтоғони, нилфия, лотос, элодея, ряска, валлиснерия, гиччак ва бошқалар) киради. Сув ўсимликларининг яшаш муҳити сув бўлганлиги учун ҳам ўзига хос хусусиятлари—ошиқча сувнинг танага киришдан сақланишга мосланганлигидир. Сув ўсимликлари сузиб юрвчи сатҳининг катта бўлиши, механик тўқималарининг сует ривожланганлиги, вегетатив органларининг шилимшиқ бўлиши, қоплагич тўқималарининг сует ривожланганлиги, сузувчи баргларининг уст-ки томонида кўплаб оғизчалар жойланиши, барг мезофили устунсимон ва булутсимон тўқималарга ажралмаганлиги, илдиз тизимининг жуда кучез ривожланганлиги, кўпроқ вегетатив йўл билан кўнайиши ва бошқалар билан ажралаб турадилар.

Сув қатламларида ва остида яшовчи ўсимликларда оғизчалар бўлмайдилар. Уларга фотосинтез учун зарур бўлган (қизил) ёруғлик нурларининг ҳаммаси етиб бормайдилар. Шунинг учун ҳам уларнинг хлоропластларида хлорофиллар билан биргаликда, тўлқин узунлиги қисқа 500-600 нм.га тенг бўлган нурларни қабул қилувчи қўшимча пигментлар—фикобилин (фикоэритрин ва фикоцианинлар) ҳам бўлади.

Сув ўсимликларининг тўқималарида жуда кўп ҳужайралараро бўшлиқлар бўлиб, улар газлар билан тўлиқ ва яхши аэренхимани ҳосил қилади (55-чизма). Бундай ўсимликлар ўз гавдасини сувда яхши сақлайди. Шунинг учун ҳам механик тўқималари яхши ривожланмаган. Ўтказувчи найлари ҳам кам ривожланган ёки бутунлай бўлмайди. Танадаги эпидермис қавати жуда юпқа бўлиб, кутикула бўлмайди, бўлса ҳам жуда юпқа бўлиб, сув ўтказишга қаршилик қилмайди. Осмотик босим ва ҳужайраларнинг сўриш кучи 1-2 атм.га тенг бўлади. Метаболитик жараёнлар учун зарур сувни бутун гавдаси орқали шимиб олади. Бу ўсимликлар сувдан чиқариб олинса, бир неча минут ичида ҳамма сувни йўқотади ва нобуд бўлади. Сув ўсимликлари танасида ҳужайралараро бўшлиқларнинг бўлиши газ алмашув жараёнларини ҳам мўътадиллаштиради. Фотосинтез жараёнидан уларда кислород тўпланади ва нафас олиш учун сарфланади. Нафас олиш жараёнида ва айниқса, кечки (қоронғи) муддатларда кўпроқ карбонат ангидрид тўпланади ва улар ёруғликда фотосинтез учун фойдаланилади.

Қуруқликда яшайдиган ўсимликлар намлик шароитига мосланишига кўра унга экологик гуруҳга ажратилади : гидрофитлар, мезофитлар ва ксерофитлар.

**1. ГИДРОФИТЛАР.** Намликка тўла тўйинган ва сернам муҳитда яшайдиган ўсимликлар гидрофитлар гуруҳига киритилади. Одатда бундай муҳит дарёлар, кўллар, ботқоқликлар, сернам ўрмонлар ва соя жойларда мавжуд бўлади. Бу гуруҳга кирувчи ўсимликларга : қамиш, шоли, лух, қиёқ, ингичка баргли папоротниклар ва бошқаларни кўрсатиш мумкин. Бу экологик гуруҳ ўсимликлари ҳам ортиқча намлик шароитига мослашиш белгилари билан тавсифланади. Бу ўсимликлар тўла сув билан таъминланган шароитда яшаганликлари туфайли уларнинг танасида транспирация жараёнига қаршилик қилувчи белгилар жуда кам ёки бўлмайди. Ҳужайра эпидермиси жуда юпқа ва юпқа кутикула қавати бўлади. Оғизчалари баргнинг устига жойлашган ва кўпроқ муддатда очиқ бўлади. Ҳужайралараро бўшлиқларнинг йирик бўлиши, сув буғлатувчи сатҳнинг кенг бўлишини таъминлайди. Транспирация жадаллигининг юқори бўлиши танадаги эритмалар ҳаракатини тезлаштиради. Уларда махсус гидратодларнинг бўлиши ортиқча сувнинг суyoқ томчилар ҳолида танадан чиқиб туришини таъминлайди. Бу ўсимликлар тупроқ ва ҳаво қурғоқчилиги таъсирига чидамсиз бўлади.



55-чизма. Сув ўсимлиги (урут) поясининг қўнда-ланг кесими.

**2. МЕЗОФИТЛАР.** Бу гуруҳга кирувчи ўсимликлар ўрғача намлик билан таъминланган шароитда яшовчи ўсимликлар бўлиб, уларга кўпчилик маданий ва айрим ёввойи ҳолда ўсувчи ўсимликлар киради. Маданий тур-

ларга гўза, маккажўхори, буғдой, арпа, сули, қовун, тарвуз, бодринг, помидор ва бошқалар кирса, ёввойи ҳолда ўсувчиларга марваридгул, себарга, буғдойиқ ва бошқа кўпчилик ўтсимон ўсимликлар киради.

Мезофитларнинг илдиз тизими яхши ривожланган, барглари йирик. Унинг ер усти қисми ҳам яхши ривожланган. Барглари устунсимон ва булутсимон мезофилга ажралган. Оғизчалари одатда баргнинг пастки эпидермисидида жойлашган. Транспирация жараёнида сув сарфи асосан оғизчалар орқали бошқарилади. Хужайра ширасининг осмотик босими 10-25 атм. атрофида бўлади.

**3. КСЕРОФИТЛАР.** Бу ўсимликлар гуруҳига қурғоқчил иқлим шароитида яшашга мослашганлар киради. Улар тупроқ ва атмосфера қурғоқчилиги таъсирига чидамли бўлиб, сув балансини тез ўзгартирмайди. Сув жўда кам бўлган чўл ва дашт минтақаларида кенг тарқалган. Барча ксерофитларни икки гуруҳга бўлиб ўрганиш мумкин: суккулентлар ва склерофитлар.

**СУККУЛЕНТЛАР.** Уларнинг танаси қалин этли, серсув, поясида ёки баргида сув сақлай оладиган кўп йиллик ўсимликлар. Уларнинг айримлари сувни поясида сақлайди (кактуслар). Сувни поясида сақловчиларнинг барглари тиканларга ёки тангачаларга айланган, баргнинг вазифасини яшил, этдор поялар бажаради.

Баргида сув сақловчи суккулентларда эса аксинча поялар кучсиз ривожланган, барглари этли, серсув (агава, алоэ, семизак) бўлади.

Умуман, суккулентларнинг сув сақловчи паренхима тўқимаси кучли ривожланган бўлади. Фаслнинг ёгингарчиликлар кўп бўладиган муддатларида сувни ғамлаб олади ва ундан узоқ муддат фойдаланади.

Суккулентларнинг механик тўқимаси яхши тараққий этмаган. Эпидермис хужайраларининг девори қалинлашган ва қалин кутикула билан қопланган, туклар кўп, оғизчалар сони кам ва махсус чуқурчаларга жойлашган бўлади. Оғизчалар кечаси очилиб, кундуз ҳаво иссиқ пайтларда ёпиқ бўлади.

**СКЛЕРОФИТЛАР.** Бу гуруҳга кирувчи ўсимликлар қурғоқчиликка чидамли, кўп йиллик, барглари кучли редукцияланган ва тиканларга айланган. Уларга саксовул, янтоқ, қандим, испан дроки, қизилча, шувоқ, жузгун, эфедра ва бошқалар киради. Уларнинг танаси ва барги дағал, қаттиқ бўлиб (юнонча склерос—дағал, қаттиқ), қалин кутикула билан қопланган. Оғизчаларининг махсус чуқурчаларга жойланиши уларнинг ўзига хос белгиларидандир. Умуман, ксероморф белгилари кўп бўлиб, транспирацияни камайтиришга қаратилган эпидермиснинг юзасида ҳар хил мумсимон моддалар ажратилади. Айрим ўсимликларда (палма) мумсимон моддаларнинг қалинлиги 5 мм. гача бўлади. Қалин кутикула, мумсимон моддалар ва туклар сув буғлатишни пасайтиради. Айрим ўсимликлар (кўнғирбошдошлар, чалов) баргининг устки томонида оғизчалар жойлашган. Барг қирраларидаги чуқурчаларда мотор хужайралар деб ата-

ладиган юпқа деворли йирик ва ҳажмини ўзгартира оладиган тирик ҳужайралар жойлашган. Сув танқислиги бошланганда бу ҳужайраларнинг (мотор) ҳажми камайиб, барг япроғи ўралиб най ҳосил қилади. Натижада оғизчалар ўралган най ичида қолади ва транспирация ҳам жуда паст кечади ёки тўхтайди.

Ёз ойлари жуда иссиқ бўладиган жазирама чўлларда яшайдиган ўсимликлар (сақсовул, испан дроки, жузғун каби буталар) барглари-нинг редуцияси улар учун хусусиятлидир. Бу ўсимликларнинг барглари яхши ривожланмаган бўлади ёки баҳорда тўкилиб кетади. Фотосинтез вазифасини асосан уларнинг поялари бажаради. Чунки бундай ўсимликлар поясида палисад тўқима яхши ривожланган бўлиб, ёруғлик режимида яхши мослашган. Кўпчилигининг илдиз тизими ер устки органларига нисбатан бир неча марта яхши ривожланган. Поялари ёғочланган, ҳужайра ширасининг осмотик босими юқори, сувни ниҳоятда тежаб сарфлайди, ёзни тиним ҳолатида ўтказади. Буларга жузғун, астрагаллар ва бошқалар мисол бўлади (Тўхтаев, 1994).

Кўпчилик қсерофитлар кечаси, оғизчалари очиқ пайтида  $\text{CO}_2$  ни ютиб олади ва ҳужайра вакуоласида олма кислотаси—малатни тўплайди. Кундузи ҳаво иссиқ ва оғизчалар ёпиқ пайтда малат цитоплазмага ўтади ва у ерда малатдегирогенеза ферменти ёрдамида  $\text{CO}_2$  ажралади. Ажралган  $\text{CO}_2$  хлоропластларга ўтади ва фотосинтез жараёнида иштирок этади (фотосинтезнинг САМ йўли). Фотосинтез жараёнида ажралиб чиққан кислород ҳужайралараро бўшлиқларда тўпланади ва нафас олиш жараёнига сарфланади. Ўз навбатида, нафас олиш жараёнида ажралиб чиққан  $\text{CO}_2$  ҳам фотосинтез учун сарфланади. Фотосинтезнинг бу йўли кучли қурғоқчиликка чидамли ўсимликлар — суккулентлар ва жазирама чўлларда яшайдиган ўсимликларда содир бўлади.

## **VI БОБ**

### **ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ИЛДИЗ ОРҚАЛИ ОЗИҚЛАНИШИ**

Ўсимликларнинг озиқланиши икки шаклдан иборат бўлиб, ҳаводан ва тупроқдан озиқланиш жараёнларини ўз ичига олади. Бу икки жараён: фотосинтез ва минерал элементларни тупроқдан ютиш – биргаликда ўсимликларнинг автотрофлик хусусиятларини белгилайди. Мана шу узвий боғлиқлик натижасида ўсимликларнинг органик асосга эга тўқималари, органлари ва умумий танаси ҳосил бўлади. Уларнинг ўсиши ва ривожланишини тўла таъминлаш учун тупроқдан жуда кўп минерал элементлар ютилади. Шунинг учун ҳам бунга ўсимликларнинг илдиз орқали озиқланиши дейилади.

Ўсимликларнинг илдиз орқали озиқланишида тупроқ хусусиятлари ва унумдорлиги, айниқса, тупроқнинг сув ўтказувчанлик, ҳаво ўтказувчанлик хоссалари, таркибидаги органик моддалар ва ўсимликлар учун муҳим озиқ элементларни тўплаш қобилияти катта аҳамиятга эга.

#### **6.1. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ИЛДИЗ ОРҚАЛИ ОЗИҚЛАНИШИ ҲАҚИДАГИ ТАЪЛИМОТНИНГ РИВОЖЛАНИШИ**

Қадимги замонлардаёқ (янги эрадан аввалги 600-500 йилларда) деҳқончилик билан шуғулланган одамлар кул ва чириндиларга бой тупроқларда ҳосилнинг кўпроқ бўлишини билганлар ва бундан фойдаланганлар. Кейинчалик ўсимликларни озиқлантириш тўғрисидаги тушунчалар ривожланиб борди.

Ўрта асрларда яшаган голландиялик табиатшунос Я.Б.Ван-Гелмонт тажрибалари, айниқса, диққатга сазовор. У сопол идишга 91 кг қуруқ тупроқ солиб, оғирлиги 2,25 кг.га тенг тол шохчасини экади ва ёмғир суви билан суғориб туради. 5 йилдан сўнг толнинг оғирлиги 77 кг га етади. Идишдаги тупроқнинг оғирлиги эса фақат 56,6 г га камаяди. Ван-Гелмонтнинг фикрича, агар ўсимликлар ўз танасини тупроқ ҳисобига тузадиган бўлса, у ҳолда тол шохчаси қанча кўпайса, идишдаги тупроқ шунча камайиши керак эди. Лекин бу ҳолат содир бўлмайди. Шунинг учун ҳам у ўсимликлар ўз гавдасини сувдан тузади, деган хулосага келади. Шу тариқа ўсимликлар озиқланишининг “ сув назарияси “ вужудга келади ва узоқ муддат давомида эътироф этилади.

Лекин бундан анча аввал Аристотел (эраמידан аввалги 384-322 йиллар) ўсимликлар тупроқдан мураккаб моддаларни сўриб олади ва ўшлар ҳисобига ўз танасини тузади деган эди.

Бу тушунчани XVIII асрнинг охири ва XIX асрнинг бошларида немис агрономи А.Тээр янада ривожлантирди. У “ гумус назарияси”ни яратди. Унга кўра ўсимликлар асосан сув ва гумус моддалари билан озиқланади. Тупроқда чиринди моддалар қанча кўп бўлса, ўсимликлар шунча фаол ўсиш ва ривожланиш қобилиятига эга бўлади.

Кейинги йилларда аста-секин ўсимликлар учун минерал элементлар зарур, деган тушунчалар пайдо бўла бошлайди. Бу тушунчага асос солган кишилардан бири агроном А.Т.Болотовдир (1770). У тупроқдаги минерал заррачалар ва сув ўсимликлар учун асосий озиқадир, деган ғояни илгари сурди. А.Т.Болотов ўғитларни тупроққа солиш усулларини ҳам ишлаб чиқди ва қишлоқ хўжалиги учун зарур 53 та ўғит тури борлигини кўрсатди.

1804 йилда швейцариялик олим Н.Т.Соссюр ўсимликларнинг кимёвий таркибини тадқиқ қилиш натижасида тупроқ ўсимликларни азот ва бошқа минерал элементлар билан таъминлайди, ўсимликлар тупроқдаги сувли эритмадан ҳар хил тузларни илдиз орқали сўриб олади ва сўриш тезлиги тузларнинг турига қараб ҳар хил бўлади, деган хулосага келди.

Ўсимликлар учун минерал тузларнинг аҳамияти француз агрокимёгари Ж.Б.Бусенго (1837) ишларида янада аниқроқ кўрсатилди. Унинг тасдиқлашича, тоза қумда ҳам (сув, кул ва минерал тузлар солинганда) ўсимликлар яхши ўсиши мумкин. Буни исботлаш учун у вегетацион тажрибалар ўтказди ва биринчилар қаторида ўсимликлар атмосфера азотини ўзлаштиролмайди, балки бошқа элементлар қаторида илдиз орқали ўзлаштиради, деган хулосага келди.

Ўсимликларнинг минерал озиқланиш назариясини ҳар томонлама ривожлантирган олимлардан немис кимёгари Ю.Либих бўлди. 1840 йилда Ю.Либих ўсимликларнинг минерал озиқланиш назариясини ривожлантириш билан бир қаторда гумус назариясини инкор қилди. Унинг фикрича, тупроқ унумдорлиги фақат минерал моддаларга боғлиқ. Ю.Либих биринчи бўлиб тупроққа ўғитлар сифатида тоза тузларни солишни таклиф этди. У минерал элементларнинг аҳамиятини тўғри баҳолади, лекин ўсимликлар азотни ҳаводан аммиак ҳолида қабул қилади, деб ўйлайди. Кейинчалик у бу фикр хатолигини тушунди ва ўсимликлар азотни илдиз орқали нитратлар ҳолида қабул қилади, деган фикрга қўшилди. Бироқ шу билан бирга Либих тупроқдаги органик моддаларнинг аҳамиятини инкор қилди. Ҳолбуки, тупроқ таркибидаги гумус ўсимликларнинг ўсиши ва ривожланиши, тупроқ микрофлорасини ривожлантириш ва бошқаларда катта аҳамиятга эга. Ю.Либих “ минимум қонуни” ва “ қайтарилиш қонунлари”ни таклиф этди. Бу қонунлар бўйича тупроқда ўсимликларга зарур минерал элементлар минимумга етмаса, уларнинг фойдаси ҳам бўлмайди. Қайтарилиш қонунини эса ўсимликлар ўз ҳосили билан тупроқдан қанча минерал модда олса, ўрнига шунча қайтариш зарур, деб тушунтирилади. Акс

ҳолда йилдан-йилга тупроқ унумдорлиги, демак, ҳосилдорлик ҳам камайиб боради. Либихнинг фикрлари умуман тўғри. Агротехник тадбирларни тўғри ўтказиш ва тупроқни минерал элементлар билан ўз вақтида таъминлаш натижасида ҳосилдорликни ошириб бориш мумкин.

И.Кноп ва Ю.Саксларнинг 1859 йилда ўтказган тажрибалари ҳам “гумус назарияси” ни инкор қилди. Уларнинг фикрича, фақат 7 та элемент: азот, фосфор, олтингургурт, калий, калций, магний ва темир бўлса, ўсимликларни сувда ҳам ўстириш мумкин. Шундай қилиб, улар ўсимликларни вегетацион усуллар билан (тупроқ, сув, қум) ўстириш мумкинлигини исботладилар ва минерал озиқланиш назариясини тасдиқладилар.

Ўсимликларнинг илдиз орқали озиқланиш ғоясини П.А.Костичев, В.В.Докучаев, К.К.Гедройц, Д.Н.Прянишников ва бошқа олимлар янада ривожлантирдилар.

## 6.2. МИНЕРАЛ ЭЛЕМЕНТЛАРНИНГ ЎСИМЛИКЛАР ТАНАСИДАГИ МИҚДОРИ

Ўсимликлар табиий муҳитдан оз ёки кўп миқдорда даврий жадвалда кўрсатилган элементларнинг ҳаммасини ютиш қобилиятига эга. Лекин шу элементлардан ҳозиргача фақат 19 тасининг ўсимликлар учун аҳамияти катталиги, уларни бошқа элементлар билан алмаштириб бўлмаслиги аниқланган. Булар углерод, водород, кислород, азот, фосфор, олтингургурт, калий, калций, магний, темир, марганец, мис, рух, молибден, бор, хлор, натрий, кремний ва кобалт. Шулардан 16 таси минерал элементлар гуруҳига киради. Чунки углерод, водород ва кислород ўсимликка  $CO_2$ ,  $O_2$  ва  $H_2O$  ҳолида қабул қилинади.

Ўсимликлар сув ва барча минерал элементларни илдиз орқали тупроқдан қабул қиладилар. Минерал моддалар тупроқ эритмасида, чириндида, органик ва аорганик бирикмалар таркибида ва тупроқ коллоидларига адсорбцияланган ҳолатда учрайди. Ионларнинг ўзлаштирилиши фақат ўсимликларга боғлиқ бўлмай, балки шу ионнинг тупроқдаги концентрациясига, унинг тупроқдаги силжишига ва тупроқ реакцияларига боғлиқ.

Ўсимликлар танасидаги элементларнинг 95 фоизини тўртта элемент: углерод, водород, кислород ва азот ташкил этади. Бу элементлар органогенлар ҳам дейилади. Чунки улар ўсимлик танасидаги органик моддаларнинг (оқсиллар, ёғлар, углеводлар) асосини ташкил этади.

Қолган барча элементлар 5 фоизни ташкил этади ва улар ўсимлик кули таркибига киради, яъни ўсимликлар куйдирилганда маълум миқдорда кул ҳолида қолдиқ қолади. Бу минерал элементлардан иборат. Унинг миқдори ўсимлик турига ва органларига боғлиқ. Масалан, ўсимон ўсимликларда (фоиз ҳисобида):



Донларда — 3

Поясида — 4

Илдизида — 5

Баргларида — 15.

Ёғочсимон ўсимликларда (фоиз ҳисобида):

Поясида — 3

Ёғочсимон қисмида — 1

Тана пўстлоғида — 7

Баргларида — 11

бўлиши мумкин. Модда алмашинув жараёни фаол баргларда кул миқдори энг кўп (2-15 фоиз) бўлиши мумкин.

Кулнинг минерал таркиби ҳам мураккаб хусусиятга эга (жадвал, фоиз):

Ўсимликлар	K <sub>2</sub> O	Na <sub>2</sub>	CaO	MgO	Fe <sub>2</sub> O	P <sub>2</sub> O	SO	Si <sub>2</sub> O	Cl
Маккажухори:									
Доналари	29,8	1,1	2,2	15,5	0,8	45,6	0,8	2,1	0,9
Пояси	27,2	0,8	5,7	11,4	0,8	9,1	—	40,2	—

Минерал элементлар ўсимликлар танасидаги миқдори асосида уч гуруҳга бўлинади: 1) макроэлементлар; 2) микроэлементлар; 3) ультрамикроэлементлар.

Макроэлементларга ўсимликлар таркибидаги миқдори 10-2 фоиз ва ундан кўп бўлган барча элементлар (N, P, K, Ca, Na, Mg ва бошқалар) киради.

Микроэлементларга ўсимликлар таркибидаги миқдори 10-3 - 10-5 фоиз бўлган элементлар (Mn, B, Cu, Zn, Mo ва бошқалар) киради.

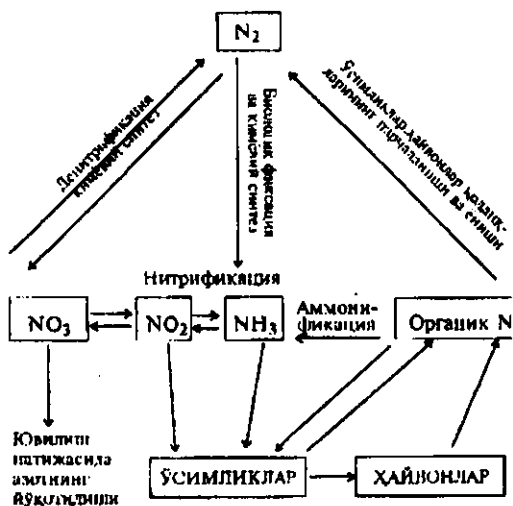
Ультрамикроэлементларга ўсимлик таркибидаги жуда оз (10-6 фоиз ва ундан кам) ва вазифаси аниқланмаган (Cs, Se, Ca, Hg, Ag, Au ва бошқалар) элементлар киради.

Ўсимликлар танасидаги ҳар бир минерал элемент маълум физиологик функцияни бажаради.

### 6.3. МИНЕРАЛ ЭЛЕМЕНТЛАРНИНГ ФИЗИОЛОГИК АҲАМИЯТИ

**АЗОТ.** Азот ўсимликлар ҳаёти учун энг керакли элементдир. У ҳаётий муҳим бирикмалар — оқсиллар, ферментлар, нуклеин кислоталар ва бошқа бир қатор бирикмалар таркибига киради.

Азот ўсимликлар қуруқ оғирлигининг 1-3 фоизини ташкил этади. Табиатдаги асосий азот манбаи атмосфера таркибида бўлиб, унинг умумий миқдори 75,6 фоизни ташкил этади (56-чизма). Бир квадрат метр ер устида 8 тоннагача азот бор. Лекин яшил ўсимликлар атмосфера таркибидаги молекуляр азотни бевосита ўзлаштиролмайди. Чунки молекуляр азот ўта турғун бўлиб, уни фаол ҳолга ўтказиш учун жуда катта энергия сарфлаш керак.



56-чизма. Табиатда азот айланиш шакли.

$N = N$  тургун ҳолат       $- N - N -$  фаол ҳолати.

Тургун ҳолатдаги атмосфера азотини асосан икки йўл билан фаол ҳолатга ўтказиш мумкин: 1) кимёвий; 2) биологик. Кимёвий йўл жуда юқори ҳарорат (5000) ва босим (35 МПа) остида боради.

Биологик йўл. Табиатда молекуляр азотни аммиаккача қайтарувчи кўпгина организмлар (микроорганизмлар ва айрим сувўтлари) мавжуд. Булар азот ўзлаштирувчи ёки азотофиксаторлар деб аталади. Азот ўзлаштирувчи микроорганизмлар икки гуруҳга бўлинади: 1) эркин яшовчи азотофиксаторлар; 2) ўсимликлар билан симбиоз ҳолида яшовчи азотофиксаторлар.

Эркин яшовчи азотофиксаторлар ҳам ўз навбатида икки гуруҳга бўлинади: 1) анаэроб азотофиксаторлар; 2) аэроб азотофиксаторлар.

Анаэроб азотофиксаторларга (яъни кислородсиз шароитда яшовчи) спорали бактерия Клостридиум пастерианиум (*Clostridium pasterianum*), аэроб микроорганизмларга эса Азотобактер (*Azotobacter chroococcum*) мисол бўлиши мумкин. Бу иккала микроорганизм ҳам молекуляр азотни ўзлаштириш учун ферментлар иштирокида энергия сарфлайди. Бунинг учун глюкоза ёки бошқа органик моддаларнинг оксидланиши натижасида ажралиб чиққан энергиядан фойдаланадилар. Ҳар бир грамм сарфланган глюкоза энергияси ҳисобига Азотобактерлар 15 мг.гача ва Клостридиум эса 2-3 мг азот тўплайди.

Бундан ташқари эркин яшовчи азотофиксаторларга айрим кўк-яшил сувўтлари (*Nostoc*, *Phormidium*) ҳам кирди. Улар, айниқса, чучук сувли ҳавзаларда катта аҳамиятга эга (айниқса, шоликорликда). Бу орга-

низмлар бир гектар ерда 10 дан 40 кг.гача боғланган (ўзлаштирадиган) азот тўплаши мумкин.

Ўсимликлар билан симбиоз ҳолида яшовчи микроорганизмларга туганак бактерияларини (*Bact radicicola*) кўрсатиш мумкин. Уларнинг мавжудлиги 1866 йилда М.С.Воронин томонидан аниқланган эди. Бу бактериялар дуккакли ўсимликларнинг илдиз тўқималарига кириб ҳаёт кечириди ва натижада туганаклар ҳосил бўлади. Туганак бактериялар кўп миқдорда азот, жумладан, ерда кўп органик азотни ҳам тўплайди.

Масалан, яхши ривожланган йўнғичқа илдизларидаги туганак бактериялар бир йилда гектарига 300 кг гача азот тўплаши мумкин. Умуман, 200 турга яқин ўсимликларнинг илдизидида махсус туганак бактериялари ҳаёт кечириши аниқланган.

Азотофиксаторлар планетамизда йилига бир неча миллион тонна эркин азотни қайтариб, аммиакка айлантиради. Одатда аммиак ўсимликлар танасида аминокислоталар ҳосил бўлишида иштирок этади.

Барча яшил ўсимликлар минерал азотни ўзлаштириш қобилиятига эга. Бу асосан тупроқ ҳисобига содир бўлади. Тупроқ таркибидаги азот асосан икки ҳолда учрайди: органик моддалар таркибидаги азот; минерал тузлар таркибидаги азот.

Органик моддалар асосан ўсимлик ва ҳайвон қолдиқларидан иборат бўлиб, улар таркибидаги азот микроорганизмлар иштирокида аммонификация ва нитрификация жараёнлари натижасида ўзлаштириладиган ҳолатга ўтади.

Тупроқ таркибидаги азотнинг минерал формаси аммоний тузлари ( $\text{NH}_2\text{Cl}$ ,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ,  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  ва бошқалар) ва нитрат тузлари ( $\text{NaNO}_3$ ,  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  ва бошқалар) ҳолида бўлади. Бу минерал тузлар ионлини хусусиятига эга эканлиги учун ҳам осон ўзлаштирувчи азот манбасини ташкил этади. Чунки ўсимликлар азотни тупроқдан катион -  $\text{NH}_4^+$  ёки анион  $-\text{NO}_3^-$  ҳолатида ўзлаштиради. Бундай эркин азот тупроқларда унча кўп эмас. Масалан, энг унумдор қора тупроқларнинг бир гектарига 200 кг/га яқин ўзлаштириладиган азот мавжуд. Подзол тупроқларда эса бу кўрсаткич 3-4 марта кам.

Нитрат аниони  $-\text{NO}_3^-$  тупроқ заррачалари билан мустаҳкам бирлашмайди. Шунинг учун тез ювилиб кетиши мумкин ва кўп тўпланиб ҳам қолмайди. Нитратлар миқдори тупроқда айниқса, ёз фаслларида, микроорганизмлар фаоллашган вақтларда кўп бўлиши мумкин. Умуман, ионларнинг ( $\text{NO}_3^-$ ) тупроқдаги миқдори ўсимликларнинг ўзлаштириш тезлигига, микробиологик жараёнларнинг жадаллигига ва ювилиш жараёнларига боғлиқ.

Ўсимликларнинг кўпи нитратларни яхши ўзлаштиради. Нитратларнинг ўзлаштирилиши бир неча босқичдан иборат:



нитрат-  
редуктаза

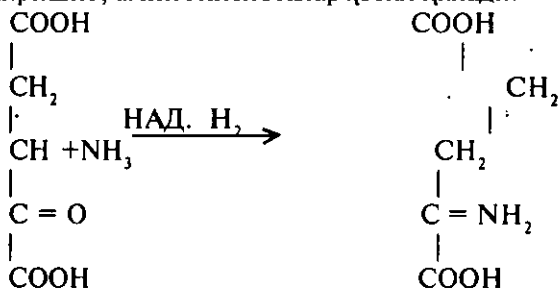
нитрит-  
редуктаза

гидроксил-  
амин редуктаза

Бу реакциялар натижасида ҳосил бўлган аммиак ўсимликларда тўпланмай, аминокислоталар ҳосил бўлишида иштирок этади.

Тупроқ таркибидаги катион  $-NH_4^+$  бошқа манфий зарядланган зарраларга тез адсорбцияланади ва шунинг учун ҳам ҳаракатчанлиги жуда суст бўлади. Улар кам ювилади ва натижада тупроқда тўпланади. Бу катионларни ўсимликлар осонлик билан ўзлаштиради. Чунки улар тезлик билан органик моддалар таркибига ўтиши мумкин. Бу жараёни Прянишников (1892) оқсил бирикмаларининг парчаланиши натижасида ҳосил бўлган азот формаларини ҳисобга олиш билан кузатган.

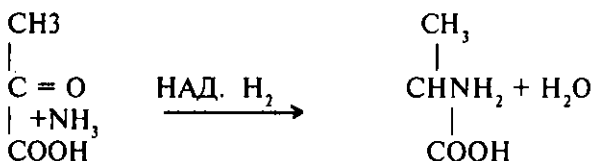
Умуман, аммоний тузлари ҳолатида ўзлаштирилган ёки нитратларнинг қайтарилиши натижасида ҳосил бўлган аммиак кетокислоталар билан реакцияга киришиб, аминокислоталар ҳосил қилади:



кетоглутарат кислота

глутамат кислота

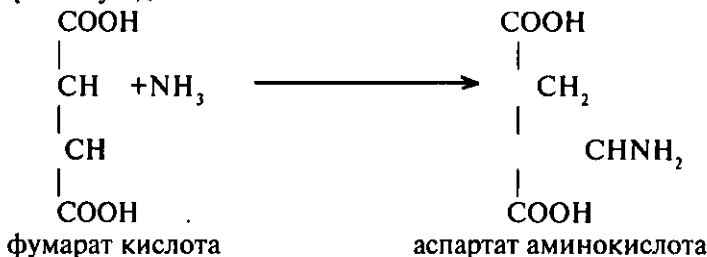
Пироузум кислота билан аммиак ўзаро реакцияга киришиб, аланин аминокислота ҳосил бўлади:



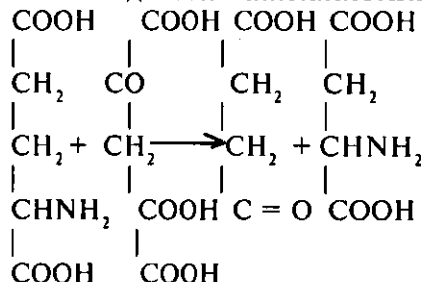
пироузум кислота

аланин аминокислота

Фумарат кислота билан аммиакнинг бирикишидан аспартат аминокислота ҳосил бўлади:

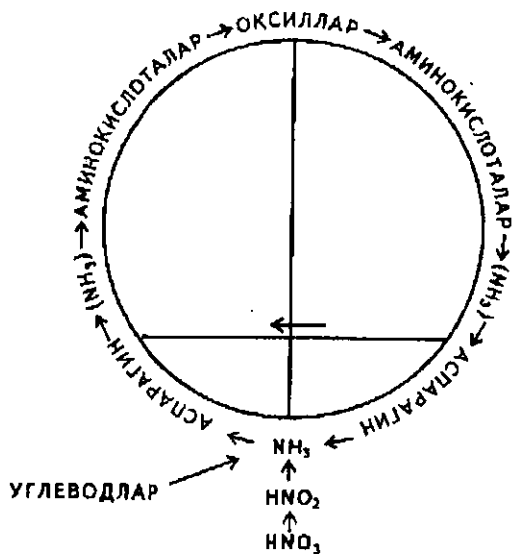


Шундай қилиб, тупроқдаги аммоний тузларидан ёки нитратларнинг қайтарилиши натижасида олинган аммиакнинг иштирокида фақат учта аминокислота: аспарат, аланин ва глутамат ҳосил бўлади. Ўсимликлардаги қолган аминокислоталар шу учта аминокислотадан қайта аминланиш натижасида ҳосил бўлади. Қайта аминланиш реакциялари 1937 йилда А.Е. Браунштейн ва М.Г. Крицман томонидан очилган эди. Яъни ферментлар иштирокида аминогурӯҳларнинг бир молекуладан иккинчи молекулага ўтказилиши натижасида янги аминокислоталар ҳосил бўлади:

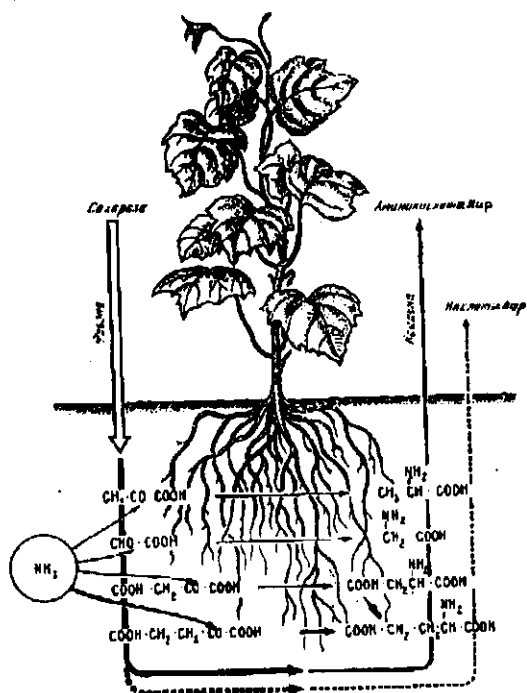


глутамат                      отқулоқ сирка    а-кетоглутарат    аспарат  
 аминокислота                      кислота                      кислота  
 аминокислота

Умуман, ўсимликларда қайта аминланиш тирик тўқималарда аминокислоталар ҳосил бўлишининг бош усулидир (57-чизма).



57-чизма. Ўсимликларда азотли моддаларнинг қайта ўзгартиш шакли (Д.Н.Прянишников буйича).



58-чизма. Илдизда азот бирикмаларининг ҳосил бўлиш шакли  
(А.Л.Курсанов, 1976).

Ўсимликлар фақат аммоний тузлари солинган эритмада ўстирилганда  $\text{NH}_4^+$  катиони илдизлардаёқ ўзлаштирилади ва амидларга айланади. Ҳосил бўлган амидлар илдиз шираси таркибида ўсимликларнинг ер усти қисмларига тарқалади. Дастлаб Д.А.Сабинин ва кейинчалик академик А.Л.Курсановнинг кўрсатишича, илдиз томонидан қабул қилинган аммоний катионининг тезлик билан ўзлаштирилиши илдиз тизимининг ҳам фаол хусусиятга эга эканлигидан далолат беради. Умуман, илдизларда аминланиш ва қайта аминланиш жараёнлари натижасида 25 дан ортиқ азот бирикмаларининг ҳосил бўлиши аниқланган (58-чизма).

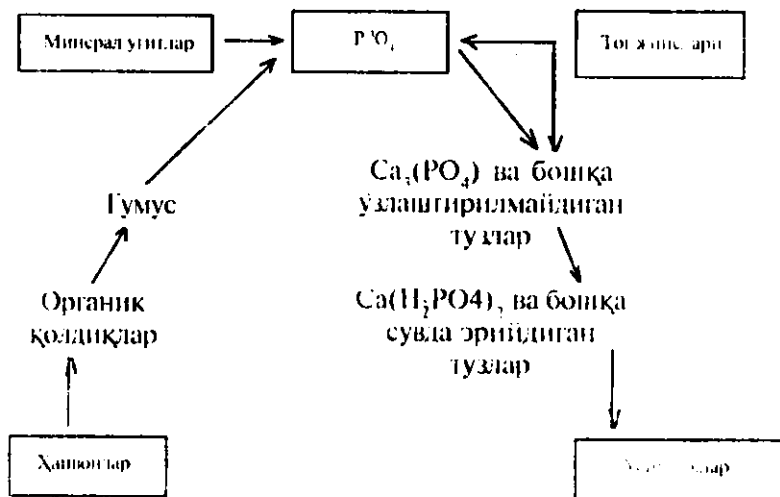
Демак, аммоний катиони гликолиз ва Кребс циклида ҳосил бўлган органик кислоталар билан илдизлардаёқ реакцияга киришади ва аминокислоталар ёки амидлар ҳолида ер усти қисмларига тарқалади. Ўсимликлар нитратлар билан озиқланганда эса қабул қилинган анион ( $\text{NO}_3^-$ ) барглarda ўзлаштирилади. Бу жараёнда акцепторлик вазифасини фотосинтез ва ёруғликда нафас олишнинг бирламчи маҳсулотлари бажаради. Умуман, яшил ўсимликларда азот иштирокида ҳосил бўлган оқсил

ларнинг миқдори 80-95 фоиз, нуклеин кислоталар 10 фоиз, аминокислоталар ва амидлар 5 фоизни ташкил этади. Оқсилларнинг кўпи ферментлардан иборат бўлиб, ўсимликлардаги метаболитик жараён реакцияларининг тавсифини белгилайди. Оқсиллар захира ҳолда ҳам тўпланади. Булардан ташқари азот фосфолипидлар, коэнзимлар, хлорофиллар, фитогормонлар ва бошқа бирикмаларнинг ҳам таркибига киради. Шунинг учун азот бошқа минерал элементларга nisbatan бир неча барабар кўпроқ ўзлаштирилади. Агар тупроқда азот етмаса, ўсиш секинлашади, барглар майдалашиб, саргая бошлайди, илдиз тизими жароҳатланади, гуллар ва ёш мева тугунлари тўкила бошлайди. Азот жуда кам бўлса, ўсимликлар қуриб қолади.

**ФОСФОР.** Ўсимликлар учун фосфорнинг аҳамияти ниҳоятда катта, лекин тупроқда унинг ўзлаштириладиган шакллари жуда кам. Тупроқда фосфор асосан тирик организмларда, ўсимликларнинг нобуд бўлган органларида, чириндилар таркибида, тупроқнинг минерал таркибида ва тупроқ эритмасида бўлади. Фосфорнинг ўсимликлар ўзлаштирилиши қулай бўлган бирикмалари оз. Улар минералланиш натижасида вужудга келади.

Ўрта Осиё тупроқларида ўзлаштириладиган фосфорнинг миқдори 0,08 фоиздан 0,3 фоизгача бўлади. Бу ўсимликлар учун етарли эмас. Шунинг учун ҳам улар қўшимча фосфор билан таъминланиши зарур.

Фосфорнинг табиатдаги асосий манбаи тоғ жинслари таркибидаги апатитлар  $Ca_3(PO_4)_2$  ва бошқалардир. Бу апатитлар суперфосфат заводларида қайта ишлаш натижасида ўзлаштириладиган фосфор ўғитларига айлантирилади. Ўсимликларга зарарли таъсир этувчи фтор ажратилиб олинлади. Фосфорнинг сувда эрийдиган ва ўсимликлар ўзлаштирилиши учун энг қулай



59-сүзма Табиатда фосфорнинг айланиши

булган манбаи  $\text{Ca}_3(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$  дир. Ўсимликлар илдизлари  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  тузини ҳам қисман ўзлаштиради. Бу тузлар тупроқда учрайди.

Ўсимликлар фосфорни тупроқдан асосан  $\text{PO}_4^-$  аниони ҳолида қабул қилади. Улар айрим органик фосфор (шакарлар, фитин ва бошқалар) бирикмаларини ҳам ўзлаштириши мумкин. Натижада фосфорнинг доиравий алмашуви ҳосил бўлади (59-чизма).

Ўсимликлар танасида фосфор органик бирикмалар, фосфор кислотаси ва тузлари ҳолида учрайди. Фосфор ўсимликлар танасидаги оқсиллар (фосфопротеинлар), нуклеин кислоталари, фосфолипидлар, шакарларнинг фосфор эфирлари, нуклеотидлар, макроэргик боғларга эга бўлган (АТФ, НАД<sup>+</sup>) каби бирикмалар, витаминлар ва бошқалар таркибига киради.

Фосфор, айниқса, хужайранинг энергетик асосини ташкил этишда жуда катта аҳамиятга эга. Энг эркин кимёвий энергия фосфор бирикмаларидаги макроэргик (С - О ~ Р) боғлар ҳолида тирик хужайраларда тўпланadi. Айниқса, АТФ молекулалари таркибидаги энергия ўсимлик хужайраларида энергия алмашинувининг асосини ташкил этади. Нуклеотидлар бир ёки икки молекула фосфат кислота бириктириб олиши натижасида дифосфат ва трифосфат нуклеотидлар ҳосил бўлади. Булар энергияга бой бирикмалар деб аталади. Чунки гидролиз қилинганда кўп кимёвий энергия ажралиб чиқади.

Фосфорнинг нуклеин кислоталар (РНК, ДНК), нуклеопротеидлар ва мембраналарнинг асосини ташкил этувчи липидларнинг таркибига кириши ҳам унинг жуда катта физиологик аҳамиятга эга эканлигини кўрсатади. Айниқса, коферментлар ва дегидрогеназа ферментлари (НАД, НАДФ, НАДФН<sub>2</sub>) таркибида ўсимликларнинг фотосинтези ва нафас олиш жараёнларида ишгиروي унинг ўсимликлар ҳаётида аҳамияти катта эканлигини билдиради.

Фосфатидлар протоплазманинг таркибига киради. Унинг тузилмавий шаклида иштирок этади ва ўтказувчанлик хусусиятини белгилашда муҳим рол ўйнайди.

Ўсимликларда фосфорнинг асосий захира шакли фитиндир. Фитин шаклида фосфор айниқса, уруғларда кўп тўпланadi. Масалан, чигитларда 2,5 фоиз фосфор бўлиши мумкин. Фитин захира модда бўлганлиги учун уруғларнинг униш жараёнида сарфланади (Валихонов, 1969). Фосфор моносахаридларнинг парчаланиш жараёнида фаол иштирок этиб (оксидатив фосфорланиш), кимёвий энергиянинг ажралиб чиқиши ва жуда кўп оралиқ моддаларнинг ҳосил бўлишида қатнашади.

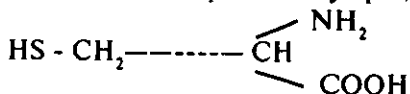
Умуман, ўсимликлардаги метаболитик жараёнларнинг жуда кўп реакциялари фосфорга боғлиқ. Унинг ўрнини бошқа биронта элемент алмаштиролмайди. Ўсимликларга фосфор етмаганда тўқималардаги парчаланиш жараёнлари кучаяди. Синтез жараёнлари аксинча секинлашади ёки тўхтайдди. Асосий белгилар ўсимликларнинг ташқи кўринишида ҳам содир бўлади. яъни ўсиш ва ривожланиш секинлашади.



**ОЛТИНГУГУРТ.** Олтингурут ўсимликлар таркибидаги асосий минерал элементлардан биридир. Кул таркибида 2-6 фоиз олтингурут мавжуд. У тупроқларда органик бирикмалар шаклида учрайди. Сульфатлар яхши эрийди ва осон ювилиб кетади. Тупроқда анорганик фосфор асосан тузлар ( $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  ва бошқалар) шаклида бўлиб, эритмада ионлар шаклида ёки тупроқ коллоидларига адсорбцияланган бўлади.

Олтингурут ўсимликлар илдизи орқали, асосан  $-\text{SO}_4$  аниони шаклида ўзлаштирилади. Олтингурутнинг  $\text{SO}_2$  ёки  $\text{H}_2\text{S}$  шакллари ўзлаштирилмайди ва ўсимликлар учун заҳарли саналади.

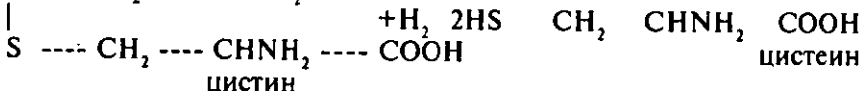
Олтингурут ўсимликлардаги аминокислоталар таркибида сульфидрил ( $-\text{SH}-$ ) ёки дисульфид ( $-\text{S}-\text{S}-$ ) ҳолида учрайди. Масалан, цистеин аминокислота таркибида сульфидрил гуруҳи ҳолида бўлади:



Цистин аминокислота таркибида эса дисульфид гуруҳи ҳолида бўлади:



Бу аминокислоталар бири иккинчисига ўтиши ҳам мумкин:

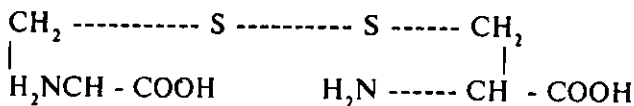


Аминокислоталарнинг бундай ўзгариши ҳужайраларнинг оксидланиш-қайтарилиш потенциалларига, протеолитик ферментлар фаолиятига таъсир этади.

Олтингурут ўсимликлардаги энг муҳим аминокислоталардан бири — метионин таркибига ҳам киради. Метионин кўп ферментларнинг фаол марказидан топилган.

Олтингурут пиез, саримсоқ ва бошқаларда бўладиган махсус ёғларнинг таркибига ҳам киради.

Дисульфид боғлар ( $-\text{S}-\text{S}-$ ) оқсилларнинг тузилмавий асосида катта рол ўйнайди. Масалан, оқсил молекуласини ташкил қиладиган полипептид занжир таркибидаги цистеин аминокислотаси дисульфид боғлар туфайли полипептид занжирларнинг маълум қисмида ёки улар орасида дисульфид кўприкчалар ҳосил қилиш хусусиятига эга:



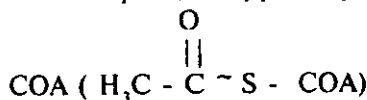
Бундай дисулфид боғлар кўп оқсиллар таркибида учрайди. Инсулин молекуласида 3 та, рибонуклеазада 4 та дисулфид боғ бор.

Дисулфид боғлар (-SH-) сульфгидрил гуруҳдаги водород атомининг ажралиб чиқиши туфайли ҳосил бўлади.

Сульфгидрил (-SH-) гуруҳ кўп ферментларнинг фаоллик даражасини ҳам тавсифлайди. Ферментларнинг фаол марказини ҳосил қилишда, албатта, полипептид занжирлардаги маълум аминокислоталар қолдиги иштирок этади. Бу аминокислоталар қолдиги ичида цистеиннинг сульфгидрил гуруҳи айниқса муҳим. Бу гуруҳ каталитик хусусиятга эга оқсиллар таркибига ҳам киради ва коферментларни бирлаштиришда катта рол ўйнайди. Каталитик фаол оқсилларга НАД, НАДН<sub>2</sub>, ФАД ларнинг бирлашиши сульфгидрил гуруҳ орқали содир бўлади. Демак, ферментларнинг фаоллигини оширишда ҳам олтингургурт катта аҳамиятга эга.

Олтингургурт ҳужайрадаги энг муҳим биологик бирикмалар коэнзим А ва витаминлар (биотин, тиамин ва бошқалар) таркибига ҳам киради.

Айниқса, ацетил коэнзим таркибда юқори энергияли боғ ҳосил қилади.



Натижада ацетил коэнзим донор ва фаол ташувчилик хусусияти асосида ёғ кислоталари, аминокислоталар ва углеводларнинг метаболизмида муҳим рол ўйнайди.

Ўсимликлар танасида олтингургурт миқдори ўзгариб туради. Масалан, К. Мотеснинг кўрсатишича, люпин уруғида олтингургуртнинг умумий миқдори аста-секин кўпая бориб, ҳар 150 уруғ ҳисобига 42,2 дан пишиб етиш фазасида то 80,3 мг гача ортади. Бу олтингургуртнинг ҳаммаси фақат оқсил бирикмалари таркибида аниқланган. Умуман, ўсимликлар танасидаги умумий олтингургуртнинг 60-84 фоизи оқсиллар таркибида учрайди. Қолган қисми анорганик ҳолатда бўлиши мумкин. Оқсилларнинг парчаланиши натижасида ҳам анорганик олтингургурт миқдори кўпаяди. Ўсимликларга олтингургурт етмаганда олтингургуртли аминокислоталар ва оқсиллар синтези секинлашади. Бу эса ўз навбатида фотосинтез жадаллигини пасайтиради. Олтингургурт кўп етмай қолса, хлоропластларнинг шаклланиши тўхтайдиган ва ҳатто парчаланиш бошланади.

**КАЛИЙ.** Калий ўсимликлар учун зарур металл гуруҳига киради. Ўсимликлар танасида уларнинг қуруқ оғирлигига нисбатан 0,5-1,2 фоиз бўлади. Тўқималарда калий бошқа катионларга нисбатан анча кўп.

Калийнинг умумий миқдори тупроқда ҳам бошқа элементларга нисбатан кўп. Масалан, фосфорга нисбатан 8-40 ва азотга нисбатан 5-50 марта кўп бўлади. Тупроқда калий ўзлаштирилмайдиган ва ўзлаштириладиган шаклларда мавжуд. Асосий ўзлаштириладиган шакли тупроқ эритмасидаги эриган тузлар ҳолида учрайди. Бу умумий калий миқдорининг 0,5-2 фоизини ташкил этиши мумкин.

Ўсимликлар калийни катион ( $K^+$ ) шаклида ўзлаштиради. Калий ўсимликларнинг асосан ёш ва модда алмашинув жараёни фаол борадиган тўқималарида: меристемалар, камбий, ёш барглар, поялар ва куртакларда кўп тўпланади. Хужайрада калий ион шаклида бўлиб, органик моддалар таркибига кирмайди. Унинг қари органлардан ёш органларга силжиш (кўчиш) қобилияти кучли бўлиб, бунга реутилизация дейилади.

Хужайраларда умумий калийнинг 80 фоизга яқини вакуолаларда бўлади. У хужайра ширасининг асосий катион манбасини ташкил этади. Шунинг учун ҳам калий ўсимликлардан ювилиб чиқиши ҳам мумкин. Калийнинг 20 фоизи хужайра цитоплазмасида жойлашган ва асосан цитоплазманинг коллоид хусусиятларига кучли таъсир этади. Коллоидларнинг бўртиши учун имконият яратади ва хужайранинг тургор ҳолатини сақлаб туради. Ёруғликда калийнинг цитоплазма коллоидлари билан боғланиш кучи қоронғиликка нисбатан юқори бўлади. Шунинг учун ҳам кечалари калий илдиз тизими орқали ажрагилиши мумкин.

Умумий калийнинг бир фоизга яқини митохондриялар ва хлоропластлар оқсиллари билан боғланган. Бу органоидлар тузилмасини барқарорлаштиради. Агар калий етишмай қолса, хлоропластларнинг ламелляр ва грануляр тузилиши зарарланади. Митохондрияларнинг ҳам мембраналар тузилмаси жароҳатланади.

Калий катионлари органик ва аорганик анионларни нейтраллаш хусусиятига эга ва шу билан цитоплазманинг кимёвий - коллоид хусусиятини белгилайди. Бу эса ўз навбатида хужайранинг ҳамма жараёнларига таъсир этади.

Калий барг оғизчаларининг очилиши ва ёпилишига ҳам таъсир этади. Ёруғликда калий оғизчаларнинг тугаштирувчи хужайраларида 4-5 марга кўпаяди ва сувни шимиб олиб тургор ҳолатини кучайтиради. Бу эса оғизчаларнинг очилишига сабаб бўлади. Қоронғида калий тугаштирувчи хужайралардан чиқа бошлайди, тургор босими камаяди ва оғизчалар ёпилади.

Ҳозирги вақтда 60 га яқин фермент калий иштирокида фаоллашиши аниқланган.

Калий таъсирида кўп органик моддаларнинг тўпланиши фаоллашади. Бунинг крахмалнинг картошка туганакларида, сахарозанинг шакар лавлагиди, моносахаридларнинг мева-сабзавотларда, целлюлоза-гемицеллюлозаларнинг хужайра пўстида тўпланишида ва бошқаларда кўриш мумкин.

Калийнинг физик ва кимёвий хусусиятларига ўхшаш хоссаларга эга бўлган айрим бир валентли катионлар хужайрада баъзи ҳоллардагина калийни алмаштириши мумкин. Масалан, аммоний катиони ( $NH_4^+$ ) 50-100 фоизга, рубидий ( $Rb^+$ ) -20-80 фоиз, натрий ( $Na^+$ ), литий ( $Li^+$ ) - 5-20 фоиз алмаштириши мумкин. Лекин хужайрада аммоний катионининг тўпланиши унга заҳарли таъсир этиши мумкин. Натрий катионининг тўпланиши ҳам хлоропластлар тузилмасига ва модда алмашинув жараёнига зарарли таъсир этади.

Агар калий етмай қолса, тўқималарда натрий, магний, калций, эркин аммиак ва минерал фосфатлар тўпланиши мумкин. Айниқса, аммиакнинг ортиқча тўпланиши ўсимлик тўқималари захарланишига олиб келади. Ўсимликларнинг ташқи кўринишида ҳам ўзгаришлар бўлади. Барглари сарғайиб, қурий бошлайди. Энг юқоридаги ўсувчи қуртақлар ўсишдан тўхтади ва нобуд бўлади. Умуман, калий етишмаслигини акс эттирувчи белгилар ўсишнинг сусайиши, эски баргларида томирлар ораллигида хлороз содир бўлиши, баргларининг қизғиш-бинафша рангга кириши ва бошқалардан иборат.

**КАЛЦИЙ.** Калций ўсимликларга зарур бўлган минерал элементлардан биридир. Унинг миқдори ўсимликларда ҳар хил бўлади. Дарахларнинг пўстлогиди ва қари баргларида калций энг кўп бўлади. Ўртача бир грамм қуруқ оғирлик ҳисобига 5-30 мг калций тўғри келади. Ўсимликлар калцийга бўлган муносабати бўйича уч гуруҳга бўлинади: 1) калцийфиллар — “оҳаксеварлар”, яъни оҳаги кўп тупроқларда яхши ўсадиган турлар; 2) калцийфоблар — оҳакдан қочувчилар, калцийнинг ортиқча бўлиши булар учун зарарлидир (сфагнум мохи); 3) нейтрал турлар — калцийга бефарқ турлар. Калций маданий ўсимликлардан дуккаклилар, кунгабоқар, картошка, карам, каноп ва бошқаларда кўп, галласимонларда, лавлаги ва бошқаларда аксинча кам бўлади. Икки паллали ўсимликларда бир паллалиларга нисбатан ҳар доим калций кўпроқ бўлади. Калций ўсимликларнинг қари орган ва тўқималарида кўп тўпланади. Чунки калцийда реутилизация (қайта ўзлаштириш) хусусияти оз. Хужайралар қариганда калций цитоплазмадан вакуолага ўтади ва органик кислоталарнинг эримайдиган тузлари ҳолатида тўпланади. Калций ўсимликларнинг илдири тизимига нисбатан ер устки қисмларида кўпроқ тўпланади.

Хужайрада калций кўпроқ пектин моддаси билан бирлашиб жойлашади ва пўстнинг мустаҳкамлигини таъминлайди. Хужайранинг бошқа органоидларида хлоропластларда, митохондрияларда ва ядрога ҳам калций бўлади. Калцийнинг миқдори тупроқ турига қараб ўзгаради. Нордон реакцияга эга подзол тупроқларда кам ва нейтрал реакцияли тупроқларда кўп бўлади. Ўрта Осиё тупроқларида калций кўп бўлганлиги учун ҳам у махсус ўғитлар сифатида ишлатилмайди. Агар ўсимликлар озуқали эритмада ўстирилса, калцийга бўлган талаб тезлик билан сезилади.

Ўсимликлар калцийни тупроқдан катион ( $Ca^{+}$ ) ҳолатида қабул қилиб олади. Озуқали эритмада (сув културасида) ўтказилган тажрибалар калций ёш ўсимликларга ва ёш органларга кўпроқ кераклигини кўрсатди. У етмаганда илдирилар ҳам зарарлана бошлайди. Чунки калций организмдаги модда алмашинув жараёнининг турли хил функцияларини бажаради. Айниқса, калций ионининг цитоплазмадаги миқдори муҳим аҳамиятга эга. У мицеллаларнинг коллоид хусусиятларига таъсир этади. Бу (икки валентли катион) ўзининг протоплазмага таъсири билан кўп

жиҳатдан калийга қарама-қаршидир. Калий цитоплазманинг дисперслик даражасини ошириб, плазма биокolloидларининг гидратациясини кучайтирса, калций, аксинча, плазмани сувсизлантиради ва сув билан камроқ таъминланишига сабаб бўлади.

Калций ҳужайралардаги бир қанча ферментлар тизими (дегидрогеназалар, глутаматдегидрогеназа, малатдегидрогеназа, глюкофосфатдегидрогеназа, НАДФ-изоцитратдегидрогеназа), амилаза, аденилат ва аргининкиназалар, липазалар, фосфатазалар ва бошқаларнинг фаоллигини оширади. Маҳсулотлар билан ферментлар ўртасидаги муносабатни кучайтиради. Лекин калций ионларининг меъёрдан кўпайиб кетиши ҳужайралардаги оксидатив фосфорланиш жараёнларини сусайтиради.

Кейинги йилларда жуда катта аҳамиятга эга бўлган ва таркибида калций сақловчи оқсил — калмодулин борлиги аниқланди. Бу оқсил таркибини 148 аминокислота қолдиғи ташкил этади ва тўртта калций иони билан боғланган. Калмодулин оқсил бир нечта ферментларнинг фаоллигини бошқаришда иштирок этади. Бу оқсилларнинг иштирокида калцийнинг ҳужайра ичидаги миқдори бошқарилади. Калмодулин ҳужайра мембраналари билан боғланади. Бу боғланишлар калций иштирокида анча мустаҳкам бўлади. Натижада мембраналарнинг ўтказувчанлик қобилияти барқарорлашади. Агар калций етишмаса, мембрананинг барқарорлиги бузилади, ўтказувчанлиги ошиб кетади ва мембранадаги транспорт жараёни ўзгаради. Одатда бутун илдиз тизимининг юзаси калций ионлари билан қопланган бўлиб, улар ионларнинг дастлабки ҳужайрага қабул қилиниш механизмида иштирок этадилар. Калций иони айрим ҳужайрада кўп тўпланиши мумкин бўлган ионларнинг (аммоний, алюминий, марганец, темир) транспортини камайтириш йўли билан уларнинг зарарли таъсирини ҳам камайтиради. Профессор Р.А.Азимовнинг кўрсатишича, калций ўсимликларнинг шўрликка чидамлигини оширади. Умуман, калций ионлари тупроқда энг кўп бўлиб, ионларнинг умумий мувозанатини бошқаради.

Калций етмаганда биринчи навбатда ўсимликларнинг ёш меристематик тўқималари ва илдиз тизими зарарланади. Лекин кўпчилик тўқималарда калций кўп бўлганлиги учун ҳам бундай белгилар кам учрайди. Бундай ҳолатни асосан фақат физиологик нордон ёки шўрланган тупроқларда кузатиш мумкин.

**НАТРИЙ.** Натрий ҳам ўсимликлар танасида, айниқса, шўр тупроқларда яшовчи галофитлар таркибида кўп бўлади. Чунки бундай тупроқлар натрийга бой. Маданий ўсимликлардан шакар лавлагининг натрийга анча алоқаси борлиги аниқланган. Шакар лавлаги ўстирилган ерларга бироз  $\text{NaCl}$  солинганда ҳосилдорлик ошгани ва шакарнинг миқдори 0,5-1 фоизгача кўпайгани кузатиш мумкин. Тупроққа солинган натрий тупроқдаги эритма комплексидан калийни ва бошқа элементларни сиқиб чиқариши ва шу йўл билан уларни ўсимлик

илдизлари оладиган ҳолатга келтириши мумкин. Денгиз сувида натрий жуда кўп, калий эса оз бўлади, лекин шунга қарамай, денгиз сувўтлари таркибида натрийдан кўра калий кўпроқ. Бу ўсимликларнинг ўзига зарур элементларни тўплашини кўрсатади. Натрийнинг ўсимликлардаги роли тўла ўрганилмаган.

Тупроқдаги натрий миқдорининг кўпайиб кетиши ўсимликлардаги катионлар баланси бузилишига олиб келади.

**ХЛОР.** Ўсимликлар кулида маълум миқдорда хлор мавжудлиги аниқланган. Кейинги йиллардаги изланишлар натижасининг кўрсатишича, хлор ҳам ўсимликлар учун зарур элемент ҳисобланади. У карбоксилаза ферментининг таркибига киради. Бошқа ионларнинг, айниқса, фосфор анионининг ўсимликларга қабул қилинишини тезлаштиради. Тупроқдаги хлорли тузлар физиологик нордон тузлар қаторига киради. Шунинг учун ҳам улар фосфатидлардан фосфор аниони ўзлаштиришни тезлаштиради ва хужайра ширасининг осмотик потенциалини ҳосил қилишда иштирок этади.

Хлор хужайралардаги оксидатив фосфорланиш ва ёруғликда фосфорланиш жараёнларини фаоллаштириш йўли билан ўсимликларнинг энергия алмашинуви жараёнида ҳам иштирок этади. Ўсимлик илдиэларининг кислородни ютиши ва фотосинтез жараёнида кислород ажралиб чиқиши ҳам хлор иштирокида фаоллашади. Умун, ўсимликлар меъёрида ўсиши ва ривожланиши учун бироз бўлса ҳам хлор зарур.

**КРЕМНИЙ.** Турли ўсимликларда кремний турли миқдорда учрагани учун В.И.Вернадский уларни уч гуруҳга бўлади: 1) кремнеорганизмлар - бу ўсимликлар таркибида кремний 10 фоиздан кўпроқ бўлади (диатом сув ўтлари ва соликофлаггелаталар); 2) таркибида 1-2 фоиздан кўпроқ кремний сақловчилар (қирқбўғимлар, мохлар, папоротниксимонлар); 3) таркибида 0,1-0,0001 фоизгача кремний бўладиган барча ўсимликлар.

В.И.Вернадскийнинг кўрсатишича, биронта тирик организм ҳам кремнийсиз яшай олмайди. Тупроқда кремний жуда кўп. Унинг углеродга нисбати (кремний : углерод) 276:1 га ва гумусга — 15:1 га тенг.

Диатом сувўтларида кремнийли панцир ҳосил бўлиб, у муҳофаза вазифасини бажаради. ДНКнинг синтези жараёнида иштирок этиш йўли билан ўсимликларнинг кўпайишига ҳам таъсир этади. Организмда аминокислоталар, оқсиллар, хлорофиллар синтезини кучайтиради.

Қишлоқ хўжалик ўсимликлари (буғдой, арпа, сули, шולי ва бошқалар) ва дарахтсимонлар тупроқдан кремнийни фаол ўзлаштиради. Ўсимликлар танасида аорганик кремнийни органикка айлантурувчи махсус фермент — силиказалар топилган. Лекин ҳозиргача кремнийнинг организмдаги роли тўла ўрганилмаган.

**МАГНИЙ.** Ўсимлик кули таркибида магний бошқа элементлар — азот, калий, калцийга нисбатан камроқ учрайди. Юқори ўсимликларда қуруқ оғирлигига нисбатан 0,02-3,1 фоизгача, сувўтларида 3,0-3,5 фоиз

бўлиши мумкин. Қисқа кунли ўсимликларнинг (маккажўхори, та-риқ, каноп, картошка, лавлаги, тамаки ва бошқалар) бир кило-грамм ҳўл баргида 300-800 мг магний бўлиши мумкин. Шундан 30-80 мг хлорофилл таркибига киради. Магний уруғларда ва ўсимлик-нинг ёш органларида кўпроқ учрайди.

Тупроқда магний карбонатлар шаклида, силикатлар, сульфат-лар, хлоридлар таркибида, подзол тупроқларда кам ва бўз тупроқ-ларда кўпроқ бўлади. Сувда эрийдиган ва ўзлаштириладиган маг-ний 3-10 фоиз бўлиши мумкин. Агар тупроқда магнийнинг миқдори ҳар 100 г тупроқда 2 мгдан кам бўлса, магнийнинг етишмаслик белгилари кўрина бошлайди. Магнийни ўсимликлар ( $Mg^{2+}$ ) катиони ҳолатида ўзлаштиради.

Ҳужайрада магний металлоорганик бирикмалар таркибига киради. Уму-мий магнийнинг тахминан 10-12 фоизи хлорофилл таркибига киради. Магнийнинг бу функциясини биронта бошқа элемент алмаштиролмайди.

Магний ҳужайранинг модда алмашинув жараёнида фаол иштирок этади. Бир қанча ферментларнинг (РФД - карбоксилаза) фаоллигини кучайтиради. Фотосинтез жараёнида электронлар ҳаракатини тезлаштиради ва НАДФ<sup>+</sup> қайтарилиши учун керакли бўлиб ҳисобланади. Магний фосфат гуруҳларини ташувчи ферментларнинг (фосфокиназалар, фосфаттрансферазалар, АТФазалар, пирофосфатазалар) деярли ҳаммасининг фаоллигини кучайтиради.

Магний гликолиз ва Кребс циклида иштирок этувчи кўп ферментлар учун зарур элемент ҳисобланади. Митохондрияларда ва рибосомаларда магний етишмаганда уларнинг тузилмавий бузилиши кузатилади. Гликолиз жараёнида иштирок этадиган олтита фермент таркибида фақат магний иштирок этади : гексокиназалар, фосфофруктокиназалар, енолазалар ва пируваткарбоксилазалар. Кребс циклидаги фумаразадан ташқари ҳамма ферментлар магний иштирокида фаоллашади.

Булардан ташқари магнийнинг эфир ёғлари, каучук, витаминлар-дан А ва С ларнинг синтезини кучайтириши аниқланган. Рибосомалар ва полисомалар ҳосил бўлишида иштирок этади.

Умуман, ўсимликлардаги модда алмашинув жараёнларининг жуда кўп реакцияларида магний иштирок этади. Унинг кам бўлиши ёки етмай қолиши ўсимликларнинг зарарланишига олиб келади.

**ТЕМИР.** Ўсимликларнинг модда алмашинуви жараёнида темир ҳам муҳим рол ўйнайди. Темирнинг ўсимликлардаги миқдори ўртача 0,02-0,08 фоизга (ёки 20-80 мг қуруқ оғирлик ҳисобида) тўғри келади.

Ер қобиғида темир миқдори анча кўп. Сув билан тўйинган, аэрация ёмон тупроқларда темир тупроқ коллоидлари билан мустаҳкам бирик-кан тузлар (сулфидлар, карбонатлар, фосфатлар) ҳосил қилади. У орга-ник моддалар билан ҳам бирикмалар ҳосил қилади. Ўсимликлар темирни ионлар ( $Fe^{2+}$ ,  $Fe^{3+}$ ) шаклида ўзлаштиради. Нордон тупроқларда ўзлаш

тирилиши кучли боради. Ўсимликлар баргида оксидлар ҳолатида тўпланиш хусусиятига эга. Шунинг учун ҳам барглар тўқилганда (айниқса, хазонрезлик пайтида) тупроқ темир билан бойийди.

Дастлаб Кноп тажрибаларидаёқ темир бўлмаса, ўсимликларнинг барглари яшил рангини йўқотиши аниқланган эди. Шунинг учун ҳам темир хлорофилл таркибига кирса керак, деган фикр туғилган эди. Лекин Р.Вилштеттер ўз тажрибаларида хлорофилл таркибига темир эмас, балки магний киришини кўрсатди. Кейинчалик темир хлорофиллнинг синтезида иштирок этадиган хлорофиллаза ферменти таркибига кириши аниқланди.

Темирнинг роли хлорофилл ҳосил бўлишида иштирок этиш билан чегараланмайди. У оксидланиш - қайтарилиш реакцияларида иштирок этувчи ферментлар (ҳамма цитохромлар, каталаза, пероксидаза) таркибига кириши ва шунинг учун фотосинтез, нафас олиш жараёнларида катта аҳамиятга эга. Азот алмашинувига ҳам таъсир кўрсатади. Темирнинг ўзлаштирилиши қийин шароитда (айниқса, оҳақли тупроқларда) хлороз пайдо бўлади. Бунда ўсимликлар баргининг томирлари яшилгича қолиб, пластинкаси рангсизланади, сатҳи кичраяди. Фотосинтез ва нафас олиш кучи ҳам пасаяди. Ферритинлар қуруқ оғирлигининг 23 фоизи темирга тўғри келади ва у кўп миқдорда пластидаларда жойлашган бўлади.

Одатда тупроққа темир ўғити солинмайди. Чунки тупроқларда ўзлаштириладиган темир кўп бўлади. Лекин оҳақи кўп тупроқларда темирнинг ўзлаштирилиши қийинлашади ва хлороз касаллиги бошланади. Қўшимча темир билан озиқлантириш орқали бунинг олдини олиш мумкин. Қўшимча озиқлантириш мақсадида тупроққа хелатлар солиш тавсия этилади. Хелатлар – органик анионлар ва металлдан ташкил топган комплекс бирикмалар бўлиб, ўсимликлар уни яхши ўзлаштиради ва темирга бўлган талаб тўла қондирилади.

Ўрта Осиё шароитида хлороз касаллиги кўпинча токзорларда, цитрус ўсимликларида ва мевали дарахтларда учраб туради.

#### **6.4.МИКРОЭЛЕМЕНТЛАРНИНГ АҲАМИЯТИ**

Ўсимликлар танасида асосий озуқа элементларидан ташқари жуда кўп микроэлементлар деб аталувчи кимёвий элементлар ҳам учрайди. Бу элементлар тўқималарда оз бўлса ҳам юқори биологик фаолликка эга. Уларнинг ҳар бири маълум физиологик функцияларни бажаради. Шунинг учун бирор микроэлементни бошқаси билан алмаштириб бўлмайди. Ўсимликда уларнинг миқдори 0,001-0,00001 фоизгача бўлиши мумкин. Улар тупроқда, сувда, тоғ жинсларида ва барча тирик организмларда мавжуд.

Тупроқда микроэлементлар икки – ўзлаштирилмайдиган, ўзлаштириладиган шаклда бўлади.



Биринчисига сувда ва суолтирилган кислотада эрмайдиган тузлар, органик ёки аорганик бирикмаларни мисол қилиш мумкин. Уларнинг тупроқда кўп ёки оз бўлиши тупроқнинг кимёвий таркибига боғлиқ.

Микроэлементларнинг ўзлаштириладиган шакли сувда осон эрийдиган тузлар бўлиб, улар асосий манбани ташкил этади ва қишлоқ хўжалик ўсимликларидан юқори ҳосил олиш шароитини яратади. Чунки микроэлементлар ўсимликдаги оксидланиш-қайтарилиш, фотосинтез, азот ва углевод алмашиниш жараёнларида фаол иштирок этади. Улар ферментларнинг фаол марказига киради, ўсимликларнинг касалликларга ва ташқи шароитнинг ноқулай омиллари таъсирига чидамлилигини оширади. Микроэлементларнинг етишмаслиги эса ҳосилдорликнинг кескин камайишига, касалликларнинг пайдо бўлишига, ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиши тўхтаб қолишига, ҳатто ўлишига сабаб бўлиши мумкин.

Микроэлементлар физиологик нуқтаи назардан ҳар хил хусусиятга эга бўлган турли элементлар гуруҳини ташкил этади. Кейинги йилларда ўсимлик учун микроэлементлар ҳам макроэлементлар каби зарур эканлиги ва бу иккала гуруҳ бир-биридан фақат миқдор жиҳатидан фарқ қилиши аниқланди.

**МАРГАНЕЦ.** Дастлаб Бертран ва И.В.Мичуриннинг тажрибалари ўсимликлар ҳаётида марганец катта аҳамиятга эга эканлигини кўрсатди.

Тупроқда марганец аморф оксидлар, карбонатлар шаклида, силикатлар таркибида бўлади. Ўсимликлар марганецни тупроқдан катион ( $Mn^{+}$ ) шаклида ўзлаштиради. Унинг ўсимликдаги ўртача миқдори 0,001 фоиз ёки 1 мг/кг қуруқ масса ҳисобида бўлади. Айниқса, ўсимликларнинг баргларида кўп тўпланади. Масалан, Круглованинг кўрсатиши бўйича, 100 г қуруқ масса ҳисобига марганец гўза баргларида 24 мг, поясида 2 мг, чаноқларда 4 мг, чигитда 2 мг ва толасида 1 мг бўлар экан.

Марганец фотосинтез жараёнида иштирок этиб, сувнинг фотолизи ва кислороднинг ажралиб чиқиши,  $CO_2$ нинг қайтарилишида муҳим рол ўйнайди. Бу микроэлемент ўсимликларда шакарларнинг синтез қилиниши, унинг барглardan бошқа органларга оқимини кучайтиради. Марганец нафас олиш жараёнида ҳам иштирок этиб, Кребс циклидаги малатдегидрогеназа ва изоцитратдегидрогеназа ферментларини фаоллаштиради. Марганец ўсимликларнинг азот ўзлаштириш жараёнида ҳам фаол иштирок этади. Нитратларни ўзлаштирганда қайтарувчи, аммоний ҳолдаги азотни ўзлаштиришда эса оксидловчи сифатида иштирок этади. Гидроксиламинредуктаза ферментининг фаол марказига киради ва нитратларнинг қайтарилишида иштирок этади. Марганец нуклеин кислоталарининг синтези жараёнида ҳам иштирок этади.

Тупроқларда марганец кўплигига қарамай унинг ўзлаштириладиган қисми оз бўлиши мумкин. Бу айниқса, нейтрал ва ишқорий реакцияларга эга тупроқларда кузатилади. Марганец етмаганда барг томирлари

Ўртасида сариқ доғлар ва хлороз ҳосил бўлади, галласимонлар, картошка, лавлаги ва бошқалар тез зарарланади.

Марганецнинг ўғит сифатида кўп ишлатиладиган тузи  $MnSO_4$  дир. Украина шароитида бир гектар ерга 10-15 кг марганец сульфат тузи солинганда шакар лавлагининг ҳосили 22-34 ц/га ва шакарнинг миқдори 0,11-0,33 фоиз ошганлиги аниқланган. Марганец ишлатилганда гўза ҳосилдорлиги Ўрта Осиё шароитида 9 фоиз ва Озарбойжонда 15 фоизга кўпайган.

**МИС.** Мис ўсимликларнинг ривожланиши учун зарур микроэлементлардан биридир. Унинг зарурлиги озикавий эритмадагина эмас, балки дала шароитида ҳам аниқ кўринади. Ўсимликларда ўртача миқдори 0,0002 фоиз ёки 0,2 мг/кг атрофида. Бу миқдор ўсимлик ва тупроқ турига боғлиқ. Мис тупроқда сульфидлар, сульфатлар, карбонатлар шаклида, тупроқнинг органик молдалари билан боғлиқ ҳолда учрайди. Муҳитнинг ишқорийлиги қанча юқори бўлса, ўсимликларга шунча кам ўтади. Ўсимликлар мисни тупроқдан катион ( $Cu^+$ ) шаклида ўзлаштиради. Ўсимликнинг ёш ўсувчи қисмларида ва уруғларида кўп бўлади. Масалан, гўза органларида: баргларида мис 2;5 мг/кг, поясида 1,0 мг/кг, чаноғида 4,8 мг/кг, чигитида 4,2 мг/кг ва толасида 0, 2 мг/кг.

Ўсимлик баргларидаги умумий миснинг 70 фоизи хлоропластларда ва ярми пластоцианин ферменти таркибида учрайди. Пластоцианин ферменти фотосинтез жараёнида электронларни ташиш вазифасини бажаради. Мис бир қатор муҳим ферментлар (аскарботоксидаза, полифенолоксидоза, ортодифенилоксидоза ва триозиназалар) таркибига киради. Бу микроэлемент азот алмашинувида ҳам иштирок этади. Нигратредуктаза ферментининг таркибида ҳам бор. Хлорофиллнинг синтези жараёнида мис ҳам фаол иштирок этиши аниқланган. Мис витаминларни фаоллаштиради, углевод ва оқсиллар алмашинувини кучайтиради.

Кейинги йиллардаги изланишлар ўсимликларнинг қурғоқчиликка, совуққа ва иссиққа чидамлилигини оширишда ҳам миснинг аҳамияти борлигини кўрсатди.

Мис етишмаслигидан ўсимликларнинг ўсishi, гуллаши тўхтайтиди. Баргларда хлороз бошланади. Галласимонларда бошоқлар ривожланмай қолади. Мевали дарахтларнинг учлари қурийди. Мис ўғитлари, айниқса, ботқоқ тупроқларда яхши натижа беради. Чунки бундай тупроқларда унинг миқдори жуда оз. Ўғитлар сифатида мис сульфат тузи, мис эритиш заводларининг чиқиндилари ишлатилиши мумкин.

**МОЛИБДЕН.** Тупроқда молибден силикатлар таркибида учрайди. Ўсимликларга анион ( $MoO_4^{2-}$ ) шаклида ўтади. Молибден дуккакли ўсимликларда энг кўп (0,5-20 мг/кг) қуруқ масса ва галласимонларда озроқ (0,2-2,0 мг/кг) тўпланади. Ўсимликларнинг ёш қисмларида ва баргларида кўп тўпланади.

Молибден молекуляр азотнинг фиксациясини таъминловчи микроорганизмлар учун жуда зарур. Дуккаккли ўсимликлар илдизидаги бактериодлардаги нитрогеназа ферментининг фаол марказига мис кирали ва бу ферментнинг фаоллигини кучайтиради. Нитратларнинг ўзлаштирилиши тизимида иштирок этувчи нитратредуктаза ферментининг ҳам таркибига кирилади. Агар тупроқда молибденнинг миқдори жуда кам бўлса, тўқималарда нитратлар тўпланиб қолади, дуккаккли ўсимликларнинг илдизида туганак бактериялар ривожланмайди. Ўсимликларнинг ўсиши издан чиқади, пояси ва барг пластинкалари деформацияланади.

Молибден ўсимлик ҳужайраларидаги аминланиш ва қайта аминланиш реакцияларида иштирок этадиган ферментлар (ксантинооксидазалар, фосфатазалар) учун ҳам зарур ҳисобланади. Аскорбин кислотанинг ҳосил бўлишида иштирок этади.

Умуман, дуккаккли ўсимликларга молибден кўпроқ керак. Молибденнинг ошиқчаси ҳам зарарлидир. Масалан, ем-хашаклар таркибида молибденнинг миқдори 20 мг/кг дан кўп бўлса, ҳайвонларга зарарли таъсир этади.

**КОБАЛТ.** Кобалт тупроқда силикат ва бошқа тузлар таркибида учрайди. Хлорли сульфат ва азот тузларини ўсимликлар яхши ўзлаштиради. Бўз тупроқларда кобалт жуда оз, умумий миқдори 5 мг/кг бўлиб, ўзлаштирадиган қисми 0,6-1,0 мг/кг атрофида.

Ўсимликларда ўртача 0,00002 фоиз ёки 0,02 мг/кг қуруқ массага тенг. Бу элемент кўпроқ дуккаккли ўсимликларга зарур бўлиб, туганак бактерияларни кўпайтиришни таъминлайди. В<sub>12</sub> витамини таркибида кобалт кўп учрайди. Бу витаминни фақат бактериодлар синтез қилади. У молекуляр азотнинг фиксациясида иштирок этади. Кобалт азот ўзлаштиришга, хлорофиллнинг миқдорини оширишга таъсир этади.

Агар тупроқда кобалтнинг миқдори 2,5-4,5 мг/кг бўлса, етарли ҳисобланади. Ўғит сифатида ишлатиш учун кобалт сульфат тузи тавсия этилади.

**РУХ.** Рух тупроқда фосфатлар, карбонатлар, сульфидлар, оксидлар ва силикатлар таркибида бўлади. Ўсимликларга катион ( $Zn^{+}$ ) шаклида ўтади.

Рух дуккаккли ва ғалласимонларнинг ер усти қисмларида 15-60 мг/кг қуруқ масса ҳисобида бўлади. Ўсимликларни ёш органларида кўпроқ тўпланади.

Рух ўсимликларнинг модда алмашинувида фаол иштирок этади. Гликолиз жараёнида иштирок этувчи ферментлар (гексокиназалар, енолазалар, триозофосфатдегидрогеназалар, алдолазалар) учун зарур ҳисобланади.

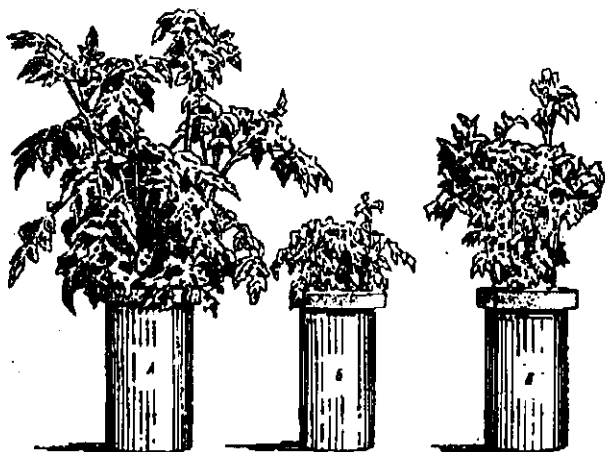
Рух карбонгидраза ферментини фаоллаштиради, натижада бу фермент  $H_2CO_3$ ,  $CO_2 + H_2O$  реакциясида иштирок этади ва  $CO_2$ нинг фотосинтез жараёнида фойдаланилишига ёрдамлашади. Триптофан аминокислотанинг ҳосил бўлишида иштирок этади ва шу орқали оқсилларнинг ва фитогормон — индолил сирка кислотанинг синтезида ҳам иш-

тирок этади. Ўсимликларни рух билан озиқлантириш ауксинларнинг тўқималарда кўпайишига ва ўсишнинг фаоллашишига олиб келади (60- чизма).

Рух етмаганда ўсимликларда, айниқса, фосфор алмашинув жараёни зарарланади. Ўсимликлар ўсишдан тўхтайтиди, баргларда хлороз бошланади, ҳосил тугиш издан чиқади, фотосинтез жараёни пасаяди. Рух жуда кам бўлган ерларда цитрус ўсимликларининг касалланиши аниқланган. Шундай касаллик рўй берган вақтда тупроққа озроқ рух тузлари солиш тавсия этилади. Ҳар бир гектар ерга 6-10 кг рухни ( $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$  дан паст концентрацияли эритма тайёрлаб) ўсимликларга пуркаш тавсия этилади.

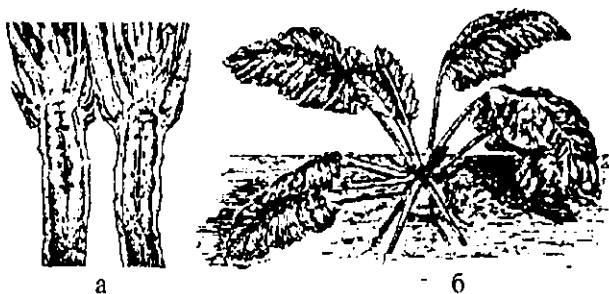
**БОР.** Бор жуда кўп ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиши учун зарур элемент ҳисобланади. Айниқса, зиғир, рангли карам ва қанд лавлаги ўсимликлари бор бўлмаган озуқали эритмада тез зарарланади ва қуриб қолади (61-чизма). Умуман, икки паллали ўсимликлар борни бир паллалиларга нисбатан кўпроқ талаб этади.

Ўзбекистондаги бўз тупроқларда умумий миқдори 31-35 кг/мг атрофида бўлиб, ўзлаштириладиган қисми 0,3-1,2 мг/кг.га тенг.



60-чизма. Помидорларнинг ўсишига рух микроэлементининг таъсири: А—рух билан тўла таъминланган; В—рух берилмаган; В—гуллашнинг бошланишида рух берилган.

Ўсимликларда ўртача 0,0001 ёки 0,1 мг/кг қуруқ масса ҳисобида бор бўлади. Бор айниқса, ўсимлик гулларида, ҳужайра пўстида тўпланади. Кўп физиологик жараёнларга таъсир этади. Бор гулчангларнинг унишини ва чанг найларининг ўсишини тезлаштиради. Гуллар, мевалар сонини кўпайтиради. Углеводлар, оқсиллар ва нуклеин кислоталарнинг алмашинувига таъсир этади. Бор етмаганда репродуктив органларнинг шаклланиши—чангланиш ва мева тугунларининг ҳосил бўлиш жараёнлари издан чиқади. Ўсиш конуси биринчи навбатда нобуд бўлади.



61-чизма. Бор микроэлементининг физиологик аҳамияти.  
 Бор етишмаслиги натижасида: а—рангли карам поясининг зарарланиши; б—давлатида ўзак чирши касаллигининг бошланиши.

Профессор М.Я.Школьникнинг кўрсатишича, бор элементи ферментлар таркибига кирмайди. Унинг таъсири таснифий хусусиятга эга. У феноллар алмашинувида иштирок этади. Икки паллалилар тўқималарида бор етмаган тақдирда феноллар ва ауксинлар кўп тўпланиши аниқланган. Бу эса нуклеин кислоталари ва оқсилларнинг синтезини издан чиқаради. Феноллар жуда кўп тўпланганда тонопластнинг ўтказувчанлиги кучаяди. Натижада полифеноллар вакуоладан цитоплазмага чиқади ва полифенолоксидаза ферменти иштирокида хинонларгача оксидланади. Хинонлар эса ўсимликни заҳарлайди. Ўсиш конуслари ўла бошлайди.

Ўғит сифатида бор кислотасини ( $H_2BO_3$ ) ишлатиш мумкин. Унинг таркибида 17 фоиз бор бўлади. Борли чиқиндилардан фойдаланиш ҳам яхши натижа беради.

## 6.5. МИНЕРАЛ ЭЛЕМЕНТЛАРНИНГ ЮТИЛИШ МЕХАНИЗМИ

Фанда анча вақт ўсимлик илдиэларига тупроқдан минерал моддаларнинг кириши транспирацияга тўғридан-тўғри боғлиқ, яъни транспирация кучи таъсирида сувнинг ўсимлик илдиэларига ва сўнгра тана орқали баргларга қараб ҳаракат қилиш жараёнида жуда суюқ тупроқ эритмаси ҳам деярли ўзгармасдан ўсимлик илдиэларига киради, деган фикр ҳукм сурган. Кейинги йиллардаги текширишлар бу жараённинг анча мураккаб эканлигини ва ўсимликка кириб, унда тўпланаётган минерал моддаларнинг миқдорига мутаносиб бўлганлигини кўрсатди.

Шундай қилиб, ўсимлик илдиэларига минерал тузлар узлуксиз сўриладиган сув билан пассив равишда киради, дейилган тушунчанинг асосиз эканлиги аниқланди. Лекин бундан минерал тузларнинг ўзлаштирилишида транспирация оқими ҳеч қандай аҳамиятга эга эмас, деган маъно чиқмайди. Чунки илдиэ ҳужайралари орқали трахея ва найларга ўтган минерал моддалар ксилема шираси ҳолатида ўсимликнинг бошқа органларига транспирация кучи орқали тақсимланади.

Илдизларнинг асосий сўрувчи қисмини ташкил этган тукчалар тупроқдан сув ва минерал элементларни ютади. Бу иккала жараён бир-бирига боғлиқ бўлса ҳам, уларнинг илдизларга кириш механизми ҳар хил. Чунки ўсимликларнинг минерал озиқланиши жуда мураккаб хусусиятга эга. У биофизик, биокимёвий ва физиологик жараёнларни ўз ичига олади ҳамда асосан икки босқичда содир бўлади :

- 1) радиал транспорт;
- 2) ксилема ширасининг транспорти.

Радиал транспорт минерал моддалар илдиз тукчаларининг юзасидан ютилишидан бошланиб, ҳужайра қисмлари ва тўқималар билан маълум муносабатлари натижасида трахеидлар ва ксилема найларининг минерал моддаларга тўлиши билан ялғучланади. Ксилема найларидаги шира эса ўсимликнинг бошқа қисмларига транспирация кучи ҳамда илдиз босими ҳисобига кўтарилади ва тақсимланади.

Ўсимликларнинг тўқималарида тўпланган озиқа моддаларнинг миқдори улар ўсиб гурган шароитдаги миқдорига (яъни тупроқдаги) нисбатан бир неча баравар кўп. Бу ўсимликлар ҳужайрасида зарур элементларни танлаб ютиш ва уларни тўшлай оладиган махсус механизмлар мавжудлигидан dalolat беради.

Минерал элементларнинг ҳужайрага ютилиши даставвал, ҳужайра пўстидан бошланади ва сўнгра мембранада давом этади. Ҳужайра пўсти асосан целлюлоза, гемицеллюлоза ва пектин моддалардан иборат. Пектин моддаси ўз таркибида карбоксил гуруҳларни сақлайди ва катион алмашинув хусусиятига эга бўлади. Бу эса мусбат зарядланган моддаларни тўплаш шароитини яратди. Натижада ионлар тупроқ эритмасидан ҳужайра пўстига диффузияланади. Диффузияланиш жараёни пўстаги эркин бўшлиқлар тўлиб, ионлар концентрацияси ташқи эритманинги концентрациясига тенглашгунча давом этади. Ҳужайра пўстидаги эркин бўшлиқлар ўртача 5-10 ҳажмга эга бўлиб, пўстаги молекулалараро плазмолемма ҳамда пўст ўртасидаги бўшлиқлар йиғиндисидан иборат. Эркин бўшлиқларнинг минерал ионлар билан тўлиши оддий диффузияга асосланган. Унинг концентрацияси ташқи эритма концентрациясига боғлиқ. Тупроқ эритмасининг концентрацияси ўзгариши эркин бўшлиқдаги элементлар миқдорига ҳам таъсир этади. Масалан, илдизлар тоза сувга солинса, эркин бўшлиқдаги ионлар сувга қайтиб чиқади. Ионларнинг пўстаги эркин бўшлиқлардан цитоплазмага ўтказилиши алмашинув адсорбциясига асосланган, яъни цитоплазмадаги нафас олиш жараёнида ҳосил бўлган  $H^+$  катионларга ва  $HCO_3^-$  ( $OH^-$ ) ёки органик кислоталарнинг анионлари минерал моддаларнинг анионларига алмашинади (62-чизма). Илдизнинг сўрувчи қисми билан тупроқ заррачалари умумий коллоид тизимни ҳосил қилади ва у моддаларнинг адсорбцияланишида муҳим аҳамиятга эга бўлади. Илдиз тукчалари, одатда тупроқ заррачаларига маҳкам ёпишади ва шу

туфайли ўсимлик илдизларида алмашилиш реакциялари анча енгил бўлади. Цитоплазмага ўтган ионлар метаболизм жараёнида иштирок этади.

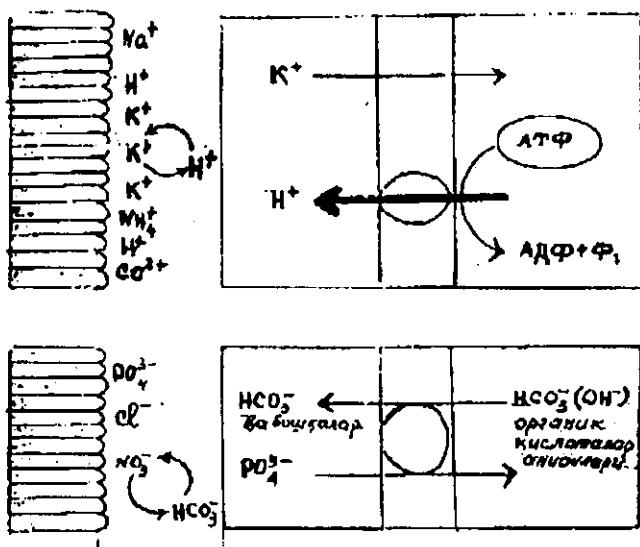
Охириги йилларда биологик мембраналарда транспорт механизми ҳар томонлама ўрганилди ва ҳар хил омиллар асосида турлича бўлиши аниқланди (63-чизма):

1. Агар моддалар липидларда эрувчан бўлса, у ҳолда улар мембрананинг липид фазасида оддий диффузияланади.

2. Липофил ташувчилар ёрдамида гидрофил моддаларнинг диффузияси.

3. Ион каналлари орқали оддий диффузия.

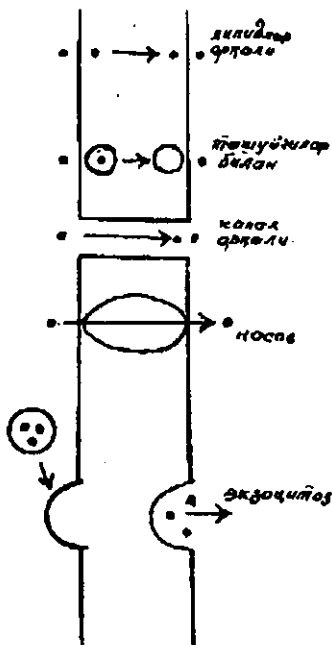
4. Моддаларни фаол ташувчилар (насослар) ёрдамида ўтказиш.



62-чизма. Тупроқ зарралари ва илдиз хужайралари ўртасида ионларнинг алмашилиш шакли (В.В.Полевой, 1989).

5. Моддаларни экзоцитоз ва эндоцитоз йўллари билан ўтказиш. Моддаларнинг мембраналар орқали бундай ҳаракатлари фаол ва суғ хусусиятга эга бўлади (64-чизма).

Моддаларнинг (ёки ионларнинг) градиентга асосан оддий диффузияланиш йўли билан ёки ташувчилик вазифасини бажарувчи махсус оқсиллар иштирокида ўтишига суғ транспорт (ташиш) дейилади. У ташқи шароитда ионларнинг концентрацияси хужайрадаги миқдордан кўп бўлганда содир бўлади. Фаол транспорт моддаларнинг мембрана орқали ташилиши градиентга қарама-қарши содир бўлади. Яъни хужайрадаги моддаларнинг концентрацияси ташқи шароитдагига нисбатан бир неча барабар кўп бўлганда

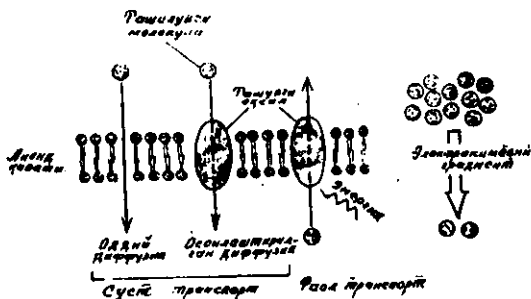


63-чизма. Мембранада ионларнинг транспорт хиллари.

ҳам ионларнинг мембрана орқали ташилиши давом этади. Бу жараён энергия (АТФ) сарфланиши билан боғлиқ. Фаол транспортга :  $H^+$  - АТФаза,  $Na^+$  ва  $K^+$  -АТФаза,  $Ca^{2+}$  -АТФаза, анион АТФаза ион насослари мисол бўлади.

Ташувчилик вазифасини ба- жарувчи оксиллар мембранадан битта эриган моддани ўтказса бунга унипорт дейилади. Биринчи эриган модданинг ўтказилиши иккинчи модданинг ўтказилишига ҳам боғлиқ бўлиши, яъни уларнинг иккаласи ҳам бир томонга (симпорт) ёки қарама-қарши томонга (антипорт) ўтказилиши мумкин (65-чизма). Минерал элементларнинг радиал транспорти икки йўл билан содир бўлади: апопласт; симпласт.

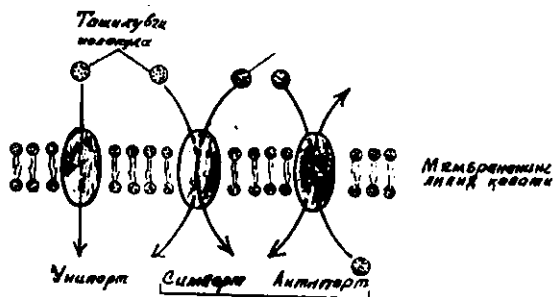
**Анопласт ҳаракат.** Хужайранинг пўстига диффузия ва ал- машинув адсорбцияси билан тўпланган ионлар эритманинг



64-чизма. Хужайранинг мембрана қаватида содир бўладиган суст ва фаол транспортлар.

градиенти асосида ҳаракат қилади ва бу ҳаракат сув ёрдамида тезлашади. Пўстан-пўстга адсорбцияланиш йўли билан ионларнинг сўрилиши





65-чизма. Ташувчи оқсиллар фаолиятининг шакли.

илдизнинг то ички эндодерма қаватигача давом этади ва цитоплазмага ўтиб, симпласт йўли билан ҳаракат қилади. Чунки эндодермадаги Каспари белбоғи деб аталувчи суберин моддаси бўлган қалин пўст озуқа моддаларини ўтказмайди. Бу йўл қисқа бўлса ҳам илдизларнинг ташқи муҳит билан алоқа сатҳини кўп марта оширади.

**Симпласт ҳаракат** минерал моддалар транспортининг асосий йўлидир. Яъни цитоплазмага ўтган моддалар цитоплазманинг ҳаракати ва цитоплазматик тўр каналлари орқали хужайрадан-хужайрага плазмодесмалар ёрдамида ўтади. Бу ҳаракат тезлигига моддаларнинг концентрация градиенти ҳам таъсир қилиши мумкин. Юқорида айтилганидек, эндодерма қаватида бунга апопласт йўли билан ташилаётган ионлар ҳам қўшилади ва ягона симпласт йўли давом этади. Бу ҳаракат натижасида озуқа моддалар трахеид ва ксилема найларига ўтказилади. Бу найлардаги ширалар транспирация кучи ва илдиз босими асосида ўсимликнинг бошқа қисмларига тарқалади.

## 6.6. ИОНЛАР АНТАГОНИЗМИ ВА ТЕНГЛАШТИРИЛГАН ЭРИТМАЛАР

Бир валентли ва икки валентли ионларнинг ҳар хил, ҳатто қарама-қарши физиологик таъсирлари мавжудлиги аниқланган. Масалан, натрий ва калий ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) катионлари цитоплазманинг кучлироқ гидротацияга учрашига ва шу туфайли унинг заррачаларининг фаоллашувига ҳамда қовуш-қоқлиги камайишига сабаб бўлади. Бу цитоплазманинг кўпроқ сув билан таъминланишига олиб келади. Калий эритмасида цитоплазма тезликда қавариқ плазмоллизга ўтади. Калций катиони ( $\text{Ca}^{2+}$ ) эса цитоплазманинг қовушқоқлигини оширади. Калций иони таъсирида ҳосил бўлган плазмоллиз узоқ вақтгача қиррали шаклда (қалпоқчали) бўлади.

Бир ва икки валентли катионларнинг бундай ҳар хил ва ҳатто қарама-қарши физиологик таъсири антагонизм дейилади.

Металларнинг тоза тузлари (бошқа тузлар аралашмаси бўлмаганда) ўсимликларга заҳарли таъсир этади. Фақат бошқа тузларнинг аралашмасигина озиқа сифатида ишлатилиши мумкин. XIX асрнинг охиридаёқ яхши тозаланган NaCl тузининг заҳарли таъсир этиши аниқланган эди. Бу эритмага озроқ калций ва магний тузлари аралаштирилганда эса дарҳол натрийнинг заҳарли таъсири йўқолади.

Валентликлари ҳар хил ионлар ўртасидаги антагонизм кучлироқ кечади. Лекин ионнинг валентлиги қанча юқори бўлса, унинг антагонистик таъсири шунча камроқ концентрацияда бўлиши мумкин.

Айрим ионларнинг ҳар хил концентрациясини танлаш йўли билан тажрибадаги ўсимликлар учун жуда яхши ривожланадиган комбинацияларни топиш мумкин. Бундай оптимал комбинациялар тенглаштирилган эритма дейилади.

Бундай тенглаштирилган физиологик эритмалар ўсимликларга заҳарли таъсир этмайди, аксинча ўсиш ва ривожланишни оптимумгача кучайтиради. Денгиз сувўтлари учун денгиз суви ана шундай тенглаштирилган муҳит ҳисобланади, чунки бу сув ўзидаги тузлар таркибига кўра тенглаштирилган эритмага тўғри келади.

Физиологик тенглаштирилган эритмалар ўсимликларни озиқали эритмада ўстириш учун энг қулай ҳисобланади. Чунки бу эритмаларда ўсимлик жуда яхши ривожланади. Агар шу эритмадан биронта ион чиқарилса, ўсимликнинг ўсиш ва ривожланиши кескин пасаяди. Айрим элементлар бошқа элементларнинг физиологик таъсирини кучайтириши ҳам мумкин. Бундай жараёнларга синергизм дейилади.

Масалан, гўзага азот, фосфор ва калий ўғитларини биргаликда бериш натижасида олинган ҳосил, ҳар доим уларни алоҳида-алоҳида берилганда олинган ҳосил йиғиндисидан кўп бўлади.

## **6.7. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ТАБИИЙ ТУПРОҚДАН ОЗИҚЛАНИШИ**

Ўсимликларнинг табиий тупроқда минерал моддалар билан озиқланиши сунъий шароитга нисбатан анча мураккаб. Чунки ўсимлик табиий тупроқда турли элементлар бир-бирига яқиндан таъсир қиладиган шароитга дуч келади. Тупроқдаги минерал тузларнинг жуда оз қисмигина сувда эриб, ўсимлик ўзлаштирадиган тупроқ эритмасини ҳосил қилади. Жуда кўп тузлар эса тупроқнинг коллоидларига адсорбцияланган бўлади. Маълум қисми органик моддалар ва сувда эримайдиган минераллар таркибида бўлади. Бундан ташқари ўсимликларнинг минерал озиқланиши кўп жиҳатдан тупроқ эритмасининг реакциясига ҳам боғлиқ.

Ўсимликлар учун зарур озиқа моддалар тупроқда тўрт хил шаклда бўлади:

1) сувда эриган ҳолда – буларни ўсимликлар яхши ўзлаштиради, лекин ювилиб кетиши мумкин; 2) тупроқ коллоидларининг юзасига адсорбцияланган ҳолда ювилиб кетмайди, ўсимликлар ион алмашинуви йўли билан ўзлаштиради; 3) ўзлаштирилиши қийин бўлган анорганик тузлар (сулфатлар, фосфатлар, карбонатлар); 4) тупроқнинг адсорбция қилиш ва эриган моддаларни ушлаб туриши ютиш қобилияти дейилади. Шу қобилиятни ҳосил қилувчи коллоид қисми тупроқнинг ютувчи комплекси дейилади. Бу жараёнларни ҳар томонлама ўрганган К.К.Гедройц тупроқнинг ўзлаштириш қобилиятини беш турга ажратади: 1) механик; 2) физик; 3) физик-кимёвий; 4) кимёвий; 5) биологик.

*Механик ўзлаштириш қобилияти* тупроқ орқали лойқа сув филтрланишида суспензия ҳолидаги майда заррачаларнинг тутилиб қолишидан иборат.

*Физик ўзлаштириш қобилияти.* Бунда тупроқнинг қаттиқ фазаси ва тупроқ эритмасининг сатҳида тортишув рўй беради. Бу ҳол тупроқ заррачаларининг устки қисмида эриган моддалар концентрациясининг ортишига олиб келади, яъни адсорбция жараёни содир бўлади.

Тупроқ заррачалари юзасида бундай қуюқлашган концентрациянинг юзага келишига асосан тупроқ намлигида эриган электролитлар сабаб бўлади. Лекин баъзи моддаларнинг ионлари тортилмайди, аксинча, тупроқ заррачалари томонидан итарилади. Бунга айрим анионларни ( $\text{Cl}^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) мисол қилиш мумкин. Уларни тупроқ заррачалари ўзлаштиролмайди.

*Физик-кимёвий ўзлаштириш қобилияти.* Ўсимликларнинг минерал озиқланиши учун катта аҳамиятга эга. Бунда элементларнинг бир қисми тупроқ заррачаларининг юзасига адсорбцияланган ва қолган қисми тупроқ эритмасининг таркибиде ионлар шаклида бўлади. Бу ионлар ўртасида доимий алмашинув жараёни содир бўлиб туради.

*Кимёвий ўзлаштириш қобилияти.* Тупроққа солинган кимёвий моддалар тупроқ эритмасидаги моддалар билан реакцияга киришиб, сувда эрмайдиган бирикмаларга айланади. Бундай бирикмаларни ўсимликлар ўзлаштиролмайди. Масалан, тупроққа калцийга бой бўлган фосфорли тузлар солинганда сувда эрмайдиган калций фосфат  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  ҳосил бўлади.

*Биологик ўзлаштириш қобилияти.* Бунда тупроқда яшовчи микроорганизмлар (бактериялар, замбуруғлар ва бошқалар) ўзларининг ҳаёт фаолияти жараёнида тупроқдаги минерал элементларни ўзлаштириб, ўз таналарида тўплайдилар. Ўсимликларнинг илдизлари орқали минерал моддаларнинг ютилиши ҳам биологик ўзлаштиришга киради.

Тупроқнинг минерал элементларни ўзлаштириш қобилияти, аynиқса, физик-кимёвий ва физик ютиш қобилияти ўсимликларнинг минерал озиқланиши учун катта аҳамиятга эга. Чунки тупроққа со-

линган калий, фосфор, азот ўғитлари ювилиб кетишдан сақланади. Тупроқ унумдорлиги ошади ва шу билан бир қаторда ўғитлар ўсимлик ўзлаштирадиган шаклда қолади. Буларни алмашинув адсорбцияси йўли билан ўсимликлар ўзлаштиради.

Ўсимликларнинг минерал озикланиш жараёнида тупроқ реакцияси ҳам катта аҳамиятга эга. Тупроқ эритмаси таркибидаги кислота ва асослар миқдори эритма реакциясини ҳосил қилади. Тупроқ эритмасининг реакцияси  $H^+$  ва  $OH^-$  ионларининг нисбатига асосан аниқланади. Тупроқ реакцияси рН билан, яъни эритмадаги водород ионлари концентрациясининг манфий логарифмини ўзида намоён қилувчи водород кўрсаткичи билан ифодаланади. Тупроқ реакцияси асосан уч гуруҳни ўз ичига олади: 1) нордон реакция - рН 7 дан кам; 2) нейтрал реакция - рН7; 3) ишқорий реакция - рН7,5 ва ундан ортиқ. Табиий шароитда бу реакциялар иқлим, она жинслар, тупроқнинг минерал ва органик таркиби, жойнинг рельефи ва бошқалар таъсирида шаклланади. Масалан, оҳақ етишмаса тупроқ нордон реакцияга эга бўлади (ботқоқликларда рН 3-4 га, подзол тупроқларда 5-6 ва ҳоказо).

Таркибида  $CaCo_3$  кўп тупроқлар асосан ишқорли реакцияга эга. Нордон тупроқларда, одатда, ўсимликлар озикланиши учун қулай моддалар – азот, фосфор, калий, олтингургурт, магний, калций, молибден ва бошқалар кам бўлади, нитрификация ва азотофиксация жараёнларида иштирок этувчи микроорганизмлар ҳам яхши ривожланолмайди. Натижада ўсимликларнинг озикланиш жараёни ҳам қийинлашади.

Кислоталарнинг нейтралловчи  $CaCO_3$  билан таъминланган тупроқлар нейтрал ёки кучсиз ишқорий реакцияга эга ( рН 7, 0-7, 5) бўлади. Тупроқнинг нейтрал реакцияси тупроқ микроорганизмлари учун қулай шароит ҳисобланади. Бундай тупроқлар ўсимликларнинг оптимал ўсиши ва ривожланиши учун жуда қулай. Тупроқда калций миқдорининг ортиши тупроқнинг ишқорийлигини кучайтиради.

Тупроқдаги минерал озика моддалар билан бир қаторда гумификация ва ўсимлик ҳамда ҳайвонлар қолдиғининг чала парчаланиш маҳсулотлари бўлган органик моддалар ҳам катта аҳамиятга эга. Тупроқ унумдорлигининг шаклланишида гумус катта рол ўйнайди. Унинг таркибида асосий озика моддалардан ташқари жуда кўп микроэлементлар мавжуд. Улар ўсимликларга ўтиб, ферментларнинг фаоллигини оширади ва бошқа физиологик жараёнларда иштирок этади.

Тупроқнинг органик қисмида биологик фаол моддалар: витаминлар  $B_6$  ва  $B_{12}$ , тиамин, рибофлавин, биотин, гетероауксин, гиббериллинлар ва бошқалар ҳам бўлади.

Умуман, тупроқда чиринди моддаларнинг кўп бўлиши минерал озикланиш учун қулай шароит яратади.

## 6.8. ЎСИМЛИКЛАР ОНТОГЕНЕЗИДА МИНЕРАЛ ОЗИҚЛАНИШ

Ўсимликлар онтогенезида минерал моддаларни ўзлаштириш уларнинг биологик хусусиятларига боғлиқ. Ўсимликларнинг кўпчилигида асосий элементлар гуллашгача бўлган даврда ўзлаштирилади. Баҳорги ғаллалар онтогенезининг дастлабки 1,5 ойи мобайнида азот, фосфор ва калийни энг фаол ўзлаштиради. Шу вақт ичида сули умумий калийнинг 70 фоизи ва калцийнинг 58 фоизини тўплайди. Магний эса онтогенезда бир текисда ўзлаштирилади. Нўхат ўсимликлари ҳам барча ҳаётий зарур элементларни онтогенезда бир текисда ўзлаштиради.

Айрим ўсимликлар минерал элементларнинг асосий қисмини онтогенезнинг иккинчи ярмида, яъни гуллаш, уруғ ҳосил бўлиш даврида қабул қилади.

Умуман, экинларни қисқа ва узоқ муддат давомида озиқланадиган иккита катта гуруҳга бўлиш мумкин. Ғўза узоқ муддат давомида озиқланадиган экинлар қаторига кирилади. У ердан чиқишидан тортиб то ўсув даврининг охиригача тупроқдан озиқ моддалар олиб туради. Лекин онтогенезида минерал моддаларнинг турларига бўлган талаб ҳам ўзгариб туради. Масалан, П.В.Протасовнинг кўрсатишича, ғўзанинг ердан чиқишидан тортиб то дастлабки чинбарг чиқадиган давригача бўлган вақтда фосфорни кўпроқ талаб қилиши аниқланган. Азотга бўлган талаб эса кечроқ, тахминан дастлабки чинбарг пайдо бўлганидан сўнг бошланади ва гуллаш фазасигача ошиб боради. Шунинг учун ҳам азотли ўғитларни гуллаш ва ҳосил тугишнинг бошланишигача солиб бўлиш тавсия қилинади. Ғўзани азот билан кеч озиқлантириш эса ўсувчи органларнинг фаоллашишига олиб келади. Бу эса ҳосилнинг кеч етилиши, оз бўлишига сабаб бўлади.

## 6.9. ЎҒИТЛАШНИНГ ФИЗИОЛОГИК АСОСЛАРИ

Ўсимликларни озиқ моддалар билан таъминлаш воситаси бўлган ўғитлар экинлар ҳосилдорлигини оширишнинг энг муҳим омилларидан биридир. Ҳозирги вақтда қишлоқ хўжалик экинларида ўғитларни қўллаш ҳисобига ҳосилдорликни бир неча баравар ошириш мумкинлиги тажрибадан маълум. Чунки экинлар ҳар йили ўзининг ҳосили ҳисобига тупроқдан анча энг зарур минерал элементларни олиб кетади. Шу сабабдан айрим озиқа элементларининг миқдори камая боради. Тупроқдан ҳар йили олиб чиқилган моддаларнинг миқдори ўсимлик турларига, ҳосилнинг миқдорига, табиий иқлим шароитларига боғлиқ бўлади. Сабзавотлар, картошка, кўп йиллик ўтсимон ўсимликлар озиқа элементларини ғаллаларга нисбатан кўпроқ олиб чиқади. Масалан, бир тонна ҳосил билан ғаллалар 10 кг, картошка ва лавлаги 30-40 кг ва қарам 60 кг

кальцийни тупроқдан олиб чиқади. Бу жараён йилдан-йилга такрорлана-верса, тупроқ унумдорлиги кескин камаяди. Уни юқори даражада сақлаш ва экинлардан мумкин қадар қўп ҳосил олиш учун тупроққа ўғит солиш тавсия этилади. Унумдорликни пасайтирмасдан доимий юқори ҳосил олиш учун қишлоқ хўжалигини ялпи кимёлаштириш тавсия этилади. Бунинг учун ўғитлаш тизимини ишлаб чиқиш катта аҳамиятга эга. Ўғитлаш тизими – бу алмашлаб экишни, тупроқ унумдорлигини, иқлимни, ўсимликларнинг биологик хусусиятларини, навларини, ўғитларнинг таркиби ва хусусиятларини ҳисобга олган ҳолда ишлаб чиқилган ўғитлаш дастуридир.

Ўғитлардан унумли фойдаланиш учун энг аввал ўсимликлар онтогенезида минерал озиқа элементларга бўлган талабни ҳам ҳисобга олиш муҳим. Ўсимлик ўз ривожланишининг энг олдинги босқичида асосан уруғда бўлган минерал моддалар захирасини ўзлаштиради ва шунинг учун ҳам қўшимча талаб кам бўлади. Лекин ўсимлик умумий массасининг ортиб бориши билан озиқа моддаларга бўлган талаб ҳам ортиб боради. Қўпчилик ўсимликларнинг гуллаш ва мева тугиш даврида минерал элементларга бўлган талаб ҳам энг юқори даражада бўлади. Донларнинг етилган ёки меваларнинг пиша бошлаган даврларига келиб бу талаб кескин камаяди.

Ёрни экиш олдидан тўла ўғитлаш унчалик мақсадга мувофиқ эмас, чунки ўғитдан фойдаланиш коэффиценти жуда паст бўлади. Ўсимлик ерга солинган ўғитнинг 1/3 ёки 1/2 қисмини ўзлаштиради, холос. Қолган қисми тупроқда қолиб, сувда эримайдиган минералларга айланади ёки ювилиб кетади, айниқса, тез эрийдиган азот ўғитлари. Шунинг учун ҳам ўғитларни экиш олдидан ва ўсимликнинг вегетацияси давомида уларнинг талабига мувофиқ тупроққа солиб, ҳосилдорликни режали равишда ошириш мумкин.

Айрим ҳолларда қўшимча усул сифатида экинларни баргларида озиқлантириш ҳам қўлланилади. Бунда ўғитларнинг паст концентрацияли эритмаси тайёрланиб, ўсиб турган ўсимликларга самолёт ёки тракторлар ёрдамида пуркалади. Натижада ўғит тупроққа эмас, асосан ўсимлик баргларига тушади ва барглари уни ўзлаштириб, ўсимликнинг бошқа органларига ўтказилади. Бундай усулнинг қулайлиги шундаки, ўғитлар кам сарф этилади, шунинг учун ҳам кам солиниши зарур бўлган микроэлементлар учун алоҳида аҳамиятга эгадир. Бундан ташқари бу усул билан ўсимликларни қўшимча озиқлантириш, айниқса, илдиз тизимининг фаоллиги пасайган вақтларда (тупроқ ҳароратининг пастлиги, илдизларнинг касалланиши ва бошқа қисқа муддатли фаолликнинг пасайиши) муҳим.

Ўсимликларни баргларида озиқлантиришни зараркунандаларга ва касалликларга қарши кураш билан бирга олиб бориш мумкин. Умуман, юқори ҳосил олишда ялпи кимёлаштиришнинг аҳамияти катта.

Барча ўғитлар минерал ва органик турларга бўлинади. Минерал ўғитларга: азотли, фосфорли, калийли ва микроўғитлар; органик ўғитларга: гўнгллар, ҳайвон қолдиқлари, торф ва бошқалар киради. Ўғитлар оддий ва мураккаб бўлиши мумкин. Таркибида ўсимликларнинг озикланиши учун зарур битта элемент бўлган ўғит оддий ўғит дейилади. Масалан, азотли, фосфорли, калийли ва бошқа ўғитлар. Таркибида иккита ва ундан кўп озика элементи бўлган ўғитлар мураккаб ёки комплекс ўғитлар дейилади. Масалан, калий натрий тузи  $\text{KNO}_3$ , аммофос  $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$  ва бошқалар.

Ўғит сифатида ишлатиладиган тузлар тупроқ эритмасидаги реакция хусусиятлари асосида уч гуруҳга бўлинади: 1) физиологик нордон; 2) физиологик ишқорий; 3) физиологик нейтрал.

Ҳар хил тузлар, уларнинг анион ва катионлари ўсимликларга бир хил тезликда сўрилмайди. Айрим тузларнинг катионлари, бошқа тузларнинг эса анионлари тез сўрилиши натижасида қолган ион эритмада тўпланadi ва маълум реакцияни ҳосил қилишга сабаб бўлади. Масалан, аммоний сульфат  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  тузининг катиони  $(\text{NH}_4^+)$  тез ўзлаштирилади, аниони эса  $(\text{SO}_4^-)$  тупроқда тўпланиб, эритма реакциясини кислоталик томонга ўзгартиради. Шунинг учун ҳам бундай тузлар физиологик нордон тузлар дейилади. Натрий  $\text{NaNO}_3$  тузининг аниони  $(\text{NO}_3^-)$  тез ўзлаштирилади, катиони  $(\text{Na}^+)$  эса тупроқда тўпланиб, эритманинг реакциясини ишқорий томонга ўзгартиради. Шунинг учун ҳам бундай тузларга физиологик ишқорий тузлар дейилади. Аммоний  $-\text{NH}_4\text{NO}_3$  тузининг катиони  $(\text{NH}_4^+)$  ва аниони  $\text{NO}_3^-$  деярли бир хил ўзлаштирилади. Бундай тузлар физиологик нейтрал тузлар дейилади.

Ўғитларнинг самарадорлигини ошириш мақсадида тузларнинг реакцияларини ва тупроқнинг рН даражасини, экинларнинг рН даражасига муносабатларини ҳисобга олиш катта аҳамиятга эга бўлади.

**АЗОТЛИ ЎҒИТЛАР.** Барча азотли ўғитлар тўртта гуруҳга бўлинади: 1) нитратли; 2) аммонийли; 3) аммонийли-нитратли; 4) мочевина.

*Нитратли ўғитлар* таркибида азот нитрат аниони  $(\text{NO}_3^-)$  шаклида бўлади. Энг муҳим тузлари —  $\text{NaNO}_3$ ,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  физиологик ишқорий реакцияга, нордон тупроқларда юқори самарадорликка эга. Нитрат шаклдаги азотли ўғитлар тупроқ қатлами бўйлаб тез тарқалади.

Шунинг учун ҳам кўп ишлатиладиган селитра аммоний нитрат ўғитини кузги шудгор қилишда тупроққа солиш тавсия қилинади. Чунки тез ювилиб кетади. Кузги шудгорлашда солиш учун азотнинг сувда секин эрийдиган калций цианамид каби шаклларида фойдаланиш мумкин. Азот ўғитларидан фойдаланишда уларнинг исроф бўлишини ҳам ҳисобга олиш, айниқса, муҳимдир. Азотнинг тез эрийдиган нитрат тузлари самарадорлиги экинларнинг вегетация даврида ишлатилганда юқори даражага эга бўлади.

*Аммоний ва аммиак ўғитлари* таркибида азот асосан катион ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NH}_3^+$ , шаклида бўлади. Энг муҳим ўғитлари аммоний сульфат ( $\text{NH}_4$ ) $_2$   $\text{SO}_4$  суюқ, сувсиз аммиак (таркибида 82,2 фоиз азоти бор) ва аммиакли сув ( $\text{NH}_4\text{OH}$  аммиакнинг 25 фоиз сувли эритмаси). Булар физиологик нордон реакцияли бўлганликлари учун кам ишқорий реакцияга, тупроқларда юқори самарадорликка эга. Агар нордон тупроқларга солиш зарур бўлса, у ҳолда қўшимча оҳаклаш ҳам талаб этилади.

*Аммонийли-нитратли ўғитлар* таркибида ўсимликлар катионини ва анионини ҳам ўзлаштириши мумкин. Бунинг асосий вакили аммиакли селитра —  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  бўлиб, таркибида 34 фоиз азот бўлади. Бу ўғит нейтрал ёки кам ишқорий реакцияга эга тупроқларда яхши натижа беради. Ўзбекистон шароитида азотли ўғитлардан энг кўп ишлатиладигани аммоний селитрадир ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ). Лекин бу ўғитни ҳам шудгорлашдан олдин солиш тавсия этилмайди. Чунки жуда тез эрийди.

*Мочевина* (карбамид)  $\text{CO}$  ( $\text{NH}_2$ ) $_2$  таркибида 46 фоизи яқин азот бўлади, паст ишқорий реакцияга эга.

Азотли ўғитлар тупроқда ўз таъсирини узоқ сақламайди ва кўп тўпланмайди. Чунки улар тез эрувчан бўлганлиги учун тупроқнинг чуқур қатламларига тушади ёки ювилиб кетади. Бундан ташқари уларнинг маълум миқдори денитрификацияга учрайди, яъни тупроқ микроорганизмлари томонидан молекуляр азотга айланиб, ҳавога учиб кетади. Шунинг учун ҳам уларга нитрификация ингибиторларини қўшганда азот ўғитларининг самарадорлиги ошади.

**ФОСФОРЛИ ЎҒИТЛАР.** Фосфор ўғитлари уч гуруҳга бўлинади:

1) эрийдиган; 2) сувда эримайдиган, кучсиз кислоталарда эрийдиган; 3) сувда эримайдиган ва кучсиз кислоталарда ҳам ёмон эрийдиган.

Фосфор ўғитларининг энг кўп ишлатиладиган гуруҳи эрийдиган оддий  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$  ва қўш  $\text{Ca}_2(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$  суперфосфатлар бўлиб ҳисобланади. Суперфосфат таркибидаги фосфор ҳаракатчанлиги кам тупроқларда тўпланади. Шунинг учун ҳам уларнинг таъсир кучи 2-3 йилгача давом этиши мумкин. Оддий суперфосфатнинг таркибида ўзлаштириладиган фосфор кам бўлиб, одатда 14 фоиздан ошмайди. Апатитлардан олинадиган суперфосфат таркибида ўсимлик ўзлаштира оладиган фосфор 18-20 фоиз бўлади. Қўшсуперфосфатларнинг таркибида 30 фоиздан кўпроқ соф фосфор бўлади. Ҳозирги вақтда қўшсуперфосфатнинг хусусиятларини яхшилаш мақсадида донатор ёки аммиаклаштирилган қилиб тайёрланади. Чунки суперфосфатнинг бу шакли юқори самарадорликка эга. Фосфор билан аммиак қўшилиб аммофос ҳосил қилади. Аммофос мураккаб ўғит ҳисобланади. Чунки унинг таркибида фосфор (48-60 фоиз), азот (11 фоиз) бўлади.

Фосфорнинг сувда эримайдиган, кучсиз кислоталарда эрийдиган гуруҳига преципитат (фосфор кислотасининг қўш калцийли тузи) ва бошқалар киради. Буларнинг таркибида ҳам ўсимликлар яхши ўзлаштиради-



ган фосфор бор. Преципитат таркибида ўсимлик ўзлаштирадиган фосфор 25-38 фоиз бўлади.

Фосфорнинг сувда эрмайдиган ва кучсиз кислоталарда ёмон эрийдиган ўғитларига фосфорит ва суяк уни киради.

Фосфор ўғитларининг самарадорлиги жуда кўп омилларга, жумладан, тупроқлардаги фосфорнинг миқдори, бошқа озика моддаларнинг нисбати ва ҳоказоларга боғлиқ бўлади. Тупроқда фосфор кўпайиб кетганда эса фосфорли ўғитларнинг самарадорлиги камаяди.

**КАЛИЙЛИ ЎҒИТЛАР.** Ўсимликлар тупроқ таркибидаги калийни бошқа кул элементларига нисбатан анча яхшироқ ўзлаштиради. Шунинг учун ҳам калийли ўғитларнинг аҳамияти катта. Калий ўғити сифатида асосан калий (КС1) қўлланилади. Унинг таркибида 52 фоиз соф калий бўлиб, сувда яхши эриydi. Бу туз ҳамма тупроқларда ва барча ўсимлик турлари учун ишлатилиши мумкин. Калий ўғити сифатида фойдаланиладиган тузлардан калий сульфат ( $K_2SO_4$ ) таркибида 48-52 фоиз соф модда ( $K_2O$ ) бўлиб, сувда яхши эриydi. Калий нитрат ( $KNO_3$ ) таркибида соф модда ( $K_2O$ ) 45-46 фоиз ва 13 фоиз азот бўлади. Сувда яхши эриydi.

Калий ўғитларининг ҳаммаси физиологик нордон тузлар ҳисобланади. Шунинг учун ҳам бу тузлар нордон тупроқларда ишлатилганда қўшимча оҳаклаш самарадорликни оширади. Калий ўғитлари азот ва фосфор ўғитлари билан биргаликда ишлатилганда самарадорлиги юқори бўлади.

**МИКРОЎҒИТЛАР.** Ўсимликларга ўсиш ва ривожланиш учун ўзлаштириладиган асосий элементлардан (NPK) ташқари жуда оз талаб қилинадиган микроўғитлар ҳам керак. Ҳозирги вақтда ўсимликларнинг бор, марганец, мис, рух ва молибден каби элементларга талаби анча яхши ўрганилган. Ўсимликлар таркибида бу элементлар етарли бўлганда ўсиш ва ривожланиш фаоллашади, касалликларга ва ташқи шароитнинг ноқулай омиллари таъсирига чидамлилиги ортади. Шунинг учун ҳам тупроқда бу элементлар етмаганда, уларнинг ўғитларидан фойдаланиш умумий самарадорликни оширади. Ўғит сифатида бу элементларнинг сувда яхши эрийдиган тузларидан ёки таркибида ўзлаштириладиган микроэлемент бўлган чиқиндиларидан фойдаланиш мумкин. Кўп мамлакатларда бу элементлар асосий ўғитларга қўшиб ишлатилади.

Микроўғитлардан фойдаланишнинг асосан учта усули кенг қўлланилади:

- 1) тупроққа солиш;
- 2) суюлтирилган эритмасини ўсимликларга пуркаш;
- 3) уруғларни экишдан олдин микроўғит билан таъминлаш.

Биринчиси асосий йўл бўлиб, бу айрим элементлар тупроқ таркибида кам бўлганда кенг қўлланилади. Солинадиган ўғитнинг миқдори микроэлемент турига, тупроқдаги миқдорига, ўсимлик турига ва бошқаларга боғлиқ. Масалан, бор ўғити сифатида  $H_3BO_3$  кислотадан 0,5-2 кг/га, марганец ўғити сифати  $MnSO_4$  тузидан 10-18 кг/га, рух ўғити сифатида

ZnSO<sub>4</sub> тузидан 5-10 кг/га тупроққа солинганда ҳосилдорлик сезиларли даражада ошганлиги аниқланган.

Микроэлементларнинг суюлтирилган эритмаларини ўсимликларга пуркаш қўшимча усуллар қаторига киради ва баъзи бир қулайликларга эга: микроўғитлар анча кам сарфланади, энг зарур вақтларда ишлатилади, тез ўзлаштирилади ҳамда экологик тоза ҳисобланади. Масалан, гўзанинг гуллаш фазасида бор кислотасининг (H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>) 0,01-0,02 фоиз ва рух сульфат (ZnSO<sub>4</sub>) тузининг 0,02-0,05 фоизли эритмалари билан пуркалганда гулларнинг чанглиниш жараёни фаоллашади, ўсимликларнинг сувсизликка ва иссиқликка чидамлилиги ортади.

Уруғни экишдан олдин микроўғитлар билан таъминлаш ҳам қўшимча усуллар қаторига киради. Бу усул айниқса, ивителиб экиладиган уруғлар учун қулай. Масалан, чигит тоза сув ўрнига мис сульфат (CuSO<sub>4</sub>) тузининг 0,001-0,005 фоиз эритмасида ивителиб экилганда, чигитларнинг униш кучи ортиши ва ёш ниқолларнинг баҳорги ҳароратнинг қисқа муддатли пасайишига чидамли бўлиши аниқланган.

**БАКТЕРИАЛ ЎҒИТЛАР.** Бу ўғитлар тупроқнинг биологик фаоллигини сақлашга мўлжалланган бўлиб, асосини қуйидаги микроорганизмлар ташкил этади:

- 1) фосфобактерин;
- 2) азотоген;
- 3) нитрагин ва бошқалар.

**Фосфобактерин** — тупроқдаги органик фосфор бирикмаларини парчаловчи бактериялар препарати. Бу микроорганизмлар органик бирикмаларни парчалаб, улардан фосфор кислота ажратади ва тупроқда ўсимликлар ўзлаштириши мумкин бўлган фосфорнинг миқдорини кўпайтиради. Бу препарат заводларда микроорганизмларни кўпайтириб тайёрланади. Сифатли тайёрланган препаратнинг ҳар граммада камида 200 млн. яшашга қобилиятли бактериялар бўлади. Бир гектар экин майдонига 250 г препарат солинади. Уни ишлатиш учун сувга аралаштириб, экишдан олдин уруғларга пуркалади. Бу препарат физиологик нейтрал ёки кам ишқорий реакцияга эга ва чиринди моддалари кўп тупроқларда яхши натижа беради.

**Азотоген ёки азотобактерин** — азотобактериндан тайёрланган препаратдир. Азотобактерин бактериал ўғит заводларида тайёрланади. Уни ишлатиш учун экишга мўлжалланган уруғлар соя ва тоза ерга тўкилади. Бир килограмм уруғ 1 стакан сув ҳисобида намланади ва препарат билан аралаштирилади. Шу усул билан тайёрланган уруғ экилади. Бу бактериялар фаолияти натижасида молекуляр азотнинг фиксацияланиши ва натижада тупроқда ўзлаштирилиши мумкин бўлган азотнинг кўпайиши содир бўлади. Бир гектар ерда 50-60 кг азот тўпланади.

*Нитрагин* — туганак бактериялар препаратидир. Бу бактериялар молекуляр азотни фиксациялашда иштирок этади. У ҳам сунъий озикда бактерияларни кўпайтириш йўли билан тайёрланади. Препаратнинг бир граммида 100 млн. гача бактерия бўлади. Препарат уруғларга аралаштириб экилади. Нейтрал реакцияга эга бўлган тупроқларда яхши натижа беради. Бир гектар ерда бир йил давомида 300-500 кг гача азот тўплаши мумкин.

**МАҲАЛЛИЙ ЎҒИТЛАР.** Маҳаллий ўғитлар ичида гўнг асосий ўринни эгаллайди. Унинг таркибида ўсимлик учун зарур ҳисобланган азот, фосфор, калий, калций, олтингурут, магний ва барча микроэлементлар ҳам бор.

Гўнг экинларга озиқ бўлишидан ташқари, ундаги органик моддалар тупроқ тузилмасини яхшилаб, унумдорлигини оширади. Гўнг солинган ерларда тупроқнинг говаклиги ошади, сув ўтказувчанлиги яхшиланади, намни узоқ сақлаб туради. Таркибида органик моддалари кам, оғир тупроқли ерларда унинг ҳажмини оширишда, сув ва ҳаво режими ҳамда микробиологик жараёнларни яхшилашда гўнгнинг роли айниқса катта. Механик таркиби енгил тупроқларда эса унинг қовушқоқлик хусусияти яхшиланади (Э.Т. Шайхов ва бошқалар, 1990).

Гўнг ерга солинган минерал ўғитларнинг самарадорлигини оширишда ҳам муҳим омил ҳисобланади. Шунинг учун минерал ўғитларни органик ўғитлар билан аралаштириб солиш тавсия қилинади. Айниқса, у тупроқда секин эрийдиган фосфорли ўғитларнинг эрувчанлигини кучайтириб, ўсимлик осон ўзлаштирадиган ҳолга келтиради.

Гўнг ерларни кузги шудгорлаш олдидан махсус машиналарда сочилади. Бунда ҳар гектар ерга ўрта ҳисобда 20-25 т дан солиш тавсия қилинади.

Парранда ахлати, ипак қурти чиқиндиси ва гўмбақлари энг кучли ўғитлардан ҳисоблангани учун гўзанинг ўсиш даврида минерал ўғитлар билан аралаштириб бериш тавсия қилинади.

**КЎКАТ ЎҒИТЛАР.** Бир ерда сурункасига бир неча йилгача бир хил ўсимлик ўстиравириш натижасида тупроқда чиринди моддалар камайиб кетиб, унинг физик хусусиятлари ёмонлашади ва бу ўсимлик ҳосилининг камайишига сабаб бўлади. Масалан, бедапоядан чиққан ерларда 4-5 йилдан кейин пахта ҳосили кескин камая боради. Бундай ҳолларда тупроқ унумдорлигини ошириш мақсадида органик ва минерал ўғитлар меъерини ошириш билан бир қаторда, кўкат ўғитлардан фойдаланиш энг яхши самара беради. Кўкат ўғитлар тупроқни чириндига бойитади, унинг физик хусусиятларини яхшилайди.

Кўкат ўғит сифатида кўк нўхат, нўхат, бурчоқ, мош, қизилча, себарга, шабдар (эрон бедаси) каби дуккакли экинлар, шунингдек, кузги жавдар, рапс, горчица (хантал), перко кабилар экилади.

Бу экинлар кузда ва эрта кўкламда озиқлантирилса, кўп миқдорда кўкат масса тўплайди. Айниқса, дуккакли бўлмаган экинлар етарли миқ-

дорда озиқлантирилиши шарт. Ўзбекистон шароитида кўкат ўғит учун экилган экинларни апрелнинг бошларида ҳайдаб, тупроққа аралаштирилиб юборилади ва ер бироз тингандан сўнг чигит экилади. Кўкат ўғит учун экилган экинларни кўкламда молларга едириб, кейин анғизини ҳайдаш мумкин, шундай қилинганда ҳам тупроқда тўпланган органик моддалар ғўзанинг ўсишига, ривожланишига ва пахта ҳосилига ижобий таъсир этади (Э.Т.Шайхов ва бошқалар, 1990).

## 6.10. ЎҒИТЛАШ УСУЛЛАРИ ВА МУДДАТЛАРИ

Ўғитлаш муддатини ва усулларини белгилашда ўғитларнинг хусусиятлари, тупроқда ўзгариши, ўсимликнинг озиқ элементларга бўлган талаби, илдиз тизимининг озиқани ўзлаштириш имкониятлари ва бошқалар ҳисобга олинади.

Ўғитлаш меъёри, одатда олинадиган ҳосилга қараб белгиланади. Масалан, 1 т пахта етиштириш учун 30-80 кг азот, 10-20 кг фосфор ва 40-70 кг калий сарф бўлади. Ўғитларни экишдан олдин, экиш вақтида ва ўсимликларнинг ўсиш даврида солиш муҳим аҳамиятга эга.

*Ўғитни ер ҳайдашда солиш.* Ерни кузги ёки баҳорги шудгор қилишда умумий ўғитнинг тахминан 2/3, 3/4 қисми тупроқ устига сепилиб, ҳайдаш билан кўмилади. Бу усул билан асосан органик, фосфорли, қисман азотли ва калийли ўғитлар солинади. Нордон реакцияга эга бўлган тупроқларга оҳак ҳам солинади.

*Ўғитни экиш билан бирга солиш.* Ўғитларни экиш билан бир қаторда ўғит ҳам солинади. Экиш пайтида ерга ўғит солишдан мақсад ёш ниҳолларнинг минерал элементлар билан озиқлантиришдан иборат. Чунки ерни ҳайдаш олдидан солинган ўғитлар тупроқнинг чуқур қатламига тушганлиги сабабли ёш ўсимлик ундан фойдалана олмайди. Бу муддатда асосан яхши эрийдиган ва осон ўзлаштириладиган ўғитлардан оз миқдорда фойдаланилади. Ғўзалар билан ўтказилган тажрибаларнинг кўрсатишича, ўғитни ўғитлагич ўрнатилган махсус сеялкада тупроқ бетидан 12-15 см чуқурликка ва чигит тушган жойдан 5-7 см четга солиш яхши натижа беради. Чигит экиш билан бир пайтда гектарига 10-20 кг фосфор, 5-10 кг азот солиш йўли билан ҳар гектардан 3,5-4 центнердан кўшимча пахта олиш мумкин.

Ўсимликларни ўсиш даврида ўғитлаш ўсиш ва ривожланишнинг энг муҳим фазаларида минерал озиқланишни кучайтириш мақсадида ўтказилади. Бу фазаларда озиқ моддаларнинг ўсимликка мумкин қадар тезроқ ўтиб, тўла ўзлаштирилиши муҳим аҳамиятга эга. Ёш ўсимликнинг илдизлари унча яхши ривожланмаган, лекин юқори концентрацияли озиқ моддаларга муҳтож бўлади, шунинг учун ҳам кўшимча ўғитланиб турилса яхши ривожланади.

Кузги ғаллаларни эрта баҳорда азот билан озиқлантириш донлардаги оқсил миқдорини 0,5-1 фоизга кўпайтиради. Бундай далаларда фос-

фор ва калий ўғитларини ҳар 2-3 йилда бир марта 2-3 меъёрни бирданига солиш мумкин. Лекин пахтачиликда бундай қилиб бўлмайди. Тажрибаларга суянган ҳолда кўриш мумкинки, ғўза униши фазаларида элементларга бўлган талабни ҳисобга олиб ўғитлаш юқори самарадорликка сабаб бўлади.

Ўғитлар ўсимликнинг талабидан ошиқча солинса, ҳосилдорлик кўпаймайди, аксинча камайиши ва ҳатто сифати ҳам пасайиши мумкин. Шунинг учун ҳам сабзавотлар таркибида нитратларнинг миқдори қуйидаги меъёрдан ошмаслигига эътибор берилади : картошкада хўл оғирлик ҳисобига 86 мг/кг, карам, бодринг ва помидорда — 150 мг/кг.

Умуман, минерал ўғитлар ўсимликлар ҳосилдорлигини оширишнинг ва ҳосил сифатини белгилашнинг муҳим омилларидан биридир. Ҳисобларга кўра, умумий ҳосилнинг 50 фоизи ўғитлар ҳисобига таъминланади. Лекин улардан нотўғри фойдаланиш (талабдан ошиқча, нотўғри қўллаш ва бошқалар) тупроқ унумдорлигини пасайтириши, ўсимликларнинг қуриб қолиши ва табиатнинг ифлосланишига сабаб бўлиши мумкин.

## **VII БОБ**

### **ЎСИМЛИКЛАРДА МОДДАЛАР ТРАНСПОРТИ**

Ўсимликлар танасида содир бўлаётган ҳаётий жараёнларнинг энг муҳим кўрсаткичларидан бири моддаларнинг ҳаракатидир (транспорт). Айрим органларда ҳосил бўлган ёки шимиб олинган бирикмаларнинг бошқа органларга силжиши, ўтиши ва тақсимланиши натижасида барча физиологик жараёнларнинг ўзаро бирлиги таъминланади. Бундай транспорт ўз навбатида ўсимликларнинг ўсиши, ривожланиши ва ҳосилдорлик даражасини тавсифлайди.

Ўсимликларда моддалар транспорти асосан икки йўналишда содир бўлади: пастдан юқорига ва юқоридан пастга йўналадиган оқимлар мавжуд. Ўсимликлар илдизи орқали қабул қилган сув ва унда эриган минерал моддаларнинг пастдан юқорига қараб ҳаракати танадаги ксилема найлари бўйлаб содир бўлади (2.2. - ва 5.5. - бўлимларга қаранг). Баргларда фотосинтез жараёнида ҳосил бўлган органик моддалар флоэма найлари бўйлаб пастга йўналади (66-чизма).

Оқим йўналишлари икки хил: яқин ва узоқ масофали хусусиятга эга. Яқин масофали транспорт ҳужайра ва тўқималарда бўлиб, асосан уч йўл орқали амалга ошади. Симпласт оқим цитоплазма ва плазмодесмалар воситасида ҳаракатланади. Апопласт оқим ҳужайраларининг девори орқали ҳаракатланади ва учинчи йўл — вакуолалар тизими орқали амалга ошади. Яқин масофали транспорт жуда қисқа, ҳатто миллиметрлар билан ўлчаниб, моддаларнинг барг мезофилидаги, илдиз ва поядаги радиал транспортини ўз ичига олади. Узоқ масофали оқим ксилема ва флоэма найлари орқали содир бўлади. Одатда бу найлар ўсимлик танасидаги ҳамма қисмларни туташтиради, натижада органик моддалар бир неча ўнлаб сантиметрдан то ўнлаб метрларгача ҳаракат қилади (айниқса, дарахтларда).

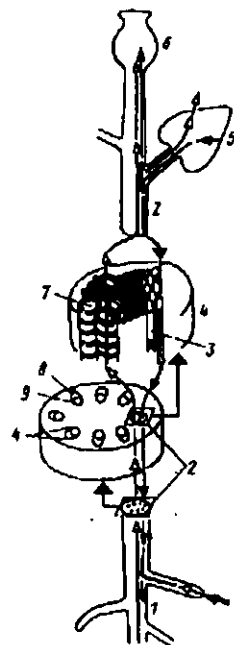
Яқин ва узоқ масофали транспортларда вақт, энергия сарфланади. А.Л.Курсановнинг (1976) кўрсатишича, органик моддаларнинг ҳаракатланиши бир неча босқичлардан ташкил топган. Дастлабки босқичда хлоропластларда фотосинтез жараёнида ҳосил бўлган органик моддалар — содда бирикмалар фосфоглицерин кислотаси (ФГК), фосфоглицерин алдегиди (ФГА), фосфодиоксиацетони (ФДА) ёки сувда эрийдиган шакллар хлоропласт мембранаси орқали цитоплазмага ўтади. Содда органик бирикмаларнинг хлоропластлардан цитоплазмага ўтиши ҳужайра ичидаги йўл бўлиб, яқин масофали ҳаракатдир (67-чизма).

Иккинчи босқичда цитоплазмага ўтган содда углеводлардан фруктоза-дифосфат ва фруктозафосфат-глюкоза-фосфат ҳосил бўлади. Бу моддаларнинг бир қисми ҳужайра метаболизми ( нафас олиш ва бошқа жараёнлар) учун сарфланади. Қолган асосий қисми сувда яхши эрийдиган глюкозагача ўзгаради ва ёнма-ён жойлашган ҳужайраларга симпласт, апопласт оқимлар орқали ўтади. Бу оқимлар оралиқ ҳужайраларгача етиб боради. Оралиқ ҳужайралар мезофилл ҳужайралари билан элаксимон ҳужайралар ўртасида жойлашган.

Учинчи босқичда оралиқ ҳужайралар органик моддаларни қабул қилиб, уларни флоэма найларига ўтказишади. Бу жараёнда оралиқ ҳужайралар насос функциясини бажаради ва АТФ молекуласининг энергияси сарфланади.

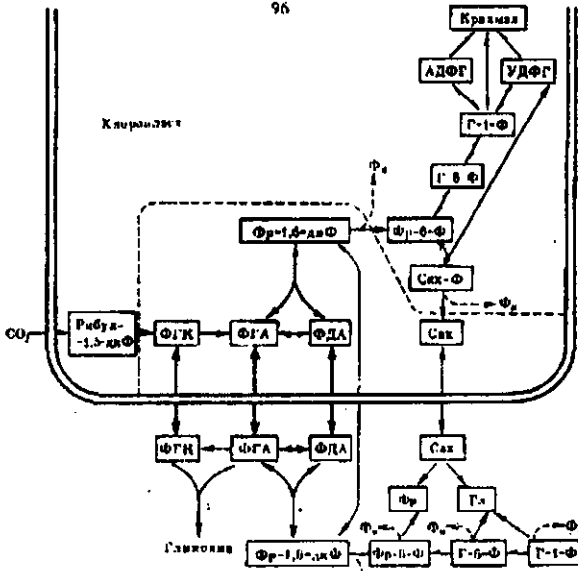
Якуний босқичда (тўртинчи босқич) флоэма элементларига ўтган органик моддалар узоқ масофага транспорт воситасида ўсимликнинг ҳамма тирик тўқималари ва органларига йўналади. Элаксимон найларнинг атрофида жойлашган, оралиқ ҳужайраларгача глюкоза ҳолатида етиб келган моддалар сахарозага ўзгаради. Элаксимон найларда органик моддалар асосан сахароза ҳолатида ҳаракат қилади. Ассимилятор талаб қилинадиган ёки захира сифатида тўпланадиган жойларга етиб келгандан кейин элаксимон найлардан чиқиб яна глюкоза кўринишида, симпласт йўли билан маълум жойларга етказилади.

Ўсимликнинг фаол ўсувчи тўқима ва органлари барглр, илдиз ва пояларнинг меристема тўқималари, ёш генератив органлар органик моддаларни фаол равишда ўзига тортади. Бу органлар захирадаги ва вояга етган, ўсишдан тўхтаган барглрдан ҳам ассимиляторларни сўриб олади. Моддаларнинг ҳаракатланиш тезлиги ҳарорат, сув режими, минерал озикланиш, фотосинтез, нафас олиш ва бошқаларга боғлиқ ҳолда ўзгаради. Ҳароратнинг пасайиши, тўқималарда сув тақчиллигининг рўёбга келиши, нафас олиш жадаллигининг (кислород етмаслик, захарли моддалар таъсирида) пасайиши натижасида энергиянинг камайиши, фотосинтез жадаллигининг пастлиги натижасида органик моддаларнинг кам ҳосил бўлиши кабиларнинг таъсиридан органик моддаларнинг ҳаракатла-



66-чизма. Моддаларнинг пастдан юқорига (рангсиз стрелкалар) ва юқоридан пастга (қора стрелкалар) ҳаракати шаклий равишда тасвирланган:

- 1—илдиз; 2—поя; 3—элаксимон найлар; 4—ўтказувчи бойлам; 5—барг; 6—мева; 7—най; 8—флоэма; 9—ксилема.



67-чизма. Углеводларнинг хлоропластларда ҳосил бўлиши ва ҳужайра цитоплазмасига чиқиши (Курсанов, 1973): Рибул-1,5-диф-рибулозо-1,5 дифосфат; ФГК-фотоглицерин кислотаси; ФГА-фосфоглицерин алдегиди; ФДА-фосфодиоксиацетон; АДФГ-аденозиндифосфатглюкоза; УДФГ-уридиндифосфатглюкоза; Г-1-Ф-глюкозо-1-фосфат; Г-6-Ф-глюкозо-6-фосфат; Фр-1,6-диф-фруктозо-1,6-дифосфат; Фр-6-Ф-фруктозо-6-фосфат; Фр-1,6-диф-фруктозо-1,6-дифосфат; Сах-Ф-сахарозафосфат; Сах-сахароза; Фр-фруктоза; Гл-глюкоза; Фи-анорганик фосфор.

ниши ҳам сушлашади. Ўз навбатида, ўсимлик функцияларининг интеграциясида ва физиологик жараёнларнинг фаоллигини белгилашда моддалар транспортининг ҳам роли катта.

А.Л.Курсанов (1976) ўз шогирдлари билан аниқлашича, органик моддалар вояга етган барглардан ёш баргларга ўтади. Генератив органларнинг (гул ва мева) ҳосил бўлиш даврида уларга яқин жойлашган барглар органик моддаларни генератив органларни таъминлашга йўналтиради. Айниқса, физиологик фаол (ўстирув) моддалари кўп бўлган генератив органлар органик моддаларни кўпроқ ўзига торгади ва яхшироқ ривожланади. Органик моддалар етишмай қолган органларнинг ривожланиши сушлашади, айниқса, ёш генератив органлар (ғунча ва гуллар) кўпроқ тўкилади. Ўсимликларда содир бўладиган бу жараёнларни ўрганиш ва уларнинг олдини олиш тадбирларини ишлаб чиқиш ва амалиётга жорий этиш билан ҳосилдорликни кескин ошириш мумкин.



## VIII БОБ

### ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЎСИШИ ВА РИВОЖЛАНИШИ

Ўсимликлар онтогенезини тавсифловчи энг муҳим жараёнлар ўсиш ва ривожланишдир. Улар ўсимлик танасидаги барча ҳаётий реакцияларнинг натижаси ҳисобланади, бу жараёнлар бир-бирига узвий боғлиқ бўлиб, фақат ўсиш асосида ривожланиш ва ривожланиш асосида ўсиш тавсифланади. Натижада иккаласи ўсимликнинг ҳаётий циклини белгилайди. Бироқ айни вақтда ўсиш ва ривожланиш бир-биридан фарқ ҳам қилади.

Ўсиш – бу ўсимликлар бўйи ва эни тобора ортиб, умумий массанинг ошишидир. Бундай ўсиш орқасига қайтмайди. Чунки янгидан-янги ҳужайралар, тўқималар ва органлар вужудга келиб, протоплазма ва ундаги органоидлар (хлоропластлар, митохондриялар ва бошқалар) тўхтовсиз шаклланиб туради.

Ривожланиш – ўсимликнинг ҳаётий циклини (онтогенезини) тавсифловчи ёшлик, вояга етиш, кўпайиш, қариш ва ўлиш арафаларидаги сифатий морфологик ва физиологик ўзгаришларни ўз ичига олади.

Бу жараёнларнинг ўзаро нисбати ўзгариб туриши мумкин. Масалан, айрим ўсимликларда ўсиш анча фаол, ривожланиш эса жуда секин бориши, бошқаларида аксинча бўлиши мумкин.

Ўсиш жуда фаол кечадиган ўсимликлар танаси одатда йирик, ўсиш секин ва ривожланиш фаол бўлган ўсимликлар, аксинча карлик (кичик) бўлади. Бундай ўзгаришлар ўсимлик турларига, навларнинг хусусиятларига, ички ва ташқи омилларнинг таъсирига боғлиқ.

Ўсиш ва ривожланиш умумий бир яхлитликни ташкил этиб, ўсимлик танасида кечадиган физиологик ва биокимёвий жараёнларга, ўсимликнинг илдиз орқали ва ҳаводан озиқланишига, энергия билан таъминланишига, умуман, ассимиляция ва диссимиляцияда иштирок этувчи барча жараёнлар йиғиндисига боғлиқ бўлади.

#### 8.1. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЎСИШИ

Ўсиш – ўсимлик ҳаётининг фаоллик даражасини кўрсатувчи энг муҳим жараёнлардан биридир. Чунки бу жараён ўсимлик танасидаги барча физиологик ва биокимёвий реакциялар натижасида содир бўлиб, янгидан-янги ҳужайраларнинг, органларнинг ҳосил бўлиши ва уларнинг умумий қуруқ массасининг ортиб бориши билан тавсифланади.

Ўсимликларнинг ўсиши ҳайвонлардан фарқли равишда бутун онтогенезида давом қилади ва янгидан-янги органлар ҳосил бўлади. Шунинг учун юз йиллик ва минг йиллик дарахтларда ҳам ёш, бир неча кунлик органларнинг борлигини кўриш мумкин.

**УРУҒЛАРНИНГ УНИШИ.** Ўсиш асосан уруғларнинг униш жараёнида бошланади. Уруғда асосан учта муҳим қисм мавжуд:

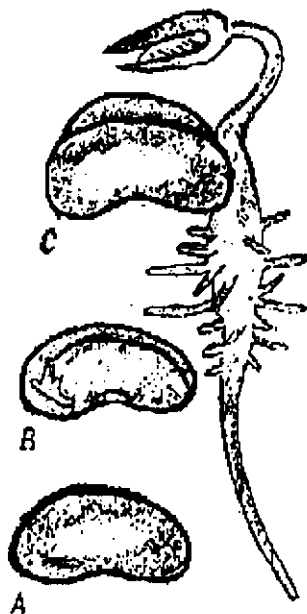
1) уруғни қоплаб турадиган ва уни ташқи шароитнинг ноқулай омиллари таъсиридан сақлайдиган қобиқ;

2) бошланғич муртақдан иборат эмбрионал қисм (баргча, илдизча ва поянинг дастлабки қисми);

3) ғамлаб қўйиладиган моддаларнинг тўпланиш жойи.

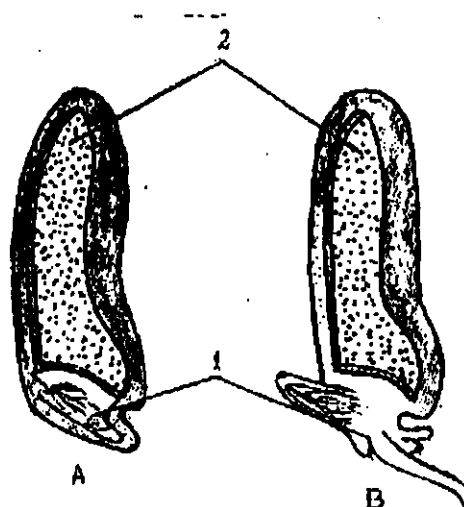
Ғамлаб қўйиладиган моддаларнинг тўпланиш жойи ўсимлик турига қараб ҳар хил бўлиши мумкин. Кўпчилик икки паллали ўсимликларда бу вазифани муртақдаги уруғбаргчалар бажаради. Моддалар тўпланиши натижасида уларнинг ҳажми жуда катталашиб, уруғни деярли тўлдиради. Уруғдаги муртақнинг бошқа қисмлари бу вақтда уруғ барглари билан қобиқ ўртасида жойлашган бўлади. Буни ловия уруғида кузатиш мумкин (68-чизма). Бир паллали ўсимликларнинг уруғида ғамлаб қўйиладиган моддалар асосан эндоспермида жойлашган бўлади. Эндосперм уруғнинг деярли ҳаммасини тўлдириб турадиган бир турдаги паренхиматик тўқимадан иборат, муртақ эса бир четга сурилган бўлади. Масалан, буғдой донида буни яхши кўриш мумкин (69-чизма).

Уруғнинг униши, сувни шимиб олиб бўртиши, эмбрионал тўқималарнинг ўса бошлаши қобиқ ёрилишига боғлиқ. Ўсиш жараёнида ферментлар иштирокида мураккаб органик моддаларнинг (оқсиллар, полисахаридлар, ёғлар) оддий моддаларга (аминокислоталар, моносахаридлар, ёғ кислоталар ва бошқалар) парчаланиши содир бўлади. Бунинг ҳисобига муртақнинг ўсиши бошланади. Ғамлаб қўйилган моддалардан бўшаган уруғлар аста-секин буришиб қуриб қолади. Муртақдан ўсиб чиққан уруғбаргчалар ва илдизчалар мустақил озиқлана бошлайди. Уруғбарглар ер устига чиққандан кейин яшил тусга киради (чунки хлорофилл ҳосил бўлади) ва ҳаводан озиқланиш бошланади. Илдизчалар эса тупроқдан озиқлана бошлайди. Кейинчалик чин барглар шакллангандан сўнг, уруғбаргчаларнинг ҳаводан озиқланиши тўхтаб, улар тўкилиб кетиши мумкин.



68-чизма. Ловия уруғи:  
А—устки томонидан кўриниши;  
В—уруғ баргининг ички томонидан кўриниши;  
С—эмбрионал қисмларининг ўсиши.

Шундай қилиб, муртакнинг ўсиши янги органларнинг ҳосил бўлиши ва бошланғич органлар (илдизчалар ва уруғбаргчалар) ҳажмининг ошишига боғлиқ. Бу жараённинг асосини ҳужайраларнинг бўлиниши ва меристема тўқималарининг кўпайиши ташкил этади.



69-чизма. Бугдой донининг бўйига кесилган томонидан кўриниши: А—унишга қадар кўриниши; В—униб чиқа бошлаган пайтдаги кўриниши; 1—муртак; 2—эндосперм.

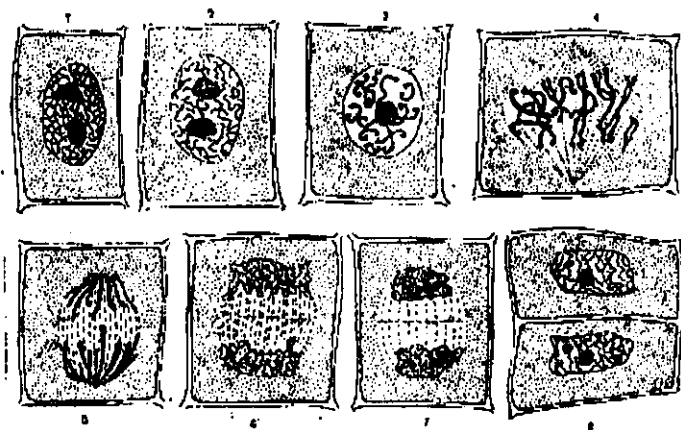
**ҲУЖАЙРАЛАРНИНГ ЎСИШ ФАЗАЛАРИ.** Ўсимликнинг ўсиши уни ташкил қиладиган ҳужайраларнинг кўпайиши ва ўсишидан иборат.

Ўсимликларнинг вегетатив орган ҳужайралари ва гамета ҳосил қилувчи ҳужайралар митоз йўли билан бўлиниш натижасида ҳар бир ҳужайрадан иккита ҳужайра ҳосил бўлади. Митоз меристема ҳужайраси ҳаёт циклининг асосий босқичи бўлиб, бўлинишига қобилиятли барча ҳужайралар учун хос хусусиятдир. Бундай ҳужайралар кетма-кет интерфаза, профаза, метафаза, анафаза ва телофаза босқичларини ўтайди (70-чизма).

Интерфазада ядро тинч турса-да, унда мураккаб биокимёвий тайёргарлик боради. Хромосомалар таркибига кирувчи нуклеин кислоталари, гистонлар икки баробар ортади. Митоз учун зарур энергия материаллари тўпланadi. Интерфазада муҳим жараён – хромосомаларнинг қайта жуфтланиши боради.

Митознинг биринчи фазаси профаза бўлиб, унда ядро йириклашади. Ҳужайрадаги органоидлар ядродан узоқлашади. Интерфазадаги ёзилган ҳолатдаги хромосома иплари спиралланиб йўғонлашади. Профаза охирида ядро мембранаси асосий плазмага қўшилиб кетади, ядроча сақланиб қолади. Нуклеоплазма ҳужайра цитоплазмасига қўшилади. Профаза охирида хромосома иплари аниқ ва қўшқават бўлиб кўринади. Центриоллар

хужайранинг икки қутбига томон кетади. Лекин ўсимлик хужайрасида центриоллар (ҳайвон хужайрасидан фарқли) бўлмайди. Уларнинг вазифасини хужайра қутбларида тўпланган эндоплазматик тўр мембраналари бажаради.



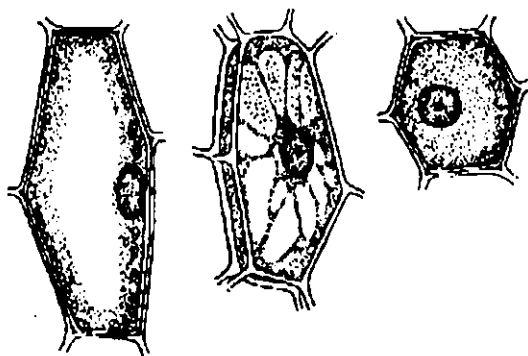
70-чизма. Хужайраларнинг митоз йўли билан бўлиниши (пийёз илдизининг учки қисми):

1—тинч ҳолатдаги ядро; 2, 3—профаза; 4—метафаза; 5—анафаза; 6—телофаза; 7—хужайрада ҳосил бўлган иккита ёш ядро; 8—иккита ёш хужайра.

Митознинг кейинги фазаси — метафазада хромосомаларнинг спиралла-ниши энг юқори даражага етади ва анча қисқаради. Улар хужайранинг ўрта қисмида бир текисликда жойлашади ва митоз дуки (ахроматин дуки) ҳосил бўлади. Дук иплари микронайчалардан иборат бўлади. Ҳар бир хромосома митоз дукига беркитилган ҳолда иккита бўлиб спираллашган, бир-бирига параллел жойлашган хроматидлардан иборат бўлади. Центросомада микро-найчалардан ташқари ҳеч қандай органоид йўқ.

Анафаза қисқа давом этадиган фаза бўлиб, хроматидлар хужайранинг икки қутбига тортилади. Хромосомалар хужайра қутбига тортилгандан сўнг хужайранинг ўртасида аниқ шаклланган плазматик тузилма ҳосил бўлади.

Телофаза хромосомалар қутбларга ажралгандан сўнг бошланади. Голжи пуфакчалари иштирокида ажратгич парда ҳосил бўла бошлайди. Голжи пуфакчаларининг мембраналари эса янги ҳосил бўладиган пўстнинг асосини ташкил қиладиган хужайра пластинкасининг икки томонидаги плазмолеммаси билан туташиб кетади. Бўлинишдан вужудга келган икки ёш хужайра орасида шундай пўст ҳосил бўлиши цитокенез дейилади. Телофазада хромосома спираллари тўла ёзилиб, оптик микроскопда кўриб бўлмайдиган даражада ингичкалашиб қолади. Ядро мембранаси ҳосил бўлади. Ядрочалар кўринади. Бу ерда хромосомалар бир донадан хроматидга эга бўлади. Дастлабки ядро тикланади. Умуман, митоз циклида ҳосил бўлган икки ёш хужайраларда она хужайранинг барча моддалари тўғри тақсимланган бўлади.



71-чизма. Хужайраларнинг ўсиш цикли (онтогенези).

Бўлиниш натижасида вужудга келган ёш хужайралар цитоплазма компонентларининг синтези асосида ўса бошлайди. Хужайраларнинг ўсиш цикли (онтогенези) ҳам бир қанча фазалардан иборат:

1) эмбрионал; 2) чўзилиш; 3) дифференциалланиш; 4) қариш ва ўлиш (71-чизма).

Эмбрионал — ўсишнинг бошланғич фазаси ҳисобланади. Ўсимликларнинг ўсиш нуқталарида (илдизнинг ўсиш нуқтаси — 1, 0 см, поясининг ўсиш нуқтаси — 4-30 см) бирламчи меристема — эмбрионал тўқима жойлашган. Бу тўқимани ҳосил қилувчи хужайралар анча майда, пўстлари жуда юпқа бўлиб, ўртасида йирик ядрога эга протоплазма билан тўлган бўлади. Вакуолалари бўлмайди. Хужайранинг эмбрионал фазасида массанинг кўпайиши асосий жараён ҳисобланади. Лекин хужайранинг катталиги деярли ўзгармайди, чунки янги хужайра она хужайра ҳажмига етганда дарҳол бўлина бошлайди. Эмбрионал фазага ўсиш конусларидан ташқари, ҳосил қилувчи тўқималар, поя ва илдизнинг энига ўсишини таъминловчи меристема тўқимасининг хужайралари ҳам киради. Чунки бу меристема хужайралари ҳам тўхтовсиз бўлиниш ва ёш хужайралар ҳосил қилиш қобилиятига эга. Бу ёш хужайраларнинг биттаси меристема ҳолида сақланади, иккинчиси эса дифференциалланиш босқичига ўтади.

Бетўхтов ўсадиган органларда эмбрионал тўқима хужайраларининг бўлиниб туришига қарамасдан, унинг умумий сони ўзгармайди. Бундай бўлинишнинг сабаби шундаки, ўсиш нуқтасининг остки қисмидаги эмбрионал хужайралар чўзилиш фазаси деб аталадиган ўсишнинг навбатдаги босқичига ўтади. Бу даврда протоплазмада вакуолалар ҳосил бўлади ва улар қўшила бориб, хужайраларнинг ичида битта катта марказий вакуола ҳосил қилади. Хужайранинг умумий ҳажми жуда катталашади. Хужайрадаги протоплазманинг миқдори ҳамда қуруқ модданинг оғирлиги ҳам ортади. Хужайра пўстида целлюлоза, гемицеллюлоза ва пектин моддаларининг кўпайиши натижасида пўсти йирикла-

шади. Умуман, бу фазада ҳужайраларнинг ҳажми ўсиш натижасида, бир неча юз марта ошади. Бу фаза фақат ўсимлик ҳужайраларида мавжуд ва у ўсимликнинг ва органларининг йириклашишига асосий сабабчидир. Ҳужайраларнинг бундай катталашishi уларда синтез қилинадиган ауксинларнинг (айниқса, гетероауксин –  $C_{10}H_9O_2N$ ) кўпайишига боғлиқ. Ауксинларнинг таъсири билан оқсиллар, целлюлозалар, РНК ва бошқа органик моддаларнинг синтези фаоллашади.

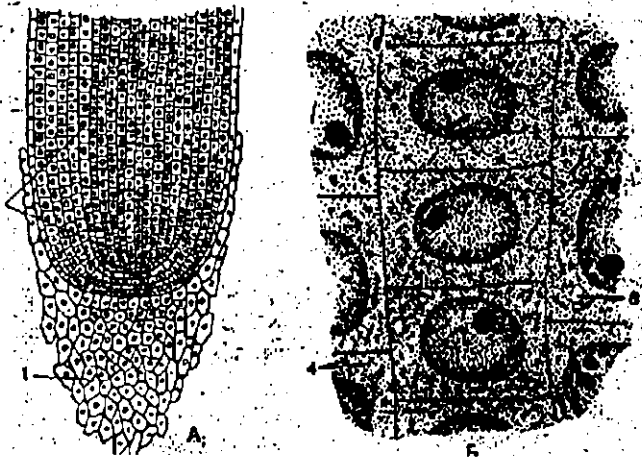
Ҷўзилиш фазасининг охирида ҳужайра пўстида лигнин моддасининг тўпланиши кучаяди, фенол бирикмалари каби ингибиторлар ва абсциз кислотаси тўпланади, пероксидаза ва ИСК оксидазалар фаоллиги ортади, ауксинлар миқдори камаяди.

Ҳужайраларнинг дифференциалланиши улар ўртасидаги сифатий янги белгиларнинг ҳосил бўлиши билан тавсифланади. Ҳар бир ҳужайра махсус вазифани бажарувчи тўқималар гуруҳига ажралади: асосий паренхима, ўтказувчи, механик, қопловчи ва бошқалар. Натижада ҳар бир вояга етган ҳужайра ўсимлик танасида маълум физиологик ёки бошқа функцияларни бажаради.

Ҳужайраларнинг қариши ва ўлиши дифференциялашган ҳужайралар онтогенезининг охириги босқичи ҳисобланади. Бу жараён ўсимликларнинг қариётган баргларида ва гул япроқларида яхши ўрганилган. Қариётган ҳужайралар учун синтетик жараёнларнинг сусайиши ва гидролитик жараёнларнинг фаолланиши ўзига хос хусусият ҳисобланади. Натижада оқсиллар ва РНК миқдорининг камайиши, гидролитик ферментларнинг фаолланиши, мембрана липидлари оксидланишининг кучайиши, цитоплазмада липид томчиларининг кўпайиши, бошқа деструктив жараёнлар кузатилади. Қаришнинг охириги босқичларида ҳужайрадаги хлоропластлар ва хлорофилл молекулалари парчаланadi, митохондриялар, ядро ва ядрочалар ҳам ўзларининг тузилмавий шаклини сақлаб қололмайди. Ҳужайраларга фитогормонлар (ауксинлар, цитокининлар, гиббереллинлар), органик моддалар киришининг секинланиши ва этилен, абсциз кислотанинг тўпланиши қариш жараёнини янада тезлаштиради.

Мембраналарнинг танлаб ўтказувчанлик қобилиятининг йўқолиши, ҳужайранинг моддаларни ютиш ва сақлаб қолиш хусусиятининг тамом бўлиши ўлиш билан яқунланади.

**ЎСИШ ХИЛЛАРИ.** Ўсимликларнинг ҳайвонлардан энг муҳим фарқи шундаки, улар бутун онтогенези давомида ўсади. Олий, кўп ҳужайрали ўсимликларнинг ўсиши ҳужайраларнинг бўлиниши ва ўсиши, янги органлар ва тўқималар ҳосил бўлиш жараёнларининг йиғиндисидан иборат. Ўсимликларнинг ўсиши эмбрионал тўқималарда – меристемада содир бўлади, чунки у ерда ҳамма ҳужайра бўлиниш хусусиятига эга. Поя ва илдизларнинг бўйига ўсишини таъминловчи меристема уларнинг учки қисмида жойлашган бўлади (72-чизма). Илдизларнинг ўсиши уларнинг учида, 1 см



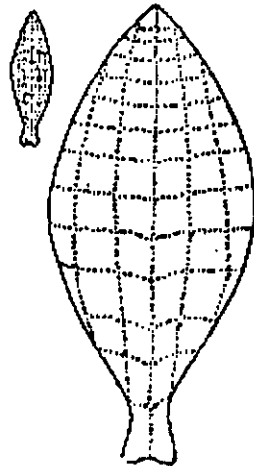
72-чизма. Пиёз илдизининг учки қисми:

А—умумий кўриниши; Б—меристематик ҳужайралар; 1—илдиз қини;  
2—бўлиниш ҳудуди; 3—вакуола; 4—хондриосомалар.

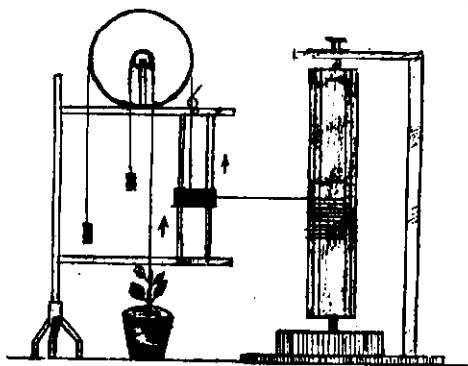
дан ошмайдиган жуда калта қисмида содир бўлади. Бу қисми одатда, илдиз қини билан муҳофаза қилинади. Пояларнинг ўсувчи қисми илдизга нисбатан анча узун, 2-30 см.гача бўлади. Поя ва илдизлар бутун онтогенези давомида ўсади. Масалан, дарахтлар бир неча юз ва минг йилларгача ҳам ўсади.

Поя, новда ва илдизларнинг ўсиши апикал ўсиш дейилади. Чунки бу апикал меристема (апекс - ўсиш нуқтаси) ҳисобига содир бўлади. Ўсимликларнинг энига ўсиши латерал (ён) меристема ҳисобига содир бўлади. Бунга камбий, перицикл ва ферроген киради.

Камбий ҳужайраларининг бўлиниши ва ўсиши натижасида ксилема ва флоэма элементлари пайдо бўлади. Ксилема элементлари флоэмага нисбатан анча кўп бўлади. Аксарият бир паллали ўсимликларнинг баргида ўсиш ҳудуди баргаларнинг тубида жойлашган бўлади ва шу асосда ўса бошлайди. Лекин кўпчилик икки паллали ўсимликлар баргининг ўсиши бундан фарқ қилади. Бу баргларнинг бутун юзасидаги ҳужайралар маълум давргача ўсиш қобилиятига эга бўладилар (73-чизма). Баргларнинг ўсиши доимий хусусиятга эга эмас, яъни улар тез вақтда муайян катталиқка етиб, ўсишдан тўхтайдилар.



73-чизма. Тамаки баргининг ўсиш шакли.



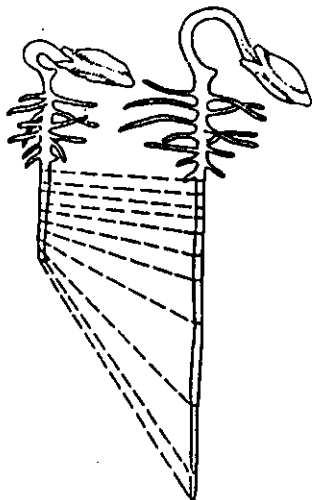
74-чизма. Ауксанограф.

Шундай қилиб, морфогенез ўсимликларнинг шаклланиши, эмбрионал ҳужайралар (цитогенез), тўқималар (гистогенез) ва органлар (органогенез)нинг ҳосил бўлиши, ўсиш ва ривожланишни ўз ичига олади.

**ЎСИШНИ ЎЛЧАШ УСУЛЛАРИ.** Ўсимликларнинг ўсиш тезлигини уларнинг узунлигини, ҳажмини, ҳўл ва қуруқ массаларини аниқлаш йўли билан тавсифлаш мумкин. Бунинг учун ўсимликнинг узунлиги вақти-вақти билан линейка ёрдамида ўлчаб турилади. Кўпчилик ўсимликларнинг ўсиши умуман анча секин борганлиги учун бу усулдан бир кеча-кундузда бир марта фойдаланиш мумкин. Қисқа вақт ичидаги ўсишни аниқлаш зарур бўлиб қолган ҳолда горизонтал микроскоплардан фойдаланиш мумкин. Бунинг учун горизонтал микроскоп ўсувчи органнинг учига (поя ёки илдиэ) тўғрилаб қўйилади ва унинг узунлиги ёки қалинлиги окуляр микрометр ёрдамида (0,01 мм аниқлик билан) аниқланади. Олинган натижалар асосида ўсимликнинг қанча ўсганлиги ёки йўғонлашганлиги ҳисоблаб чиқилади.

Ўсишнинг тезлигини махсус асбоб – ауксанографдан фойдаланиб аниқлаш ҳам яхши натижа беради (74-чизма). Бу асбоб ёрдамида ўсимликнинг ўсиш тезлиги қурум босган қоғозга чизиб борилади.

Ауксанограф ёрдамида ўсиш тезлигини ҳар ярим ёки бир соат ичида аниқлаб бориш мумкин. Лекин бу усул кам фойдаланилади. Чунки ўсимликнинг ўсиш нуқтасига бойланган ип бироз чўзилиши натижасида ўсиш тезлигини анча нотўғри кўрсатиши ва ўсиш нуқ-



75-чизма. Ошқовоқ илдиэининг ўсиши.



тасини зарарлаши мумкин. Кейинги йилларда ўсишнинг боришини аниқлашда тобора кўпроқ фотография усулидан фойдаланилмоқда. Бу усулнинг афзаллиги шундаки, ўсувчи аъзога мутлақо тегмасдан ва зарарлангирмасдан ўлчаш мумкин.

Ўсимликнинг ўсишини унинг оғирлиги ошиб боришига қараб ҳам аниқлаш мумкин. Бунинг учун ўсимлик тупроқдан ажратиб олиниб, 105°C да махсус шкафларда қуритилгач, оғирлиги аниқланади. Ўсимликлардаги айрим физиологик жараёнларнинг натижасини аниқлашда бу усулдан фойдаланиб турилади. Баъзи вақтда ўсимликнинг маълум қисмларининг ўсиш тезлигини (масалан, илдизларнинг) аниқлаш керак бўлади. Бунинг учун ўсувчи органларга ингичка ип ёки мўйқаламдан фойдаланиб туш билан белги қўйиб чиқилади. Белгилар бир-биридан маълум масофага чизилади, сўнгра шу масофанинг ортиши маълум вақт ўтиши билан ўлчаб турилади. Натижада умумий хулоса қилинади (75-чизма).

Ўсимликларнинг вегетацияси давомида ҳамма вақт ҳам ўсиш тезлиги бир меъёрда бўлмайди. У кўп ўсимликларда (айниқса, бир паллалиларда) уруғнинг униб чиқишидан бошлаб шоналаш ва гуллаш фазасигача ортиб боради ва кейинги фазаларида секинлашади.

Умуман, ўсиш тезлиги ўсимликларга ички ва ташқи шароит омилларининг таъсири натижасида ўзгариб туради. Ўсимликларнинг маълум вақт ичидаги ўсиш тезлигини (К) қуйидаги формула билан ҳисоблаш мумкин:

$$K = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1},$$

бу ерда, К — ўсиш тезлиги, см, кеча-кундуз ёки соат ҳисобида,  $W_1$  ва  $W_2$  — маълум вақт ичида ўсимликнинг дастлабки ва охириги узунлиги,  $t_1$  ва  $t_2$  — ўсимликнинг бўйини ўлчаш вақти (соат ёки сутка ҳисобида). Ўсиш тезлигини фоизлар билан ифодалаш мумкин:

$$R = \frac{(W_2 - W_0) \cdot 100}{W_0},$$

бу ерда, R — ўсиш тезлиги, фоиз ҳисобида,  $W_0$  — ўсимликнинг дастлабки узунлиги.

## 8.2. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЎСИШИГА ТАШҚИ ШАРОИТ ОМИЛЛАРИНИНГ ТАЪСИРИ

Ўсимликларнинг ўсишига ташқи шароитнинг жуда кўп омиллари таъсир этади. Чунки ўсимликларнинг яхши ўсиши учун етарли даражада ҳарорат, ёруғлик, намлик, газлар таркиби, минерал озикланиш ва бошқалар талаб этилади.

**ҲАРОРАТ.** Ўсимликларнинг ўсишига энг фаол таъсир этадиган омиллардан бири ҳароратдир. Кўпчилик ўсимликларнинг ўсиш тезлиги ҳарорат О дан 35° гача ўзгарганда Вант-Гофф қонунига бўйсунди. Лекин ҳарорат 35-40° С дан ошгандан кейин ўсиш тезлиги ҳам пасаяди. Умуман,

Ўсишга нисбатан ҳам ҳароратнинг учта кардинал нуқтаси бор: минимал (энг паст), оптимал мақбул, максимал (энг юқори). Бу нуқталар даражаси ўсимликларнинг турларига боғлиқ.

Қуйидаги жадвалда айрим ўсимликлар уруғларининг униб чиқиши учун ҳарорат даражалари келтирилган ( $0^{\circ}\text{C}$ ):

Ўсимликларнинг номи	Минимал	Оптимал	Максимал
Арпа, сули, бугдой	0 - 5	25 - 31	31 - 37
Кунгабоқар	5 - 10	31 - 37	37 - 44
Маккажўхори	5 - 10	37 - 44	44 - 50
Ошқовоқ	10 - 15	37 - 44	44 - 50
Ковун.	15 - 18	31 - 37	45 - 50
Бодринг	10 - 12	25 - 35	40 - 46
Вуза			

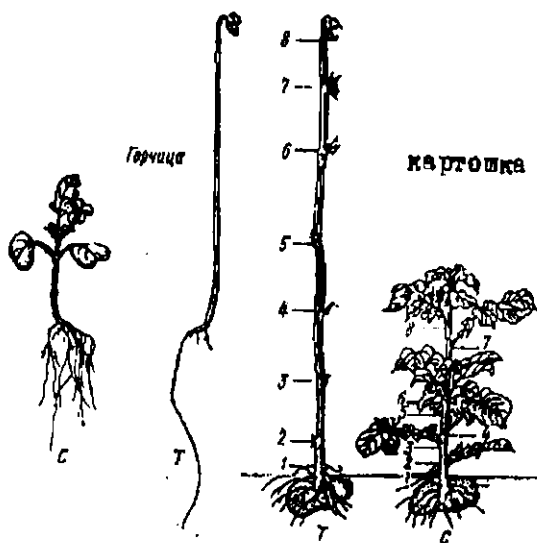
Ҳароратнинг минимал ва максимал нуқталарида ўсиш энг паст даражада бўлади ёки тўхтайдди, лекин нобуд бўлмайди. Ўсишнинг тўхтаб қолиши узокқа чўзилганда ўсимлик касалликка чалиниши ёки аста-секин нобуд бўлиши мумкин. Мақбул ҳарорат даражаси ўсишнинг энг фаол бўлишини таъминлайди.

Ўсимликлар ҳароратга бўлган муносабатлари асосида бир неча гуруҳга бўлинади: 1) иссиқсевар ўсимликлар – минимал ҳарорат даражаси  $10^{\circ}\text{C}$  дан юқори, мақбул  $30\text{-}40^{\circ}\text{C}$  атрофида; 2) совуққа чидамли ўсимликлар – минимал ҳарорат 0 дан то  $5^{\circ}\text{C}$  ва мақбул  $25\text{-}31^{\circ}\text{C}$ .

Лекин айтиш лозимки, ўсишни энг фаол таъминлайдиган физиологик мақбул ҳарорат ҳамма вақт ҳам самарадор бўлмайди. Чунки ўсишнинг энг тез бориши доим ҳам соғлом ва бақувват ўсимлик олиш деган гап эмас. Аксинча, кўп органик моддалар сарф қилиниши натижасида ўсимликлар кучсиз бўлиб қолиши мумкин. Шунинг учун ҳам ўсишни таъминловчи соф физиологик оптимум ўсимликнинг ўсиш ва ривожланишини энг бақувват ўсимлик олинишини таъминловчи гармоник оптимумдан фарқ қилади. Бу ҳарорат даражаси физиологик жараёнларнинг бир текисда фаолланиши учун шароит яратади.

**ЁРУҒЛИК.** Ўсимликлар ёруғликда ҳам, қоронғида ҳам ўсади. Лекин қоронғида ўсган ўсимликлар ўзларининг меъёрий шаклларини анча ўзгартирадилар. Яшил ранг йўқолади. Булар этиолланган ўсимликлар дейилади. Этиолланган ўсимликлар меъёрий ўсимликлардан асосан, пояларининг ҳаддан ташқари чўзилиши ва барг пластинкаларининг эса аксинча, ривожланмай қолиши билан фарқ қилади. Этиолланган ўсимликларнинг бўғин оралиқлари узун бўлади. Механик тўқималари яхши ривожланмайди, ҳужайралараро бўшлиқлар катта бўлади, барглар ривожланмай қолади (76-чизма).

Ёруғликда ўсган ўсимликлар қоронғида ўсган ўсимликларга нисбатан паст бўйли ҳам ихчам тузилишга эга. Ҳамма физиологик жараёнлари бир меъёрда содир бўлади. Ёруғлик таъсирида ҳужайраларнинг чўзилиш фазаси тезлашади ва қисқа муддат ичида ҳужайраларнинг дифференцияланиш фазаси бошланади. Органик моддаларнинг син-



76-чизма. Ёруғликда ва қоронғиликда ўсган горчица (чаңда) ва картошка (ўнгда) ўсимликлари.

тез жараёни фаоллашади, натижада янги ҳужайралар, тўқималар ва органларнинг ҳосил бўлиши учун шароит яратилади. Бундай ўсимликларда генератив органларнинг ҳосил бўлиши тезлашади.

Ўсимликлар қоронғида ўстирилганда органик моддалар тўпланмайди. Синтезга қараганда гидролиз жараёни устунлик қилади ва модда алмашинув жараёни бузилади. Бундай ўсимликларда янги аъзолар ва тўқималар ҳосил бўлмайди.

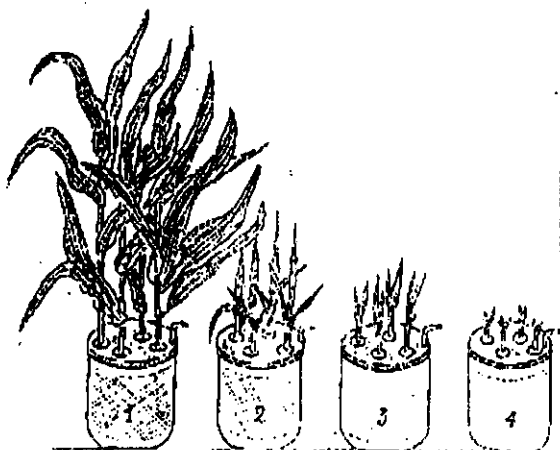
Ўсимликларнинг ўсишига ёруғликнинг спектрал таркиби ҳам фаол таъсир этади. Масалан, қизил нурлар (730-800 нм) таъсирида ҳужайраларнинг бўлиниши секинлашади. Лекин чўзилиш жараёни фаолланиши натижасида ўсимликнинг ўсиши тезлашади. Кўк-бинафша (яъни қисқа тўлқинли) нурлар таъсир этганда ҳужайраларнинг бўлиниш жараёни анча фаоллашади, лекин иккинчи фазада чўзилиш секинлашади. Натижада ўсимликлар паст бўйли бўлиб қолади. Тоғлик районларда ўсимликларнинг паст бўйли бўлишининг сабаби ҳам кўпроқ қисқа тўлқинли нурлар билан таъминланишига боғлиқ.

**ГАЗЛАРНИНГ МИҚДОРИ.** Ҳаво таркиби, айниқса, кислород ва карбонат ангидриднинг миқдори ҳам ўсишга таъсир этади. Аммо ҳаво таркибидаги кислород икки мартагача камайтирилса ҳам ўсимликларнинг ўсишига таъсир этмайди. Тупроқ таркибидаги кислороднинг камайиб кетиши эса илдишларнинг ўсишига таъсир этиши мумкин.

Бу албатта, ўсимлик турларига ҳам боғлиқ. Тупроқда илдишларнинг фаол ўсиши учун помидорга — 16, сулига — 8, сояга — 6 ва шוליға — 3 кислород кераклиги аниқланган.

Ўсиш тезлигига сезиларли даражада карбонат ангидрид миқдори ҳам таъсир этади. Ҳаво таркибидаги  $\text{CO}_2$  кўпайганда ҳужайра пўстининг чўзилувчанлиги ортади ва қисқа муддатга тўқималарнинг ўсиши тезлашади. Бу ҳужайра пўстида рНнинг пасайиши билан боғлиқ деб тушунтирилади. Экинзорларда туп сони жуда қалин бўлганда ўсимликларнинг ўсиб кетиши ҳам шунга боғлиқ деган тушунчалар бор.

**СУВ МИҚДОРИ.** Тупроқ ва ҳаво таркибидаги нам миқдори ўсимликка ҳам таъсир этади. Ҳужайранинг, айниқса, цитоплазманинг меъърий тузилмаси ва фаолияти, демак, ўсиш ҳам сув билан таъминланиш даражасига боғлиқ. Буни уруғ мисолида кўриш мумкин. Таркибида 10-12 суви бўлган уруғлар кўп йиллар давомида унмасдан сақланиш қобилиятига



77-чизма. Эритмада озиқ моддаларнинг ҳаммаси бўлган ва айрим элементлари бўлмаган сув культурасида маккажўхори ўсимликларининг ўстирилиши:

1—озиқ моддаларининг ҳаммаси бўлган эритма; 2—темирсиз; 3—калийсиз; 4—азотсиз.

эга. Уруғлар экиш олдида намланганда, ўз оғирлигининг 50 гача сувни шимиб олади ва фаол ўсиш бошланади.

Ўсимликларнинг илдиз тизими ҳам намлик шароитида яхши ўсади. Яъни тупроқ эригмасининг осмотик босими 1-1,5 МПа дан юқори бўлмаганда илдизлар сув билан яхши таъминланади. Тупроқда сув миқдори жуда кам бўлганда ҳужайраларнинг чўзилиш фазаси тез ўтади ва натижада ҳужайралар кичик бўлади, поя ва илдизлар қисқаради, барглarning ҳажми ҳам камаяди. Сувнинг кам бўлиши ҳосилдорликнинг ҳам кескин пасайишига олиб келади.

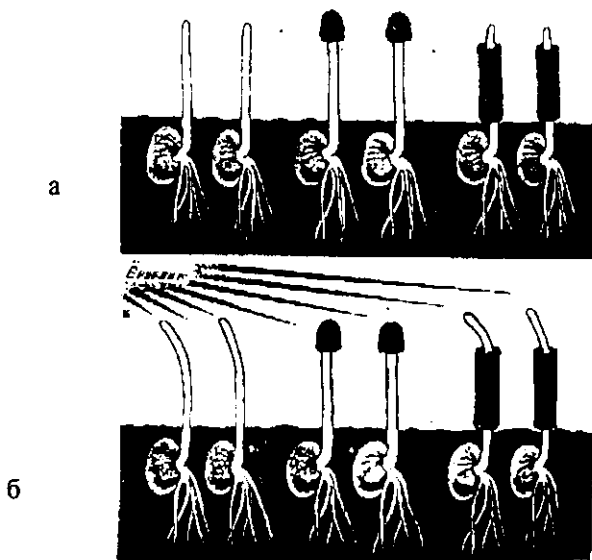
**МИНЕРАЛ ОЗИҚЛАНИШ.** Ўсимликларнинг минерал озиқланиши ҳам ўсиш жараёнида катта аҳамиятга эга. Зарур элементларнинг биронтасини чиқариб ташлаш, аввало ўсишнинг тўхташига, кейинчалик эса нобуд бўлишига олиб келади (77-чизма). Аммо минерал элементларнинг кўп бўлиши

ҳам ўсиш самарадорлигини анча пасайтириши мумкин. Айниқса, азот миқдори кўп бўлиши ўсимликнинг ер устки қисмларининг ўсишини жуда тезлаштириб юборади, бу эса вегетация даврининг чўзилишига ва уруғлар пишиқининг кечикишига олиб келади. Азотнинг юқори концентрацияси ҳужайраларнинг дифференциация фазасини кечиктиради ва натижада гулларнинг ҳосил бўлиши ҳам анча кеч бошланади.

Шунинг учун ҳам ўғитлардан фойдаланиш жараёнида вегетатив аъзоларнинг бир ёқлама ўсиб кетишига йўл қўймаслик зарур.

### 8.3. ЎСИМЛИК ГОРМОНЛАРИ

Ўсимлик гормонлари ёки фитогормонлар – ўсимлик танасида жуда оз миқдорда (10-13 – 10-5 мол/л) ҳосил бўладиган фаол моддалар бўлиб, физиологик жараёнларнинг бошқарилишида иштирок этади. Бу моддалар ёрдамида ҳужайралар, тўқималар ва органлар ўртасидаги ўзаро алоқа амалга ошади ҳамда ўсимликларнинг ўсиш жараёни тартибга солинади.



78-чизма. Ч.Дарвин тажрибаси.

а– қоронғида ўсган майсалар; б– ёруғлик бир томондан таъсир этган масофалар.

Фитогормонлар ҳақидаги таълимот XX асрнинг 30-йилларида Н.Г.Холодний ва В.В.Вент томонидан яратилади. Улар ўсимликлар ўсишининг гормонал назариясини таклиф этдилар.

Кейинги йилларда ауксинлар, гиббереллинлар, цитокининлар, абсцизинлар, этилен ва бошқалар мавжудлиги аниқланди. Фитогормонларни 1938 йилда Бойсен-Йенсен ва 1963 йилда Э.Синнот “ўстирувчи молда-

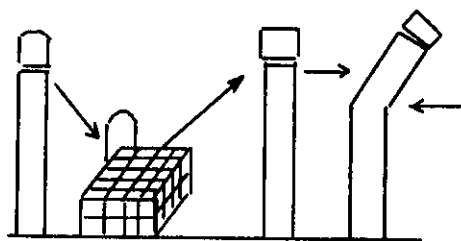
лар” деб аташни таклиф этадилар. Кейинги йилларда улар кўпроқ “ ўсимлик гормонлари“, “ фитогормонлар” деб юритила бошланди.

Бу бирикмалар ўсимликларнинг ёш баргларида, поя ва илдиэларнинг ўсувчи қисмларида ҳосил бўлади ва кейин ўсиш жараёнлари фаол жойларга кўчирилади. Улар ўз таъсирларини жуда оз миқдорда амалга оширади, яъни ўсимлик танасидаги бир қанча реакцияларда иштирок этади ва уларни бошқаради.

**АУКСИНЛАР.** Ўсимликлар пояси ва илдиэнинг учки (апикал) қисмида ҳосил бўладиган бир гуруҳ моддалар ауксинлар дейилади. Улар асосан индол табиатли кимёвий моддалар ҳисобланади. Бундай моддаларнинг мавжудлиги тўғрисида биринчи марта 1880 йилда Ч.Дарвин фикр юритган.

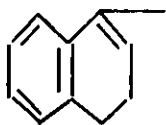
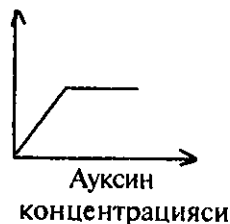
У ўсимликлар ҳаракатининг (тропизмлар) механизмини ўрганиш мақсадида этиоэланган майсаларга бир томондан ёруғлик таъсир эттиради (78-чизма). Майсалар поясининг учки қисми ёруғликка томон эгилади. Поянинг учки қисми (3-4 мм) ёруғлик ўтказмайдиган қора қоғоз билан ўраб қўйилганда эса майсалар эгилмайди ва тўғри ўса бошлайди. Майсаларнинг учки қисмини очиқ қолдириб, бошқа ҳамма қисмини қора қоғоз билан ўраганда ҳам улар ёруғликка томон эгилади. Шунинг учун Ч.Дарвин майсаларнинг учки қисми ёруғликни фаол сезувчи ва сенсорлик функциясини бажаради, чунки ўсимликларнинг ўсиш нуқталарида қандайдир моддалар ҳосил бўлади ва уларга ёруғлик таъсир этади, деган хулосага келади.

Ўсимликларнинг ўсиш нуқталарида ўстирувчи моддалар ҳосил бўлишини XX асрнинг бошларида голландиялик олим В.В.Вент аниқ тажрибада исботлаб берди (79-чизма). Поянинг учки қисмидан олинган кесма агар-агар пластинкасига қўйилади ва бироз вақт ўтгач пластинка учи кесилган асосий пояга ўрнатилади. Бунда ўсиш яна тикланганлигини кузатиш мумкин. Чунки кесмадаги ўстирув моддалар агар-агар пластинкасига шимилган бўлиб, пластинка асосий пояга қўйилганда бу моддалар тирик ҳужайраларга ўтади.



79 - чизма. Вент тажрибаси.

бурчак

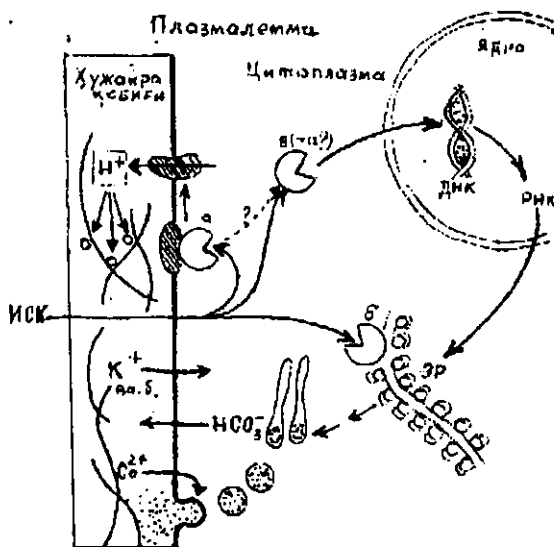


$\text{CH}_2\text{COOH}$  илдиэларнинг учки ўсувчи қисмларида ҳосил бўлади ва бошқа органларга кўчира олади.

1935 йилда Ф.Кегел бу ўсимликларда (кенг тарқалган) модда индол-лил -3-сирка кислота эканлигини аниқлади ва бу гуруҳ бирикмаларига ауксинлар деб ном берди.

Ауксин юнотча “аухано” — ўсиш маъносини билдиради. Бирикма кўпинча гетероауксин ( $C_{10}H_9O_2$ ) деб аталади. Ўсимликлар пояси ва кислота ўсишига фақат эркин ҳолдаги ауксинлар таъсир этади. Боғланган ауксинларнинг физиологик табиати аниқланган эмас.

Ауксинлар ўсимликлардаги муҳим физиологик жараёнларда иштирок этади. Улар ҳужайраларнинг бўлиниш ва чўзилиш жараёнларини, нафас олиш, оқсиллар, углеводлар ҳамда нуклеин кислоталарнинг синтезини фаоллаштиради. Умуман, ауксинлар ҳужайранинг функционал фаолиятини кучайтиради (80-чизма). Ўсимликларнинг ауксинлар тўплаган органлари ўзларига (бошқа органлардан) озиқа моддаларни тартиб олиш, қариш жараёнларини кечиктириш, мембрана-



80-чизма. Ҳужайра фаолиятига ауксинлар таъсирининг шаклий тасвири (В.В.Полевой, 1986).

ларнинг фаоллигига таъсир этиш ва умуман, ҳужайраларнинг сўриш қобилиятини ошириш каби хусусиятларга эга.

Ўсиш нуқталарида ауксинлар пояларнинг, илдизларнинг ва барглarning ўсишини фаоллаштиради. Шунинг учун ҳам ҳозирги вақтда гетероауксин қишлоқ ҳўжалигида бир хил ўсимликлар қаламчаларининг илдиз олишини тезлаштиришда қўлланилмоқда.

**ГИББЕРЕЛЛИНЛАР.** Бу бирикмалар ҳам юқори биологик фаолликка эга бўлиб, ўсимликларнинг ўсишида муҳим рол ўйнайди.

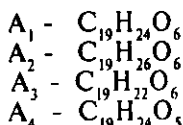
1926 йилда япон олими Е. Куросава шолининг ҳаддан ташқари тез ўсиб кетишига шолда паразит ҳолда яшайдиган гибберелла замбуругининг танасидан ажраладиган моддалар сабабчи эканлигини аниқлади.

1938 йилда эса Т. Ябута ва Сумикилар биринчи марта гибберелла замбуруғидан гиббереллинни соф кристалл ҳолида ажратиб олдилар ва гиббереллин (ГА) деб ном бердилар.

Гиббереллин кислотанинг тузилмавий формуласини 1954 йилда инглиз олими Б. Кросс аниқлади. Шу йилдан бошлаб, аввало, АҚШ ва Англияда, кейинчалик бошқа мамлакатларда гиббереллинлардан қишлоқ хўжалигида фойдаланила бошланди. Ҳозирги вақтда гиббереллинларнинг 60 дан ошқ хили борлиги аниқланган. Буларнинг ичиде энг кўп ўрганилганлари:



81-чизма. Ўсимлик танасида фитогормонлар ҳосил бўладиган асосий жойлар.



$A_3$  — гиббереллин кислотаси бошқаларига нисбатан фаол хусусиятга эга бўлганлиги учун кўпроқ ишлатилади. Гиббереллинлар асосан баргларда синтезланади (81-чизма).

Ёруғлик уларнинг синтез жараёнини кучайтиради. Ҳосил бўлган гиббереллинлар флоэма ва ксилема оқими билан ўсимлик танасининг бошқа қисмларига тарқалади. Улар асосан ўсимликларнинг ер устки қисмидаги меристема ҳужайраларида тўпланади ва ҳужайраларнинг бўлиниш, чўзилиш фазаларида фаол иштирок этади. Гиббереллинлар, айниқса, ўсимликлар поясининг (паст бўйли шакллари) ҳам)

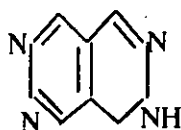
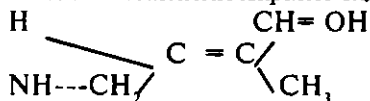
бўйига ўсишини, гуллаш ва мева туғиш жараёнларини тезлаштиради (82-чизма). Лекин илдишларнинг ўсишига деярли таъсир этмайди.

Гиббереллинларнинг ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланишига таъсири уларнинг ўсимликлар организмиде содир бўладиган модда алмашинувиға таъсири билан узвий боғлиқдир. Улар таъсиридан фотосинтез жараёни жадаллашади. Нуклеин кислоталари, оқсиллар ва мембраналар таркибига кирувчи фосфолипидларнинг синтези фаоллашади. Бу жараёнларда иштирок этадиган ферментларнинг фаоллиги ҳам ошади. Умуман, гиббереллин кучли физиологик фаолиятга эга бўлган бирикмалар ҳисобланади.

**ЦИТОКИНИНЛАР.** Бу гуруҳга кирувчи фитогормонлар асосан ҳужайраларнинг бўлинишини фаоллаштиради. Шунинг учун ҳам улар цитокининлар деб ном олди. Уларни 1955 йилда биринчи марта К. Миллер ва Ф. Скуг селд спермасидан ажратиб олдилар. Бу бирикмалар кристалл ҳолда ажратиб олин-

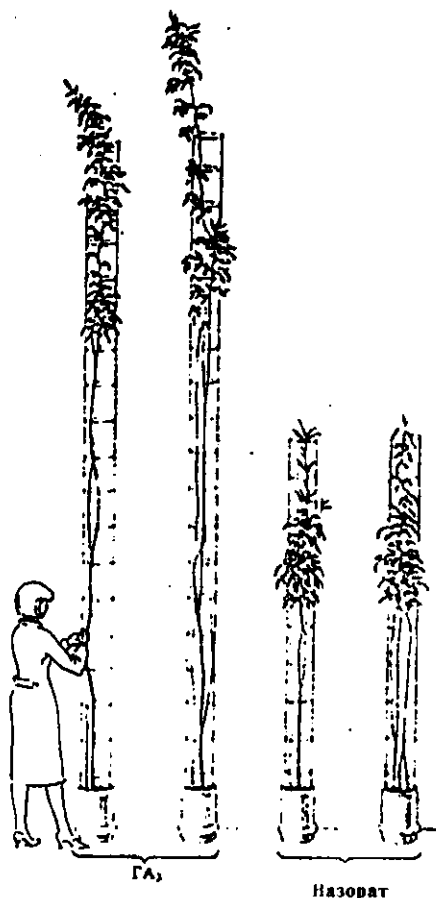


гандан кейин улар 6-фурфуриламинопурин (кетин) эканлиги аниқланди ( $C_{10}H_9N_5O$ ). Кейинчалик кинетин табиий цитонинлар гуруҳига кирмаслиги аниқланди. 1964 йилда Летам макка-жўхорининг хом донидан табиий цитокинин — зеатинни ажратиб олди:



зеатин

Табиий цитокининлар илдизда ҳосил бўлиб, ўсимлик ксилема ширасининг оқими билан юқорига кўтарилади. Цитокининлар ўсимликлар ҳужайрасининг бўлинишини жадаллаштириш билан бир қаторда бошқа жараёнларда ҳам фаол иштирок этади. Улар ўсишдан тўхтаган ва қари барглarda модда алмашинув жараёнини фаоллаштиради, яъни тез қаришдан сақлайди, саргайиб қолган баргларни қайтадан яшил рангга киритиш хусусиятига эга (А.Л. Курсанов, О.Н. Кулаева). Буларнинг таъсирида барглarda оқсил, нуклеин кислоталари ва хлорофилнинг миқдори ортади. О.Н. Кулаеванинг (1982) кўрсатишича, цитокинин таъсиридан ҳамма шаклдаги РНКларнинг синтези тезлашади. Айниқса, цитокининнинг спе-

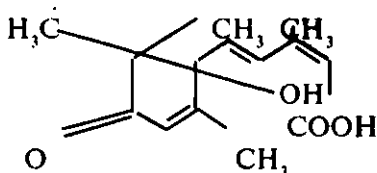


82-чизма. Нашанинг ўсишига гиббереллинларнинг таъсири.

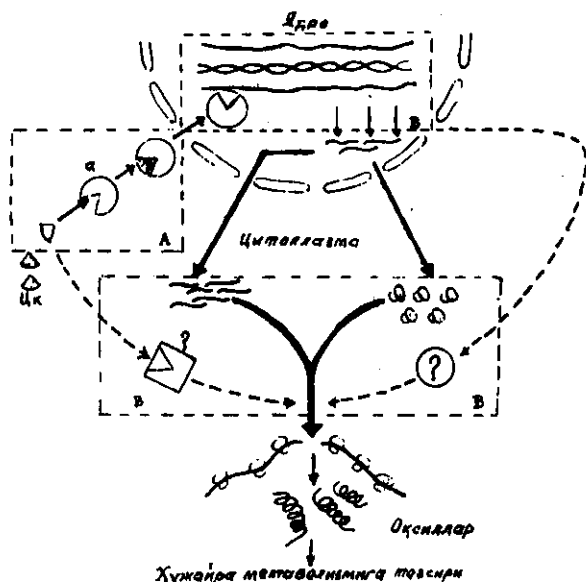
циффик оқсиллар (рецептор-оқсиллар) билан ҳосил қилган комплекси таъсиридан РНК-полимеразалар ва ядродаги хроматинларнинг фаоллиги ошади. Ўсимликнинг кинетин тўплаган жойларига бошқа органлардан органик моддаларнинг оқиб келиши тезлашади. Цитокининларнинг таъсири бошқа фитогормонлар билан биргаликда кучлироқ бўлади. Масалан, цитокининлар иштирокида дифференциаллашган ҳужайралар яна қайтадан бўлиниши мумкин. Цитокининларнинг  $K^+$ ,  $Ca^+$  ва  $H^+$  ионлар транспортини фаоллаштиради, деган маълумотлар ҳам бор.

**АБСЦИЗИНЛАР.** Бу бирикмалар биринчи марта 1961 йилда В.Лю ва Х.Карнс томонидан гўзанинг пишган кўсакларидан кристалл ҳолда ажратиб олинган. Унга абсцизин (инглизча – abscisyon – аж-ралиш, тўкилиш) деб ном берганлар, чунки бу моддалар барглар-нинг тўкилишини тезлаштиради.

1963 йилда Францияда ўстирувчи моддалар бўйича ўтказилган Халқаро конференцияда абсцизинларнинг мавжудлиги тўла тасдиқ-ланди ва шу йилнинг ўзида абсциз кислотанинг (АБК) молекуляр тузилмаси аниқланди:



Абсциз кислота (АБК) ўсишни тўхтатувчи табиий бирикма бўлиб, бошқа ўсишни бошқарувчи фитогормонлар (ауксинлар, гиббереллинлар ва цитокининлар) каби ўсимликда ҳосил бўлади. Бутун танага тарқалади ва жуда оз миқдорда таъсир этади. Шунинг учун ҳам абсциз кислотаси ўсишни тўхтатувчи гормонлар деб аталган ( $C_{15}H_{20}O_4$ ).



83-чизма. Цитокининнинг ҳужайра метаболизмига таъсири.

Абсцизинлар фенолли ингибиторларга нисбатан жуда кучсиз концентрацияларда ҳам таъсир этади. Улар ўсимликнинг ўсишини сусайтиришда, уруеларнинг унишини тўхтатишда, хом мева ва баргларнинг тўкилишида, гулларнинг кеч ҳосил бўлишида иштирок этади. Абсцизинлар, айниқса, ўсимликларнинг қариётган органларида (баргларда, меваларда, уруғларда) кўп миқдорда тўпланади. Улар нуклеин кислоталар, айниқса, ДНК, оқсиллар, хлорофиллнинг синтезини сусайтиради. Меваларнинг пишишини, баргларнинг қаришини тезлаштиради.

Ўсимликларга ноқулай шароит омиллари (айниқса, сув етмаганда) таъсир этганда АБК тез тўпланади ва оғизчаларнинг ёпилиши, транспирация тезлигининг пасайишига сабаб бўлади. Умуман, бу гормонлар (АБК) ўстирувчи моддаларнинг (ауксинлар, цитокининлар ва гиббереллинлар) антагонистлари ҳисобланади.

**ЭТИЛЕН.** Этилен ҳам ўсимликларда ҳосил бўладиган табиий бирикмадир. Этиленнинг ( $\text{CH}_2 = \text{CH}_2$ ) физиологик таъсирини биринчи марта 1901 йилда Д.Н.Нелюбов ёзган эди. Кейинчалик Ю.В.Ракитин табиий этиленнинг ўсимликлардаги физиологик аҳамиятини ҳар томонлама ўрганиб, у меъдаларнинг пишишида иштирок этадиган гормон, деган фикрни илгари сурди.

Этилен меваларнинг пишишини, мева, баргларнинг тўкилишини тезлаштиради, поя ҳамда илдизларнинг ўсишини тўхтатади. Хужайраларнинг бўлиниш ва чўзилиш фазаларини сусайтиради, умуман қариш жараёнини жадаллаштиради. Чунки у асосан қариётган баргларда ва меваларда кўп синтезланади.

#### 8.4. ФИЗИОЛОГИК ФАОЛ СУНЪИЙ МОДДАЛАР

Қишлоқ хўжалигида физиологик фаол моддаларнинг сунъий шакллари-дан фойдаланиш йилдан-йилга ошмоқда. Улар асосан бир неча йўналишда: ўсиш ва ривожланишни тезлаштириш; ўсишни тўхтатиш ва пишишни тезлатиш; бегона ўтларга қарши курашишда ишлатилади.

Ўсиш ва ривожланишни тезлаштириш жараёнида қўлланиладиган моддалардан бири гетероауксиндир ( $\text{C}_{10}\text{H}_9\text{O}_2\text{N}$ ). У қаламчаларнинг илдиз чиқариш қобилиятини кучайтиради. Мевали дарахтлар кўчатларини гетероауксиннинг паст концентрацияли эритмасида бир неча соат давомида ивитиш уларнинг ҳаётчанлигини оширади. Бундай кўчатлар тез илдиз чиқариб, фаол ўса бошлайди. Бунинг учун қаламчалар ёки экиладиган мева дарахтлари кўчатларининг морфологик пастки қисми 12-24 соат давомида гетероауксиннинг 0,005-0,02 фоиз эритмасига ботирилиб қўйилади.

Гиббереллинлар қишлоқ хўжалигида асосан 0,0001-0,1 фоиз эритма ҳолида ишлатилади. Улар сувда ёмон эриганлиги учун аввал этил спиртида эритилиб, кейин сув билан аралаштирилади. Сўнгра ўсимликларга пуркалади.

Асримизнинг 70-йилларида собиқ СССР ФА Сибир бўлимидаги цитология ва генетика институтида гиббереллинларнинг янги бирикмаси

ишлаб чиқилди ва унга “гибберсиб “ деб ном берилди. Бу бирикманинг таркиби анча мураккаб бўлиб, унга барча табиий гиббереллинлар киради. Гиббереллин кислотасидан ( $A_3$ ) анча фаол ва олиниши арзон ҳисобланади. Ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланишини тезлаштиради. Самардорлиги гиббереллин кислотасидан юқори туради. Масалан, помидорларга гуллаш фазасининг бошланишида гиббереллиннинг 0,005-0,0075 эритмаси пуркалганда ҳосилдорлик 15-20 ц.га ошган.

Гиббереллинларнинг самарадорлиги, айниқса, уруғсиз меваларда, узумчиликда, каноп, тамаки, помидор ва бошқаларда анча юқори бўлади.

Гиббереллин кислотаси таъсир эттирилган узумнинг кичик шингиллари жуда йириклашиб кетади. Бу асосан майда меваларнинг ўсиши фаоллашиши натижасида содир бўлади.

Энди йиғиштирилиб олинган картошка туганакларига гиббереллин кислотасининг паст концентрацияли эритмаси (1-2 мг/л) таъсир эттирилганда уларнинг ўсиши тезлашади. Бу усулдан картошка иккинчи марта экиладиган жанубий ҳудудларда фойдаланиш катта аҳамиятга эга.

Физиологик фаол сунъий моддалар сабзавотчиликда ва мевачиликда ёш мева тугунларининг ва хом меваларнинг тўкилиб кетишига қарши ҳам ишлатилади.

Ўсишни тўхтатиш ва хом меваларнинг пишишини тезлатиш мақсадида этилендан фойдаланиш мумкин. Ўсимликларнинг ҳаддан ташқари ўсиб кетишига (натижада ётиб қолиши) қарши ретардантлардан (хлорхолинхлорид, тур, алар ва бошқалар) фойдаланилади. Буларнинг асосий таъсир этиш механизми ўстиришни тезлатувчи моддаларнинг фаоллигини пасайтиришдан иборат. Ретардантлар галлаларнинг ётиб қолишига, сабзавотларнинг ўсиб кетишига қарши кўпроқ ишлатилади.

## 8.5 ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ТИНИМ ҲОЛАТЛАРИ

Юксак ўсимликларнинг ўсиш жараёни маълум даврийлик хусусиятига эга. Энг фаол ўсиш, секин ўсиш ва тиним даврлари ритмик равишда навбатлашиб туради. Бундай ритмик даврийлик йил фаслларининг алмашилиб туриши билан боғлиқ. Фақат доим нам ва ҳаво ҳарорати кам ўзгарадиган тропик ерларда ўсимликлар бутун йил давомида тўхтовсиз ўса олади. Фасллар асосида иқлим шароити ўзгарадиган барча ерларда ўсимликлар куздан бошлаб, асосан қишда ўсишдан тўхтайтиди, барглари тўкади, ҳатто ёш новдаларидан ҳам ажралади, яъни тиним ҳолатига ўтади. Тиним ҳолатида барча ҳаётий жараёнлар тўла тўхтамайди, балки фаол модда алмашинув жараёни жуда секинлашади. Тиним ҳолатига ўтган дарахтлар, буталар, кўп йиллик ўтлар, туганаклар, илдизпоялар, уруғлар ва умуман тирик ҳужайраларга эга бўлган ўсимлик органлари ва бутун ўсимликда нафас олиш тўхтамайди. Фақат нафас олиш жадаллиги жуда паст бўлади.

Ўсимликлардаги икки хил тинимлик яхши ўрганилган: мажбурий тинимлик; физиологик тинимлик.

Мажбурий тинимликнинг асосий сабабчиси ташқи шароит омилларидир. Яъни ўсиш учун зарур шароитнинг йўқлиги сабабли ўсимлик тинимлик ҳолатига ўтишга мажбур бўлади. Мажбурий тинимлик даврийлиги айниқса, дарахтлар, мевали дарахтларда ва кўп йиллик ўсимликларда ҳар йили такрорланиб туради. Бу ўсимликларда ташқи ўзгаришлардан ташқари, ички захира моддаларнинг кимёвий ўзгаришлари ҳам юз беради. Кузда ва қиш бошларида дарахтларнинг новдалари ва куртакларида тўпланган крахмал захиралари аста-секин шакарларга айланади. Тўқималарда сувнинг миқдори ҳам камаяди. Бунинг натижасида уларнинг совуққа чидамлилиги ошади. Баҳорга келиб, бунинг аксича ўзгаришлар бўлади ва фаол ўсиш бошланади. Кўпчилик ўсимликлар тинимлик ҳолатини махсус органлари — илдиз туганаклар, пиезбошлар, илдиз поялар ҳолатида ўтказадилар. Ёзнинг жазирама иссиқларини ҳам шу ҳолатда ўтказишлари мумкин. Уруғлар ҳам сувнинг миқдори кам бўлганда ўзгаришнинг тинчлик ҳолатини сақлайди. Агар улар етарли сув билан таъминланса, фаол ўсиш бошланади.

Физиологик тинимлик ўсимликнинг ички сабаблари асосида содир бўлади. Масалан, ички муртак ва ташқи қобиқнинг хусусиятлари туфайли унмаслиги мумкин. Бунга муртакнинг физиологик ва морфологик тўла етилмагани ёки бошқалар сабаб бўлиши мумкин. Маълум даражада фигогормонларнинг баланси (ИАК, цитокининлар, гиббереллинлар ва АБК) орқали тинимлик бошқарилади. Тинимлик ҳолатида АБКнинг миқдори кўп, аксинча тинимликдан чиққанда эса гиббереллин ва цитокининларнинг миқдори кўпаяди. Ёзги куртаклар ҳам ички омиллар таъсири натижасида тинимлик ҳолатида бўлади.

Янги қазиб олинган картошқа иссиқ жойда ва нам тупроқда ҳам униб чиқмайди. Бир неча ойдан кейин эса унинг униб чиқишини қуруқ ҳаво ва совуқ жойда ҳам тўхтатиб бўлмайди. Кўп ўсимликларнинг янги йиғиштириб олинган уруғлари маълум вақт ўтмагунча унмайди. Буни уларнинг йиғиштириб олингандан кейинги тинимлик даври ёки пишиб етилиш муддати билан изоҳлаш мумкин. Бу давр ўсимликлар турларига боғлиқ. Масалан, бугдой донларида 2 ҳафтадан 2 ойгача, чигитда бир ой, гилосларда 150-160 кун ва ҳоказо бўлади.

Тинимлик ҳолатининг хусусиятларини ўрганиш натижасида уларни бошқариш усуларини ишлаб чиқиш ва бундан самарали фойдаланиш мумкин.

Уруғларни экиш олдидан қиздириш усули билан тинимлик даврини қисқартирса бўлади. Эфиризация ва иссиқ ванналар усули ҳам яхши натижа беради. Масалан, сирен буталари ёпиқ идишда бир-икки кеча-кундуз давомида эфир буғларида сақланса, тинимликдан чиқиб, тез ўса бошлайди ва гуллайди. Ўсимликнинг ер усти қисми 30-350 мм. гача иситилган сувга туширилиб, 9-12 соат тугилади. Шундан сўнг ўсимлик ўсиш учун қулай

шароитга кўчирилади. Эндигина йиғиштириб олинган картошка туганакларини қайта экиш учун уларни 30 минут мобайнида 0,00025-0,0005 фоизли гиббереллин ва 2 тиомочевина эригмаларида ивиштириш этилади.

Мевали дарактларнинг уруғларини тезроқ тинимликдан чиқариш учун старификация усулидан фойдаланилади. Бунда олма, нок, шафтоли, ўрик каби боғдорчилик дарактларининг уруғлари нам кумга кўмилиб, совуқроқ жойда (+ 5° га яқин) сақланади. Натижада уруғларнинг тинимлик даври баҳорга чиқиш билан тамом бўлади ва улар бир текис униб чиқади.

Уруғлар таркибидаги табиий ингибитор абсцизин кислотанинг (АБК) миқдорини ўзгартириш усули билан ҳам тинимликни бошқариш мумкин. Масалан, тисса дарактининг тинимликдаги уруғи АБК ни юниб чиқарадиган озми эритмасида ивигилса, уруғлар уна бошлайди. Аксинча, юниган уруғлар АБК эритмасида ивигилса, улар яна тинимликка ўтади ва унимайди.

Айрим вақтларда ҳосил сифатини яхши сақлаш учун тинимликни узайтириш ҳам зарур бўлиб қолади. Қишда сақланадиган картошка эрта баҳордан уна бошлайди ва захира озми моддаларни кўп сарфлайди. Бунинг олдини олиш учун 0,5 фоиз гидрел эритмасини пуркаш тавсия этилади. Бундай картошкалар 5 ойгача яхши сақланади.

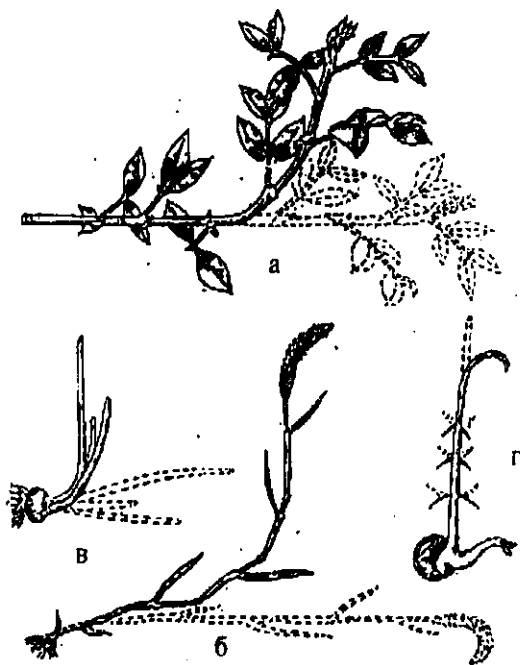
Шундай қилиб, махсус усуллардан фойдаланиб, уруғлар ва ўсимлик органларининг тинимлик даврини бошқариш мумкин. Бу жараёнларнинг физиологик асосларни ўрганиш қишлоқ хўжалигида катта аҳамиятга эга.

## 8.6. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ҲАРАКАТЛАРИ

Ўсимликларнинг ўсувчи органлари ташқи таъсир натижасида эгилиши, ётиб қолиши ва янгидан яна тик бўлиб ўсиши мумкин. Бу улардаги ҳаракатлар натижасидадир. Ўсиш ҳаракатлари бир неча хил бўлади: тропизмлар, настик ҳаракатлар, нугация ҳаракатлари ва бошқалар.

**ТРОПИЗМЛАР.** Тропизм ҳаракатини ўсимликларга бир томонлама таъсир қиладиган ташқи шароит омиллари вужудга келтиради. Тропизм юнонча сўз бўлиб, “tropos” – бурилиш маъносини билдиради. Табиатда тропизм ҳаракатларига кўплаб мисол келтириш мумкин. Уларнинг асосий сабаби шундаки, поя, илдиз ва барг ўсувчи қисмларининг бир томонидаги ҳужайралар тезроқ чўзилади ва ўсади. Ҳужайраларнинг бундай тез ўсишига фитогормонлар (ИСК, АБК) сабаб бўлади. Бу ўстирувчи моддалар иштирокида ўсувчи органнинг тезроқ ўсган томони ташқарига қараб қуббасимон бўлиб чиқади, ўсиш секинлашган томони ичига қараб букилади ва ўсимлик органи ўсиш секинлашган томонга эгилади. Тропизмлар мусбат ва манфий бўлади. Таъсир этувчи манбага қараб йўналган ҳаракатга мусбат, манбадан қочувчи ҳаракатга манфий дейилади.

Геотропизм — ўсимликларнинг ернинг тортиш кучига асосан ўсиш ҳаракатидир. Яъни уруғ ерга қандай тушишидан қатъи назар унинг пояси ер устига, илдизи эса пастга қараб ўсади. Бунда пастга қараб ўсадиган илдизларда мусбат геотропизм, юқорига қараб ўсадиган пояда манфий геотропизм мавжуд (84-чизма). Шу туфайли илдиз тупроқ ичига кириб, ундан сув ва озиқа моддаларни сўради, пояси эса ер устига чиқади ва барглари ёрдамида ёруғлик энергиясидан фойдаланади. Органларнинг горизонтга нисбатан ўсиши муҳим биологик мослашув бўлиб, ўсимликнинг бутун ҳаёти давомида сақланади. Агар ўсимликлар бирор ташқи таъсирдан эгилса ёки ётиб қолса, уларнинг ёш ўсувчи органлари яна тик бўлиб ўсади. Бу уларнинг ўсиш жараёнининг хусу-



84-чизма. Манфий (А-Б) ва мусбат геотропизм эгилишлар.  
 а—бурчоқ; б—галладошлар пояси; в—пиезнинг ёш пояси; г—нўхат  
 майсасининг илдизи.

сиятларидан келиб чиқади. Масалан, нўхат ўсимтасини олиб горизонтал ҳолатга қўйсақ, бир неча соатдан сўнг унинг пояси юқорига, илдизи пастга қараб эгилади. Агар илдизчаларнинг устига туш билан биридан маълум узоқликда белгилар қўйсақ, у ҳолда илдизнинг қайси жойи энг кўп чўзилса, шу жойнинг энг кўп пастга томон эгилганлигини кўраемиз. Тўла ўсган жойларда эса ҳеч қандай эгилиш бўлмайди

(85-чизма). Демак, эгилиш кўпайиш хусусиятига эга бўлган меристема тўқималарида содир бўлади.

Бошоқли ўсимликларнинг пояси ётиб қолганда илдизга яқинроқ қисмидан эгилиб, бутун гавдаси билан қайтадан кўтарилиш қобилиятига эга. Чунки бошоқли ўсимликларнинг бўғимлари ўсиш қобилиятини жуда узоқ сақлайди. Шунинг учун ҳам улар горизонтал ҳолатга тушиши билан бўғимнинг пастки томони юқориги томонидан тезроқ ўса бошлайди ва поя юқорига кўтарилади (84-чизма, б-шакли).

Илдизларнинг эса аксинча, юқори томони пастига нисбатан тезроқ ўса бошлайди. Илдизнинг геотропик сезгирлиги унинг энг учигаги 1-2 мм жойида тўпланади. Ч.Дарвин (1880) ўз тажрибаларида учи кесилган илдизнинг горизонтал ўсиб, ернинг тортиш кучини сезиш қобилиятини йўқотганлигини аниқлаган.

Ўсимлик ернинг тортиш кучи йўналишини қандай сезганлигини аниқлаш муҳим аҳамиятга эга. Кейинги йилларда бу жараён механизмини ўрганиш соҳасида бир қанча ишлар қилинди. Айниқса, ўсиш гормонлари ҳақидаги таълимот бу масалани ҳал қилишда анча ёрдам берди. Бунда турли органларнинг геотропик сезиш ҳудудининг ўсиш гормони тайёрловчи ҳудуди билан тўғри келиш факти муҳим аҳамиятга эга бўлади. Тажрибаларда – индоллил сирка кислотасининг (ИСК) ҳаракатини ўрганиш натижасида унинг геотропизмга ҳам алоқаси борлиги аниқланди. Бу гормон қаерда кўп тўпланса, ўша ердаги ҳужайраларнинг ўсиши тезлашади.

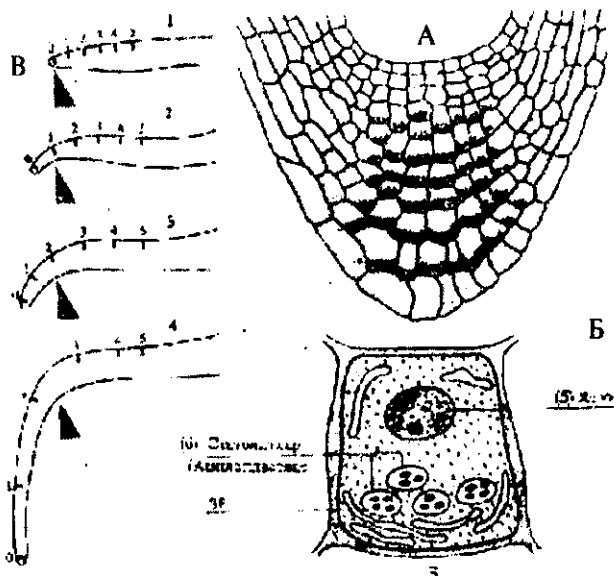
Илдизларда синтезланадиган абсцизин кислота (АБК) – ингибиторнинг миқдори ҳам катта аҳамиятга эга. Бу бирикмалар тўпланган ҳужайраларнинг ўсиши жуда секинлашади. Илдизлар горизонтал жойлаштирилганда, АБК ўсувчи қисмининг пастки ҳужайраларида тўпланади ва уларнинг ўсишини сусайтиради. Натижада ўсувчи қисмининг юқори ҳужайралари ИСК иштирокида тез ўсади ва пастки ҳужайраларнинг ўсиши эса АБК иштирокида сусаяди. Бундай жараёнлар натижасида илдиз пастга қараб эгилади.

Кейинги йилларда илдизнинг геотропизм ҳаракати статолитларга боғлиқ деб тушунтирилмоқда. Цитоплазмадаги статолит крахмали жойлашган таначалар амилопластлар дейилади. Статолитларга эга бўлган ҳужайралар статоцитлар дейилади. Илдизларда статоцитлар вазифасини илдиз қинининг марказий ҳужайралари бажаради (85-чизма).

Фототропизм деб ўсимликларнинг ёруғлик энергиясининг йўналишига қараб бурилиш қобилиятига айтилади. Ёш ўсимликлар ва уларнинг ўсиш қисмлари ёруғлик манбаи томонга қараб бурилади. Бундай ҳаракат мусбат фототропизм дейилади. Бундай фототропизмни уйларда ўстирилувчи ўсимликларда яққол кузатиш мумкин. Ўсимлик ўстирилган туваклар деразага яқинроқ жойда сақланса, ўсимликлар ёруғлик тушган томонга эгилади. Ёруғлик манбаидан тескари томонга қараб эгилиш манфий фототропизм дейилади. Барг пластинкасининг қуёш нурларига пер-



пендикуляр равишда жойланиш қобилияти диафототропизм дейилади. Умуман, дарзовентрал тузилишга эга бўлган органлар, яъни устки ва остки томонларининг тузилиши фарқ қиладиган (барглар) органлар — диафототропизмга, радиал тузилишдаги ўқ органлар эса мусбат ёки манфий фототропизмга эга бўладилар.



85-чизма. Илдизнинг геотропик реакцияси:

A—илдиз қиқидаги статокитлар;

B—статокитларнинг тузилиши; B—илдизларнинг геотропик эгилиши; 1—илдизнинг бошланғич горизонтал ҳолати; 2—икки соатдан кейин; 3—7 соатдан кейин; 4—23 соатдан кейин; 5—ядро; 6—статолитлар (амилопластлар).

Фототропизм қобилияти асосан ўсимликнинг ер устки органларига хос. Мусбат ва манфий фототропизм доимий бўлмай, ёруғлик кучига ҳам боғлиқ. Масалан, кучсиз ёки меъёридаги ёруғликда мусбат хусусиятга эга бўлса, мусбат эгилишлар манфий эгилишларга айланади.

Ўсимлик ҳаётида фототропизм катта аҳамиятга эга. Чунки ўсимликлар ва уларнинг барглари ёруғлик энергиясидан яхшироқ фойдаланиш учун энг қулай ҳолатда жойлашади. Фототропик ҳаракатлар умуман дарахтларнинг соясида, уй ичида ва ёруғлик сийрак бўлган жойларда очик жойларга нисбатан яхшироқ сезилади. Фототропизм хлорофиллнинг бўлишига боғлиқ эмас. Аксинча, хлорофилли ўсимликлар (қоронғида ўстирилган) яшил ўсимликка нисбатан кўпроқ сезгир бўладилар. Шунинг учун ҳам, одатда аниқ фототропик тажрибалар учун қоронғида ўсган ўсимликлар ишлатилади. Бундай тажрибалар қоронғи қутиларда ва хо-

наларда олиб борилади. Ёруғлик бир томондаги кичкина тешик орқали киради. Бундай тажрибаларда ўсган ўсимликлар ёруғлик тушадиган тешик томонга эгилади. Агар ўсимликнинг ўсиш нуқтасини қора қоғоз билан ёки бошқа қалпоқча билан ёпиб, клеоптил қисмини бутунлай қопласак, пояда ёруғлик томонга эгилиш бўлмайди. Аксинча, поянинг пастки қисмини очиқ қолдирсак, ўсимлик бутунлай ёритилгандек эгилади. Демак, ёруғликни фақат ўсимликларнинг апикал қисмидаги меристема тўқималари сезади ва унга жавоб қайтаради.

Мусбат фототропизм механизми шундан иборатки, поянинг ёритилган томонидаги ўстирувчи гормонлар (ИСК) қарама-қарши (ёритилмаган) томонига кўпроқ силжийди. Натижада поянинг ёритилган томонидаги хужайраларнинг ўсишидан ёритилмаган томонидаги хужайраларнинг ўсиши жадалроқ бўлади ва поя эгилади.

Ёруғлик спектрининг ҳамма нурлари ҳам бир хил фототропик таъсир қилавермайди. Унинг қизил нурлари энг оз таъсир этади ва қисқа тўлқинли нурлар томонига ортиб боради. Спектрнинг кўк рангли (465 нм) қисмида энг юқори фототропик сезгирлик бўлади, кейин спектрнинг кўк-бинафша рангли қисмида пасая бошлайди.

Ўсимликларда кимёвий моддаларнинг таъсири натижасида содир бўладиган ҳаракат хемотропизм дейилади. Бу ҳодиса организмларга ўзларининг илди, гиф ва сўрғичларини озиқа манбаига йўналтиришга ёрдам беради. Хемотропизм мусбат ва манфий бўлиши мумкин. Мусбат хемотропизм асосан турли озиқа моддалари таъсирида вужудга келади. Чунки илдишлар улар томонга ўсади. Манфий хемотропизм кислоталар, ишқорлар ва бошқа ҳар хил заҳарли моддалар таъсирида вужудга келади. Бу хусусиятлар илдишлар учун катта аҳамиятга эга. Хемотропизм туфайли илдишлар тупроқдаги органик ва анорганик ўғитларга томон ўсади ва улардан яхши фойдаланади. Илдишлар ноқулай кимёвий таркибга эга бўлган тупроқ қатлаמידан қочади.

Ўсимликларда муҳитнинг намлиги таъсир қилиши натижасида содир бўлган ҳаракати гидротропизм дейилади. Бу ҳаракат кўпроқ илдишларда бўлади. Нам тупроқ ичида нотекис тарқалган вақтда илдишлар намлироқ жойларга йўналади. Ҳатто очиқ ҳавода ҳам илдишларнинг намланган сатҳлар томонга қараб эгилганликларини кузатиш мумкин. Гидротропик сезгирлик ҳам илдишнинг ичида бўлади.

Ўсимликларда ҳарорат таъсири натижасида содир бўладиган ҳаракат термотропизм дейилади. Бунда ҳароратнинг нотекис тарқалиши натижасида илдишларнинг ва пояларнинг эгилиши юзага келади. Бу ҳолда мусбат ва манфий термотропизмлар мавжуд. Оптимумдан пастроқ нисбий ҳароратда ўсимликлар иссиқроқ томонга эгилади (мусбат термотропизм), оптимумдан юқори ҳароратда улар аксинча совуқроқ томонга эгилади (манфий термотропизм). Ҳарорат даражалари ўсимлик турларига боғлиқ. Масалан, ҳарорат нўхатлар учун 32°C

ва маккажўхори учун 38°C дан кам бўлганда мусбат эгилишлар, ундан ошганда манфий эгилишлар содир бўлади.

**НАСТИК ҲАРАКАТЛАР.** Бутун ўсимликка баравар таъсир қиладиган қўзғатувчилар (ҳарорат, ёруғлик ва бошқалар) воситаси билан бўладиган ҳаракатлар — настик ҳаракатлар дейилади.

Кун билан туннинг алмашилиши сабаб бўладиган ҳаракат — никтинастик ҳаракат энг кўп тарқалган. Жуда кўп гуллар эрталаб очилади, кечаси эса ёпилади. Бошқалари эса кечаси очилади (намозшомгул), кундузи ёпилади. Кўп ўсимликларнинг барглари ҳам кун билан кечанинг алмашиб туришига қараб ўз ҳолатларини ўзгартириб туради. К. Линней бундай ҳаракатларга асосланиб “флора соатларини” тузишга ҳаракат қилган. Бунинг учун у эрталаб ва кечқурун турли соатларда очиладиган ва ёпиладиган ўсимликларни бир жойга тўплаб ўстирган.



86-чизма. Ловия барги: а—кундузи; б—кечаси.

Никтинастик ҳаракатнинг содир бўлишига ёруғлик ёки ҳароратнинг ўзгариб туриши сабаб бўлади (фотонастия ёки термонастия). Термонастик ҳаракатга лола гулининг очилишини мисол қилиш мумкин. Яъни ёпиқ ҳолдаги гулларни иссиқ жойга киргазиш билан тезда очила бошлайди.

Баъзи гуллар (нилуфар, қоқи ва бошқалар) фақат ёруғликда очилади. Булар фотонастиёга мисол бўлади. Кўп ўсимликларнинг барглари ҳам кечаси осилиб, вертикал ҳолатга, кундузи эса горизонтал ҳолатга ўтади (86-чизма).

Ўсимликлар ҳар хил тебранишларга ҳам жавоб қайтаришади. Бунга сейсмонастик ҳаракатлар дейилади. Бунинг бўтакўз гулида кўриш мумкин. Гулнинг оталик ипларига тегиш билан улар дарҳол қисқаради. Натижала оналикни ўраб олган чангдонлар пастга қараб эгилади. Зирк ўсимлигининг оталик иплари алоҳида ёстиқчаларга тегиб қолган вақтда уларнинг асослари тез эгилиб, чангдонлар оналик тумшукчасига урилади. Бу ҳаракатлар ўсимликларнинг чангланиш жараёнига боғлиқ.

Сеймонастик ҳаракатларга уятчан мимоза (*Mimosa pudica*) жуда яхши мисол бўлади. Агар мимозанинг баргига озгина тегилса у дарҳол осилиб қолади (87-чизма). Бу ҳаракатланиш механизми бўгинларнинг устки ва пастки ярмида тургор ҳолатининг ўзгариб туриши натижасида содир бўлади. Титраш вақтида бўгинларнинг пастки ярмида протоплазманинг ўтказувчанлиги бирданига ортади ва шунгача таранг бўлиб турган хужайра пўсти протоплазманинг қаршилигига учрамаганлиги сабабли қисқариб, хужайра шираси сувнинг бир қисмини хужайра ораллиқларига чиқаради. Натижада тургор ҳолати пасаяди, аммо бўгинларнинг устки хужайралари тургор ҳолатида қолганлигидан, у бўгинни пастга қараб эгади ва шу сабабли барглари ҳам пастга эгилади. Бироз вақт ўтгандан кейин суюқлик қайтадан шимилади ва бўгин тўғриланади қолади.

Умуман, ўсимликларда бундай ҳаракатнинг мавжудлиги ҳимоя вазифасини бажаради. Тропик ўрмонларда бўладиган тўхтовсиз бир неча кеча-кундуз давомидаги ёпнгарчиликдан зарарланмасдан сақланиши мумкин. Сеймонастик ҳаракатлар ҳашаротхўр ўсимликларда ҳам кузатилади. Уларнинг ҳам ҳаракат механизми хужайраларнинг ташқи таъсироси натижасида ўз тургор ҳолатларини ўзгартириш қобилиятига асосланган.

**НУТАЦИЯ ҲАРАКАТЛАРИ.** Табиатда бошқа ўсимликларнинг танасига ўралиб ёки чирмашиб ўсувчи ўтсимон ўсимликлар мавжуд. Бундай ҳаракатта нутация ҳаракати дейилади. Бу гуруҳга кирувчи ўсимликларнинг ўсиш нуқталаридаги доиравий ҳаракат пая ички ва ташқи томонларининг бир меъёрда ўсмаганлиги натижасида содир бўлади. Айниқса, доиравий нутация чирмашиб ўсувчи ўсимликларнинг (печак ўтлар, зарпечак, лианалар ва бошқалар) пояларида яхши ҳаракатланали. Бу ўсимликларнинг бир марта айланиш узунлиги 2 дан то 12 соатгача давом этиши мумкин. Кўпчилик лианалар чапга, яъни ўсиш нуқталари соат стрелкасига қарама-қарши ўсади. Бошқа гуруҳлари эса ўнгга – соат стрелкасининг йўналиши бўйича ўралиб ўсади. Нутацион ҳаракат қилувчи ўсимликларнинг кўпчилиги ёруғлик энергиясидан самарали фойдаланадилар. Чунки бу ҳаракат натижасида улар бошқа энг баланд ўсимликларнинг танасига чирмашиб, энг юқори қисмгача кўтариладилар.

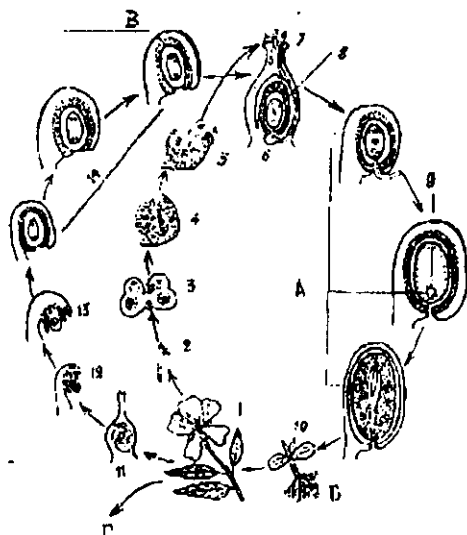


87-чизма. Мимозанинг шохи: чап томонда—иккита очик барг; ўнг томонда кўзгалиш натижасида осилган ва ёпилган барг.

## 8.7. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ РИВОЖЛАНИШ БОСҚИЧЛАРИ

Ўсимликларнинг ҳаётий цикли (онтогенези) тухум ҳужайранинг уруғланиши ва зиготанинг ҳосил бўлишидан бошланади ва то табиий ўлишигача давом этиб, мустақил ривожланиш жараёнларини ўз ичига олади. Ҳаёт циклининг бошланиши асосан вегетатив органларнинг ўсиш жараёнлари билан тавсифланади. Кейин вояга етиш, кўпайиш, охирида қариш ва ўлиш билан якунланади. Умуман, бу циклни асосини ўсиш ва ривожланиш ташкил этади. Ўсимликнинг ўсиши асосан унинг массаси ошишидан ва поя, барг, илдиз каби вегетатив органларнинг такрор вужудга келишидан иборат бўлади. Бу органларнинг асосий вазифаси ўсимликларда органик моддалар тўплаш ва репродуктив органлар ҳосил бўлиши учун шароит яратишдир. Ривожланиш жараёнида эса ўсимликлар танасида биринкетин кечадиган сифатий ўзгаришлар содир бўлади.

Олий ўсимликларнинг ҳаёт циклини тўрт босқичга бўлиш мумкин: 1) эмбрионал; 2) ювенил (ёшлик); 3) репродуктив (вояга етиш ва кўпайиш); 4) қариллик (ёки табиий ўлим).

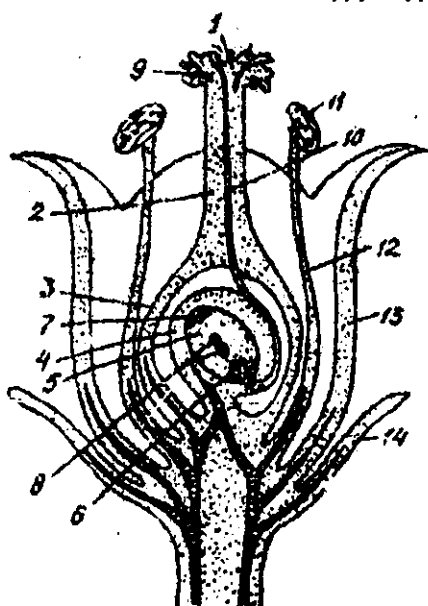


88-чизма. Ёпиқуруғли ўсимликлар онтогенезининг босқичлари:

A—эмбрионал; B—ювенил, B—вояга етиш ва кўпайиш; Г—қариш; 1—гул; 2—чанглагич; 3—микроспора (чанг)нинг оналик ҳужайрали чангдони; 4—микроспоралар тетрадаси (тўртлиги); 5—чанг дончалари; 6—стилган мевачи (уруғчи); 7—чангланиш; 8—муртак халтаси; 9—ёш муртак; 10—майса; 11—стилмаган мевачи; 12—тўрт мегаспорали (макроспоралар) уруғ муртак; 13—бир мегаспорали уруғ муртак; 14—муртак халтасининг ривожланиши.

**ЭМБРИОНАЛ БОСҚИЧ.** Онтогенезнинг эмбрионал босқичи зиготадан бошлаб то уруғнинг пишишигача бўлган даврда муртакнинг ривожланиш жараёнларини ўз ичига олади (88-чизма).

Барча ёпиқуруғли ўсимликларда уруғланиш жараёни олдидан чангланиш бўлади. Яъни чанглар оналик тумшукчасига тушади ва тумшукчадан ажралиб чиққан томчи эритмада бўртган чангнинг ўсиши бошланади. Бу вақтда чангнинг сиртқи пўсти (экзина) ёрилади. Ички пўсти (интина) эса узун найчага айланиб пастга қараб чўзилади ва устунча бўйлаб тугунчага бориб етади. Чанг найчаси уруғ куртакчаси ёки муртак халтачасига етгач



89-чизма. Ёпиқуруғли ўсимликлар гулининг тузилиши:  
 1-тумшукча; 2-устунча; 3-туғунча;  
 4-уруғ куртак; 5-муртак қончаси; 6-тухум ҳужайра; 7-антипардалар; 8-иккита қутбий магдлар; 9-тумшукчада уяётган чанг доначаси; 10-чанг найи; 11-чангдон; 12-чангчи иппи; 13-гултож; 14-гулкаса.

очилади ва ундаги иккита сперманинг биғтаси тухум ҳужайра ядроси билан, иккинчиси муртак халтачасининг иккиламчи ядроси билан қўшилиб уруғланади (бу ҳодиса йирик цитолог олим С.Т.Навашин томонидан очиқган). Уруғланган ҳужайраларнинг бўлиниш жараёни бошланади. Айни вақтда уруғ куртакчасида ва гулнинг бошқа бўлақчаларида бир қанча бошқа ўларишлар ҳам юз беради. Уруғ куртак пардалари ўсиб уруғ қобигини, туғунча деворчалари эса ўсиб мева қавагини ҳосил қилади. Мева қавагини ҳосил қилишда кўпинча гул тағлиги ҳам қисман иштирок этади. Гулнинг бошқа қисмлари тўқилиб кетади (89-чизма).

Уруғланиш жараёни тугайдан кейин зиготада РНКнинг синтези тезлашади ва тўғлана бошлайди. Эндоспермнинг ривожланиши учун ИСК ва цитокинин керак бўлади. Улар уруғнинг нуцеллус қисмидан оқиб келади. Бу оқим доимий хусусиятга эга. Муртакнинг ривожланиши би-

лан бир қаторда ҳужайраларда ИСКнинг концентрацияси ҳам ошиб бо-  
ради ва цитокининлар тўхтовсиз оқиб келаверади.

Уруғ муртагининг ривожланиши ва дифференциацияси бирин-ке-  
тин бориб, бир неча гуруҳ дастлабки органларни ҳосил қилувчи  
ҳужайралар шаклланади (поя, илдиз, уруғбаргчалар) ва прокаμβий  
пайдо бўлади. Шу билан бир вақтда уруғда захира моддалар ҳам  
тўплана бошлайди. Бу моддалар уруғга асосан сувда яхши эрийдиган  
бирикмалар (шакарлар, аминокислоталар, ёғ кислоталари) ҳолида  
оқиб келади ва у ерда сувда бутунлай эримайдиган бирикмалар  
(крахмал, ёғлар, оқсиллар) ҳолатида тўпланади.

Уруғлар ривожланишининг бу босқичи жуда фаол хусусиятга эга  
бўлиб, ИСК цитокининлар ва гиббереллинларга бўлган талаб ҳам  
ошади. Шунинг учун бу тўқималарнинг ўзларида ҳам фитогормонлар  
кўп миқдорда синтезланади.

Пиша бошлаган уруғларнинг қуруқ оғирлиги тез кўпаяди, сувнинг  
миқдори аксинча камаё бошлайди. Тўла пишган уруғларда сувнинг  
миқдори жуда кам бўлади. Шу билан биргаликда ауксинлар, цитоки-  
нинлар, гиббереллинларнинг ҳам миқдори камаёди. Абсциз кислота-  
нинг миқдори эса аксинча кўпаяди.

Шундай қилиб, уруғда муртакнинг ривожланиш жараёнлари фито-  
гормонлар иштирокида содир бўлади. Дастлаб фитогормонлар эндосперм  
ва бошқа тўқималардан оқиб-кела бошлайди, кейинчалик улар ўзлари  
фитогормонларни синтезлайди ва ҳатто ауксинларни атрофга ҳам чиқа-  
ради. Пишган уруғларда эса бу жараён тўхтабди.

**ЮВЕНИЛ БОСҚИЧ.** Бу ўсимликларнинг ёшлик босқичи ҳисобла-  
нади. Уруғларнинг унишидан бошлаб то ўсимликларда репродуктив  
органлар ҳосил қилиш қобилятининг пайдо бўлишигача давом этади.  
Ювенил босқичда ўсимликларнинг вегетатив органлари (поя, новда-  
лар, илдиз тизими ва барглар) тўла шаклланади. Ўсимликлар асосан  
вегетатив масса тўплаш билан тавсифланади. Бу босқичда ўсимликлар-  
да жинсий кўпайиш қобиляти бўлмайди.

Уруғларнинг униш жараёнлари юқорида кўрсатилган эди. Уруғ  
муртагидан ўсиб чиққан илдизчаларда фитогормонларнинг (гибберел-  
лин, цитокининлар) синтези бошланади. Синтезланган фитогормонлар-  
нинг бир қисми пояга ўтказила бошланади. Натижада ёш илдизлар  
тупроқдан озиқлана бошлайдилар. Фитогормонлар билан таъминланган  
гипокотилнинг (асосан икки паллалиларнинг уруғида) ёки мезокотил-  
нинг (ғаллаларда) чўзилиши натижасида поя ўсади. Ер устигача чиққан,  
этиолланган поячада эпикотил (биринчи ҳақиқий бўғим оралиғи) ва  
баргларнинг ўсиши жадаллашади. Ёш ўсимликлар хлорофиллнинг ҳосил  
бўлиши натижасида яшил рангга киради ва автотроф озиқланишга ўтади.  
Ўсимликларнинг атмосферадан ва тупроқдан озиқланиши ва ўсиш жа-  
раёнларининг фаолланиши натижасида ўсимликлар тўла шаклланади ва  
вегетатив масса кўп миқдорда тўпланади.

Ювенил даврнинг давоми ўсимлик турларига боғлиқ. Бу одатда бир неча haftaдан (бир йиллик ўсимликлар) то ўнлаб йилларгача (дарахтлар) давом этиши мумкин. Бу даврда ўсимликларнинг илдиз ҳосил қилиш қобилияти кучли бўлади ва ундан боғдорчиликда фойдаланилади. Чунки қаламчаларда ауксинларнинг миқдори кўп бўлади. Бу даврнинг охирига келиб, ўсимликларда репродуктив органлар ҳосил қилиш қобилияти вужудга келади.

**ВОЯГА ЕТИЛИШ ВА КЎПАЙИШ БОСҚИЧИ.** Бу босқичда ўсимликлар энг ҳаётий даражада бўлиб, шоналар, гуллар, уруғлар ва мевалар ҳосил қилиш қобилиятига эга бўлади. Ўсимликлар ривожланиш хусусиятлари асосида бир йиллик, икки йиллик ва кўп йиллик гуруҳларга бўлинади. Уларнинг онтогенезлари бир-биридан кескин фарқ қилади.

Ҳаётида бир марта гуллаб мева тугувчи ўсимликлар монокарпик дейилади. Буларга барча бир йиллик ўсимликлар, айрим икки йилликлар (сабзи, карам, пиёз) киради. Кўп йиллик ўсимликларнинг ичида ҳам монокарпиклар бор. Масалан, бамбук 20-30 йил яшаб, бир марта гуллайди ва меваси етилгандан кейин қуриydi. Мексика агаваси ватанида 8-10 йилда ва Европада 50 йилда бир марта гуллайди (гул тўпламининг баландлиги 10 м бўлиб, 1,5 млн.га яқин гулчадан иборат). Ўрта Осиё чўларида яшайдиган ферула ўсимлиги кўп йил яшайди, ҳаётида бир марта гуллайди ва ўлади.

Ҳаётида кўп марта гуллаб мева тугадиган ўсимликлар поликарпик ўсимликлар дейилади. Буларга барча кўп йиллик ўсимликларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Барча мевали дарахтлар ҳам шулар жумласига киради.

Ўсимликларнинг гуллаш босқичига ўтиши мураккаб жараёнлардан иборат бўлиб, ички ва ташқи омилларга боғлиқ. Экологик омиллардан ҳарорат (яровизация), кеча-кундуз, ёруғлик ва қоронғилик даврларининг алмашиб таъсир этиши (фотопериодизм) ёки эндоген омиллар ўсимликларнинг гуллаш жараёнида муҳим аҳамиятга эга бўлади.

Яровизация, яъни паст ҳароратнинг таъсири асосан кузги ўсимликлар учун зарур ҳисобланади. Бундай зарурат бўлмаган ўсимликлар баҳорилар дейилади. Яровизация, одатда 1-3 ойгача давом этиб, энг самарадор ҳарорат  $0^{\circ}$  дан  $7^{\circ}\text{C}$  гача ҳисобланади. Иссиқсевар ўсимликларда эса  $10-13^{\circ}\text{C}$  бўлиши мумкин. Шу омилнинг таъсири асосан бўлиниб кўпайиш жараёнидаги фаол ҳужайраларда содир бўлади (муртакда, пояда ва баргларидаги апикал меристемаларда). Бу жараёнларнинг физиологик табиати ҳозиргача гула ўрганилмаган. Лекин айрим ўсимликларнинг тўқималарида яровизация натижасида кўпайиш аниқланган. Айрим ўсимликлар яровизациясиз гуллайди, бошқаларининг эса гуллаш вақти паст ҳарорат таъсир этганда анча тезлашади.

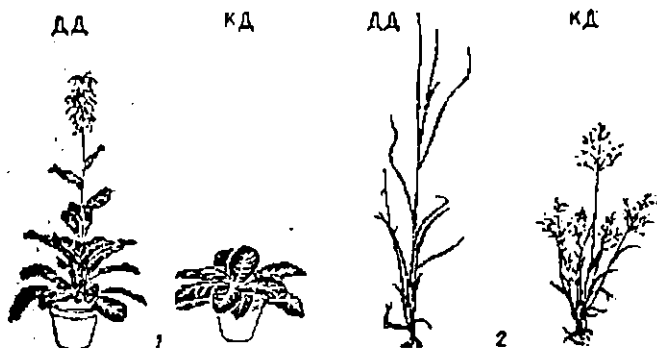
Биринчи марта фотопериодизм тушунчасини америкалик олимлар У. Гарнер ва Г. А. Аллард (1920-1923) киритдилар. Кеча-кундуз ёруғлик даврининг узун ёки қисқа бўлиши ҳам ўсимликларнинг гуллаш тезлигига фаол таъсир этади. Бу таъсир ўсимлик турларига боғлиқ бўлиб, улар узун кунлик (ДД), қисқа кунлик (КД) ва нейтрал гуруҳларга бўлинади. Узун



кунлик (яъни кеча-кундузнинг ёруғлик даври қоронғиликка нисбатан узун бўлади) ўсимликларга асосан ғаллалар, кунгабоқар, лавлаги ва бошқаларни мисол қилиш мумкин. Бу ўсимликлар кеча-кундузнинг ёруғлик даври қанча узун бўлса, шунча тез гуллаш босқичига ўтади (90-чизма). Қисқа кунлик ўсимликларга – шоли, каноп, маккажўхори, гўза, тамаки ва бошқалар кирази. Бу ўсимликлар кеча-кундузнинг ёруғлик даври 12 соатдан камроқ бўлганда тезроқ гуллайди. Айрим ўсимликлар – гречиха, нўхат ва бошқаларнинг гуллаш тезлигига куннинг узунлиги таъсир этмайди.

Ўсимликлар фотопериодик таъсирни асосан барглари орқали қабул қилади. Чунки баргларда фитогормонлар учрайди ва улар тўлқин узунлиги 660 нм ва 730 нм бўлган қизил нурларни ўзлаштиради.

Шундай қилиб, ўсимликлардаги фотопериодик хусусиятлар асосан барглари орқали содир бўлиши аниқлангандан сўнг олимлар уларнинг сабабларини ўргана бошладилар. 1937 йилда М.Х.Чайлахян “ўсимликлар ривожланишининг гормонал назарияси”ни таклиф этди. Бу назарияда қулай фотопериодизмда ўсимликларнинг баргларида гуллаш гормони – флориген ҳосил бўлади ва у гуллашга ўтишни таъминлайди, деб тушунтирилади.

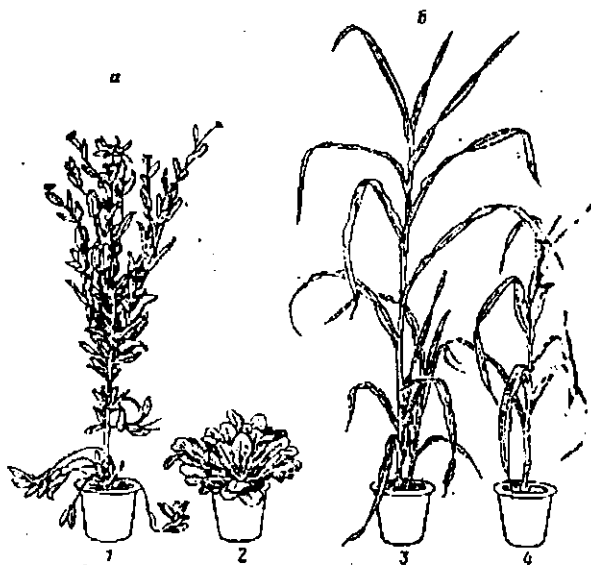


90-чизма. Узун кунлик тамаки (1) ва қисқа кунлик тариқ (2) ўсимликларига узун кун (ДД) ва қисқа куннинг (КД) таъсири.

Кейинчалик узун кунлик ўсимликларга гиббереллин эритмаси пурқалганда уларнинг гуллаши анча тезлашгани аниқланди (А.Ланг, 1956). 1958 йилда М.Х.Чайлахян флориген биоконпонентлардан иборат деган гипотезасини илгари сурди. Бу гипотеза бўйича гуллаш гормонлари гиббереллин ва антезинлардан иборат деб тушунтирилади. Кейинчалик М.Х.Чайлахян (1978) бу гипотезани тажриба орқали исботлади (91-чизма). Ўсимликларнинг гуллаш жараёни бошланиши учун баргларда маълум миқдорда гиббереллинлар ва антезинларнинг тўғланиши шарт эканлигини кўрсатди. Узун кунлик ўсимликларнинг баргида антезинлар кўп бўлиб, гиббериллинлар оз бўлади, шунинг учун ҳам улар узун кунлик ёруғликда кўпроқ гиббереллинларни тўплайди. Қисқа кунлик ўсимликларда эса

гиббереллинлар кўп бўлиб, қисқа кунлик таъсирда кўпроқ антезинларни тўплайди ва ўсимликларнинг гуллашини тезлаштиради. Нейтрал ўсимликларда эса гиббереллинлар ва антезинлар бир меъёردа тўпланиб боради ва барг тўқималарида маълум миқдорда тўплангандан сўнг гуллаш бошланади. Аммо антезинларнинг табиати ҳозир аниқланмаган.

• Ўсимликларнинг жинси хромосомаларда жойлашган генетик омиллар ва ташқи шароит омиллари таъсирида шаклланади. Ўсимликларнинг асосий жинсий органи — гул бир жинсли ва икки жинсли бўлиши мумкин. Улар бир ўсимликда (бир уйлилар) ёки бошқа-бошқа ўсимликларда (икки уйлилар) ривожланиши ҳам мумкин. Икки уйли турлар кам. Масалан, каноп, терак, тол ва бошқалар. Буларнинг эркак ва ургочи гуллари бошқа-бошқа ўсимликларда ривожланади. Бир уйли ўсимликлар эса жуда кўп.



91-чизма. Узун кунлик рудбеки ва қисқа кунлик тарих ўсимликларининг гуллашига гиббереллиннинг таъсири (Чайлахян, 1988):

а—рудбеки қисқа кунда: 1—гиббереллин пуркалган; 2—назорат; б—тарих узун кунда: 3—гиббереллин пуркалган; 4—назорат.

Ўсимликларнинг жинсини белгиловчи генлари ички ва ташқи шароит омиллари таъсирида ва ҳужайраларнинг ўзгаришига қаршилик қилмайди. Шунинг учун ҳам ўсимликлар жинсининг шаклланиши куннинг узунлиги, ёруғликнинг жадаллиги ва спектрал таркиби, ҳарорат, минерал озиқланиш, ҳаво таркиби ва бошқаларга боғлиқ бўлади. Масалан, азот ўғитлари билан яхши озиқлантириш, тупроқ ва ҳаво намлигининг юқори бўлиши, ҳароратнинг биров пастроқ бўлиши, ёруғликнинг тўлқин узунлиги қисқароқ бўлган нурларнинг таъсир этиши натижалари ургочи гуллар ва ўсимликларнинг ривожланиши-

ни фаоллаштиради. Калий, юқори ҳарорат, намликнинг камроқ бўлиши, тўлқин узунлиги узун бўлган нурлар эркак гуллар ва ўсимликларнинг ривожланишини тезлаштиради.

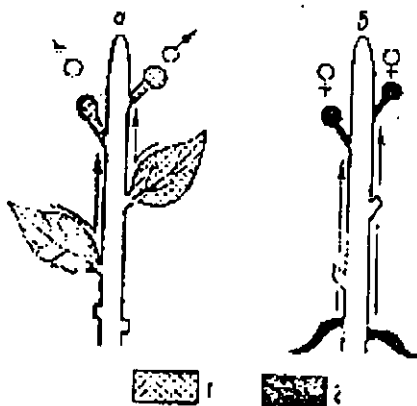
Ички ва ташқи омилларнинг таъсири натижасида ўсимликлар жинсий хусусиятларининг бундай ўзгариши асосан фитогормонлар синтезига боғлиқ эканлиги кўрсатилмоқда. 1977-1982 йилларда М.Х.Чайлахян ўз ходимлари билан ўтказган тажрибаларида бу тушунчани тасдиқлади. Агар ўсимликнинг илдизлари кесиб ташланса, цитокининлар синтези тўхтайтиди (чунки цитокининлар илдизда синтезланади) ва кўпроқ гиббереллинлар тўпланади (чунки гиббереллинлар баргларида синтезланади). Бундай ўсимликларда эркаклик хусусиятлари ва гуллари кўп ҳосил бўлади (92-чизма). Барглари кесиб ташлаш эса аксинча самарадорликка эга. Яъни урғочи гуллар кўпаяди. Шунинг учун ҳам шаҳарларда ўсадиган эркак теракларнинг ҳар йили шохларини кесиш барглариининг камайишига, натижада урғочи гуллар ҳосил бўлишига ва парлар миқдорининг камайиб кетишига сабаб бўлади.

Умуман, ўсимликларнинг илдиз тизими цитокининларни синтез қилиб, ўсимликларнинг урғочилик хусусиятларини бошқаради. Барглари эса гиббереллинларни синтез қилиб, эркаклик хусусиятларини жадаллаштиради. Ташқи шароит омилларининг таъсири натижасида эса гормонлар синтези ва уларнинг бир-бирига бўлган нисбатлари ўзгариши мумкин. Натижада бу ўзгаришлар ўсимликларнинг жинсий ўзгаришларига сабаб бўлади.

Гулларнинг уруғланиши, уларда уруғ ва меваларнинг етилиш жараёнлари эмбрионал босқичда кўрсатилган.

**ҚАРИЛИК БОСҚИЧИ.** Ўсимликлар бу босқичда уруғ ва мева ҳосил қилишдан тўхтайтиди. Уларнинг ҳаётийлик даражаси тўхтовсиз пасая боради ва табиий ўлим билан яқунланади. Ўсимликларнинг ҳаётийлик давоми уларнинг турларига боғлиқ. Масалан, эфемер ўсимликлар 2-4 ҳафта, ток 80-100 йил, қарағайлар 500 йил, эман (дуб) 1500 йил ва чинорлар 1000-2000 йил, секвойялар 5000 йил ва ҳоказо яшайди.

Қариш ва ўлиш ўсимликлар онтогенезининг охириги босқичи бўлиб, у айрим органларга – барглар, новдалар, мевалар ва бошқа қисмларига ҳам тааллуқдир. Қариш бир неча хил бўлади (93-чизма). Кўпинча бир йиллик ўсимликлар бирданига ўлади (1). Кўп йиллик ўтларнинг ҳар йили ер усти қисми нобуд бўлади, ер ости қисми эса ўзининг ҳаётийлиги

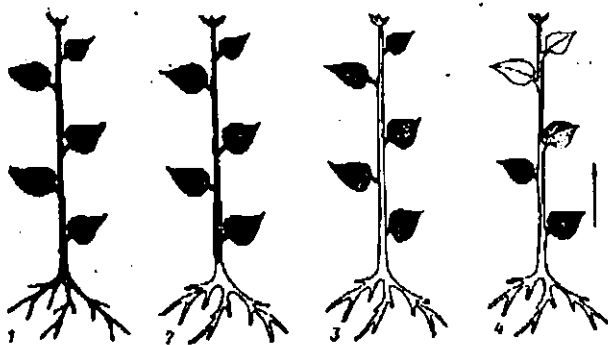


92-чизма. Ўсимлик авзаларининг фитогормонлар синтези ва жинси шаклланишидаги роли (Чайлахян, Хрянин, 1982).

ни сақлаб қолади (2). Кўпчилик дарахтларнинг барглари кузда қарийди ва тўкилади (3). Қариш жараёнида баргларда хлорофиллар, оқсиллар ва нуклеин кислоталарининг миқдори кескин камаяди. Фотосинтез жадаллиги пасая боради ва тўхтайдди. Ферментларнинг синтетик қобилияти тўхтайдди ва гидролитик фаолияти жадаллашади. Тўкилиш олди-дан барг ва мева бандларида ажратгич қават ҳосил бўлади.

Агарда баргларга цитокинин пуркалса, уларнинг қариш жараёни секинлашади. Чунки баргларда нуклеин кислоталар (айниқса РНК) ва оқсиллар синтези фаоллашади. Ауксинлар ва гиббереллинлар ҳам қариш жараёнини тезлаштиради.

Айрим органларнинг қариши асосида бутун ўсимликнинг қариши ҳам содир бўлади. Бу жараёнда органлар ўртасидаги миносабатлар бузила бошлайди. Илдиз тизимининг кучи, ксилема оқимининг жадаллиги, органик моддалар билан таъминланиш жараёнлари пасаяди. Айниқса, илдиз ва поя ўртасидаги муносабат катта аҳамиятга эга. Фотосинтез жараёнининг секинлашиши ёки тўхтаб қолиши илдизларнинг зарарланишига сабаб бўла-



93-чизма. Ўсимликларнинг қариш хиллари:

1—ўсимликлар тула ўлади; 2—фақат ер устки қисми нобуд бўлади; 3—ҳамма барглар бир вақтда қарийди ва тўкилади; 4—баргларнинг тўкилиши пастдан бошланади.

ди. Бу эса ўз навбатида минерал моддалар ва цитокининларнинг ер усти қисми оқимини тўхтатишга олиб келади.

Н.П.Кренке (1940) ўсимликларнинг морфологик ва физиологик жараёнларини таққослаш натижасида “ўсимликларнинг онтогенезида циклик қариш ва ёшариш назарияси”ни яратди. Бу назариянинг асосий мазмуни шундан иборатки, ҳар бир индивид (ўсимлик ёки ҳайвон), албатта, қарийди ва охирида ўлади. Ўсимликнинг бутун ривожланиш жараёни қариш жараёнидан иборат бўлиб, у циклик хусусиятга эга. Чунки қариш қарама-қарши ёшариш жараёни билан доим бўлиниб туради. Ёшариш ёш органларнинг янгидан ҳосил бўлиши ва ри-

вожланишидир. Яъни янги ҳужайралар, тўқималар, органлар (поя, барглар, илдишлар) ҳосил бўлиб туради. Аммо бу организмнинг олдинги ҳолатига тўла қайтиши эмас. Ўсимликнинг мустақил ривожланиши унинг циклик ёшаришига қарамасдан, орқага қайтмайдиган жараён-дир. Биологик қариш жараёни ҳар бир тирик организмга хос хусусият-дир. Ҳужайра ҳар бир бўлиниш вақтида қисман ёшаради, лекин улар-да ҳам ёшига доир узлуксиз ўзгаришлар бўлиб туради ва натижада қаришнинг дастлабки циклик хусусияти намоён бўлади. Қариш жадал-лигига жуда кўп омиллар таъсир этади. Тинч ҳолатидаги ва фаол бўли-ниш ҳолатидаги ҳужайраларда қариш жадаллиги бир хил бўлмайди. Тинч ҳолатидаги меристема ҳужайралари (тинчликдаги куртакларнинг ўсиш нуқтаси, уруғ муртаги ва бошқалар) жуда ҳам секин қарийди. Фаол бўлиниш ҳолатидаги ҳужайраларнинг қариш жараёни жадал хусусиятга эга. Шунинг учун ҳам дарахтларнинг айрим шохлари қир-қиб олинганда, тинч куртақларидан ўсиб чиққан янги новдаларда ёшлик белгилари бўлади. Мева дарахтларининг шохларини қирқиш йўли билан ёшартириш усули ҳам шунга асосланган.

Ўсимликларнинг ҳар бир органи новдаси ёки баргининг ёшини икки — хусусий ва умумий маънода тушуниш керак. Ўсимликнинг хусусий ёши деб ўша орган ҳосил бўлган вақтдан бошлаб кўриб чиқиладиган давргача ўтган муддатга айтилади. Шу органнинг умумий ёши унинг хусусий ёши билан шу органнинг ҳосил бўлиш вақтигача ўтган она организмнинг ёши ҳам қўшиб белгиланади. Хусусий ёшлари бир хил бўлган пайтда улардан қайси бирининг умумий ёши катта бўлса, шуниси қари ҳисобланади. Масалан, хусусий ёшлари бир ойдан иборат бўлган ёш ва қари тутлар баргининг умумий ёши бир хил бўлмайди. Қари тутдан олинган баргнинг ёши катта бўлади.

Қариш ва ёшариш жараёнларининг тезлиги ташқи шароит омил-ларининг таъсирига анча боғлиқ. Бунда ёшаришни тезлаштирадиган омиллар қаришни секинлаштиради ва аксинча. Масалан, азотли ўғит-лар қаришни секинлаштиради, аксинча, фосфорли ўғитлар қариш-ни тезлатади. Қанд лавлагига берилган азот ўғитлари ўсиш жараёни-ни кучайтиради ва шакар тўплаш жараёнини кечиктиради. Агар қанд лавлагига фосфорли ўғитлар берилса, уларнинг ўсиши секинлашади ва шакарлар миқдори кўпая бошлайди. Ўсимликларга сув етмаганда қариш тезлашади. Аксинча, суғориш йўли билан ўсимликни ёш ҳолат-да узоқроқ сақлаш мумкин. Мевали дарахтларни ҳар йили буташ ҳам шу муҳим аҳамиятга эга бўлади.

## IX БОБ

### ЎСИМЛИКЛАРНИНГ НОҚУЛАЙ ОМИЛЛАР ТАЪСИРИГА ЧИДАМЛИЛИГИ

Дастлабки ҳаётнинг пайдо бўлишидан бошлаб организмларнинг ташқи муҳитни ноқулай омиллари таъсирига мослашуви ва чидамлилиги содир бўла бошлади. Чунки ноқулай омиллар организмларнинг, жумладан, ўсимликлар танасида кечаётган физиологик ва биокимёвий жараёнларнинг жадаллигига таъсир этади. Айниқса, сув этишмаслиги, ҳароратнинг минимумдан паст ёки максимумдан юқори бўлиши, ҳар хил тузларнинг тўпланиши натижасида тупроқ эритмаси концентрациясининг кучли бўлиши, патоген микроорганизмларнинг кўпайиши, зарарли газлар ва радиациянинг меъёрдан ортиб кетиши кабилар ўсимликларнинг ҳаётий жараёнларига салбий таъсир этмай қолмайди. Бундай омилларнинг юзага келиши ўсимликлар учун ноқулай шароит ҳисобланади. Ўсимликларнинг шундай ноқулай омиллар таъсирига нисбатан жавоб реакцияси уларнинг чидамлилигини белгилайди. Чидамлилик даражаси индивидуал хусусиятга эга бўлиб, у ўсимлик турига, яшаш шароитидаги бошқа омиллар таъсирига боғлиқ ҳолда ҳам ўзгаради. Ҳатто бир ўсимликнинг ҳар хил ҳужайралари, тўқималари ва органлари чидамлилик даражаси билан бир-биридан фарқ қилиши мумкин.

Ташқи муҳит ноқулай омилларининг таъсири қисқа ва узоқ муддатли бўлиши мумкин. Эволюция давомида бундай ноқулай омиллар таъсирига ўсимликлар мослаша боради. Ўсимлик тўқималарида ўзига хос физиологик-биокимёвий ўзгаришлар рўй беради, натижада ўсимлик шу шароитга мослаша боради ва келажак авлодларнинг ноқулай шароитга бўлган чидамлилиги орта боради, яъни ўзларини ҳимоялаш қобилияти пайдо бўлиб, улар ривожлана боради. Ўсимликларнинг аниқ бир яшаш муҳитига мослашуви — адаптацияланиш дейилади. Бундай функцияларнинг мавжудлиги барча физиологик жараёнлар каби зарурий ҳисобланади. Ноқулай омилларнинг қисқа ёки узоқ муддатли таъсирига мослашмаган ўсимликларнинг метаболитик жараёнлари кучли зарарланади ва улар нобуд бўлишлари мумкин.

Ноқулай омиллар таъсирида организмда пайдо бўладиган носпецифик ўзгаришлар йиғиндиси стресс бўлиб, бу ўзгаришларни рўёбга келтирадиган кучли таъсир этувчи омиллар стрессорлар дейилади. Ўсимликлар танасида стрессни рўёбга келтирувчи омилларни учта асосий гуруҳга ажратиш мумкин:

1. Физик — сув етишмаслиги ёки ортиқлиги, ёруғлик ва ҳароратларнинг ўзгариши, радиофаол нурлар ва механик таъсирлар.

2. Кимёвий — ҳар хил тузлар, газлар, гербицидлар, фунгицидлар, саноат чиқиндилари ва бошқалар.

3. Биологик — шикастловчи ҳашаротлар, патоген микроорганизмлар, паразитлар, бошқа ўсимликлар билан рақобат ва бошқалар.

Ўсимликларнинг стрессорлар таъсирига чидамлилиги ўсиш ва ривожланиш босқичларида ҳар хил бўлади. Тиним даврида уларнинг чидамлилиги энг юқори бўлади. Энг чидамсизлик — ўсимликларнинг ёш майсаларида кузатилади. Кейинчалик ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиши билан бир қаторда уларнинг чидамлилики даражаси ҳам топишиб етилиш босқичигача ортиб боради. Аммо ўсимликларнинг гуллаш фазаси, айниқса, гаметаларнинг шаклланиш муддати ҳам критик саналади. Чунки бу муддатда ўсимликлар стрессорлар таъсирида кучли зарарланиши ва ҳосилдорликни кескин камайтириши мумкин.

Кучли ва тез ортиб бораётган стрессорлар таъсиридан пайдо бўладиган носпецифик жараёнларга қуйидагиларни кўрсатиш мумкин:

1. Мембраналар ўтказувчанлиги ортади ва мембрана потенциали ўзгариши натижасида ионлар алмашинуви ҳам бузилади.

2. Цитоплазмага  $Ca^{2+}$  кириши ўзгаради.

3. Цитоплазмага  $pH$  нордонлик томонга ўзгаради.

4. Протоплазманинг қовушқоқлиги ортади.

5. Кислороднинг ютилиши ва АТФ сарфланиши кучаяди.

6. Гидролитик жараёнлар тезлашади.

7. Стресс оқсилларнинг ҳосил бўлиши фаоллашади.

8. Плазмолеммадаги  $H^+$  - помпаларнинг фаоллиги ортади.

9. Этилен ва АБК синтези тезлашади, ҳужайраларнинг бўлиниши ва ўсиши секинлашади, физиологик ва метаболитик жараёнлар ўзгаради.

Юқорида санаб ўтилган стресс реакциялар исталган стрессорлар таъсирида содир бўлиши мумкин. Улар ҳужайра тузилмаларини ҳимоялашга ва ноқулай ўзгаришлардан сақлашга қаратилган (Полевой, 1989). Ўз навбатида, носпецифик ўзгаришлар билан бир қаторда специфик ўзгаришлар ҳам пайдо бўлади (улар ҳақида кейинги маълум бир омилларнинг таъсирини изоҳлашда тўхтаймиз).

Стрессорлар таъсирида умумий оқсиллар синтезининг кучсизланиши билан бир қаторда махсус стресс-оқсилларининг синтезланиши қизиқарли саналади. Масалан, маккажўхорида бундай оқсиллар ҳарорат  $45^{\circ}C$  бўлганда ҳосил бўлади ва улар иссиқлик шоки оқсиллари дейилади. Бу оқсилларнинг ҳаётийлиги 20 соатгача бўлиб, ҳужайралар чидамлигини бошқаради. Бундай оқсиллар цитоплазмада ҳам бўлиб, стресс шароитда фаоллашади. Улар ядро, ядроча, мембраналарда ҳимоя функцияларини бажаради.

Ноқулай омиллар таъсирида хужайрада углеводлар ва айниқса, пролин (аминокислота) миқдори ҳам кўпаяди ва ҳимоя реакцияларида иштирок этади. Ўсимликларга сув етмаганида хужайра цитоплазмасида (арпа, шпинат, гўза) пролин концентрацияси 100 мартагача кўпайгани аниқланган. Пролин оқсилларни денатурациядан сақлайди. Пролин тўпланганда, осмотик фаол органик модда бўлганлиги учун хужайрада сувни сақлашда ҳам хизмат қилади.

Умуман, ўсимликлар ноқулай муҳитда яшаганда уларнинг танасида этилен ва АБК миқдори кўпаяди, модда алмашинув жараёни пасаяди, ўсиш ва ривожланиш сустлашади, қариш жараёнлари тезлашади, тўқималарда ауксин, цитокинин ва гиббереллинлар миқдори камаяди ва тинимга ўтиш тезлашади.

## **9.1. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ҚУРҒОҚЧИЛИККА ВА ЮҚОРИ ҲАРОРАТ ТАЪСИРИГА ЧИДАМЛИЛИГИ**

### **9.1.1. Ўсимликларнинг қурғоқчиликка чидамлилиги**

Сувнинг етишмаслиги кўп ўсимликларга энг кўп зарарли таъсир этади. Сув етишмаслиги, яъни қурғоқчилик, даставвал, ўсимликларнинг сув алмашинув жараёнларига салбий таъсир этади ва ўсимликнинг бошқа физиологик жараёнларида (фотосинтез, нафас олиш, илдиз орқали минерал элементларнинг ўзлаштирилиши, ўсимликлар танасида моддалар транспорти ва бошқалар) ҳам намоён бўлади. Натижада ўсимликларнинг ўсиши ва ривожланиши секинлашади ёки тўхтаб қолади.

Қурғоқчилик уч хил, яъни тупроқ қурғоқчилиги, атмосфера қурғоқчилиги ва физиологик қурғоқчиликлар бўлади.

**ТУПРОҚ ҚУРҒОҚЧИЛИГИ** – асосан ёзнинг ўрталари ва охирида кузатилади. Бу вақтларда ҳавонинг иссиқ ва қуруқ келиши натижасида тупроқдаги сув ер юзасидан ва ўсимликлардан тез буғланиб, тупроқнинг қуриб қолиши кузатилади. Натижада тупроқ қурғоқчилиги бошланади.

**АТМОСФЕРА ҚУРҒОҚЧИЛИГИ** – ҳароратнинг жуда юқори бўлиб, ҳавонинг нисбий намлиги кам (10-20 фоиз) бўлиши билан тавсифланади. Бу вақтда ўсимликда транспирация жараёни жуда жадал бўлади. Натижада ўсимликка сувнинг келиш тезлиги билан ундан сувнинг буғланиб чиқиши ўртасидаги мосланиш бузилади ва ўсимлик сўлий бошлайди. Иссиқ ва қуруқ шамол (гармсел) эганда вужудга келадиган атмосфера қурғоқчилиги ўсимликлар учун янада хавфлироқ. Гармсел вақтида тупроқда сувнинг бўлишига қарамай, ўсимликнинг ер устки органларидаги сув кўплаб сарфланиб, қурғоқчиликка чидамсиз ўсимликлар нобуд бўлади.

**ФИЗИОЛОГИК ҚУРҒОҚЧИЛИК** – тупроқда ўсимликларни таъминлаш учун етарли миқдорда сув бўлса ҳам уни айрим сабабларга кўра ўсимликларнинг ўзлаштира олмаслиги билан тавсифланади. Бу-



ларга тупроқда тузларнинг тўпланиши (шўр тупроқлар), тупроқ ҳароратининг жуда паст бўлиши, кучли нордон реакцияга эга бўлган тупроқлар (рН 3-5) ва бошқаларни кўрсатиш мумкин. Бундай тупроқларда кўпчилик қишлоқ хўжалик экинларининг ўса олмасликлари сабабларидан бири сувни ўзлаштира олмаганлигидир.

Қуруқ тупроқда ўсимликларнинг сув билан таъминланиш жараёни бузилади. Натижада ўсимликда узоқ вақтгача сув танқислиги ва сўлиш ҳолати давом этади. Сув балансининг узоқ вақтгача бузилиб қолиши ўсимликда физиологик жараёнларнинг ўзгаришига ҳам сабаб бўлади. Сувсизлик натижасида протоплазманинг коллоид ва кимёвий хусусиятлари зарарланади. Оқсиллар синтези кескин пасаяди. Чунки информатсион РНК ипларини узувчи аденозинтрифосфатаза фаоллашади, полисомалар парчалана бошлайди.

Ўсимликнинг сўлиши меъёрий модда алмашинувининг, хужайраларда осмотик хусусиятнинг бузилиши, тургор ҳолатнинг йўқолиши, янги моддалар синтезининг тўхташи, гидролиз ва парчаланиш жараёнларининг кучайишига олиб келади. Кўпчилик ҳолларда намнинг етишмаслиги фотосинтез жараёнига салбий таъсир этади. Фотосинтез жадаллигининг пасайишига қуйидагилар сабаб бўлади: 1) оғизчаларнинг ёпилиши натижасида  $CO_2$  нинг етишмаслиги; 2) хлоропластлар тузилмасининг бузилиши; 3) хлорофилл синтезининг тўхташи; 4) ёруғликда фосфорланиш жараёнида электронлар транспортининг бузилиши; 5) фотокимёвий реакциялар ва  $CO_2$  ўзлаштирилишининг бузилиши; 6) ассимилятор транспортининг тўхташи ва бошқалар. Шунинг учун қурғоқчилик ўсимликларнинг ўсишига салбий таъсир этади ёки тўхтатади. Уларнинг умумий барг сатҳини камайтиради, бу эса ўсимликларда органик модда ҳосил бўлишини сусайтиради ва ҳосилни камайтиради. Сувсизлик узоқ муддатли бўлганда, ҳатто ўсимликлар нобуд бўлади.

Сўлиш ёш ўсимликларга, ўсимликларнинг ёш органларига, айниқса, ёш генератив (гунча, гул) органларига кўпроқ таъсир этади. Гул органларининг шаклланиши кечикади, генератив органларнинг тўкилиши кучаяди ва ҳосилдорлик кескин камаюди. Ўзбекистонда, одатда ҳароратнинг энг юқори, ҳаво намлигининг энг паст ва тупроқ қурғоқчилиги содир бўладиган вақтга гўзанинг гуллаш босқичи (сувга нисбатан критик) ҳам тўғри келади. Бунга эътиборсизлик жуда кўп ҳосил элементларининг тўкилиб кетишига ва ҳосилдорлик паст бўлишига сабаб бўлади.

Сув тақчиллигининг зарарли таъсири ҳамма ўсимликларда бир хил эмас. Бунга чидамлик ўсимлик турларига боғлиқ. Масалан, ёруғликсевар ўсимликлар (кунгабоқар, картошка ва бошқалар) танасидаги сувнинг 25-30 фоизини йўқотганда ҳам уларда сўлишнинг ташқи белгилари яхши сезилмайди. Сояга чидамли ўсимликлар сувларини 13-15 фоиз йўқотиши билан сўлиб қоладилар. Ботқоқликда яшовчи ўсимликлар энг чидамсиз бўлиб, сув тақчиллиги 7 фоиз бўлганда қуриб қолади.

Ўсимликларнинг қурғоқчиликка чидамлилиқ даражаси уларга яшаш муҳитининг таъсири натижасида, эволюция давомида яратилган. Қурғоқчиликда яшовчи, қурғоқчиликка чидамли ўсимликларнинг морфологик, анатомик тузилиши ва физиологик - биокимёвий хусусиятлари сув билан яхши таъминланган ўсимликлардан кескин фарқ қилади.

Суви кам шароитда ҳаёт кечирувчи ва қурғоқчиликка чидамли ўсимликлар ксерофитлар дейилиб, уларнинг сув билан таъминланган шароитда яшовчи ўсимликлардан фарқ қилувчи белгиларига ксерофитлик белгилари дейилади. Ксерофитларнинг барглари жуда кичик бўлиб, айримларида тикан (кактуслар, янтоқ) ва тангачаларга айланган. Уларнинг барг кутикуласи яхши ривожланган, қалин, оғизчалари барг тўқимасида чуқур жойлашган. Ксерофитларнинг муҳим белгиларидан бири сув буғлатувчи сатҳларнинг кичиклигидир (9.7. га қаранг).

Маданий ўсимликларнинг қурғоқчиликка бўлган чидамлилигини ошириш долзарб муаммо бўлиб, бу соҳада айрим ишлар мавжуд.

Ўсимликларнинг қурғоқчиликка чидамлилиги ташқи шароит таъсирида ўзгаради. И.И.Тумановнинг изланишлари кўрсатишича, ўсимликларга қурғоқчилик билан таъсир этиш усули туфайли уларнинг чидамлилигини ошириш мумкин. Туманов текширишлари бир марта сувсизланган ўсимлик шундан кейинги сувсизланишга анча чидамли бўлиб, иккинчи марта сувсизланиш ва сўлиш уларга анча кучсиз таъсир қилганлигини кўрсатади. П.А.Генкел чиниқтиришни уруғнинг унаётган пайтида ўтказишни тавсия этди. Бу усул бўйича уруғ эндигина унаётган вақтда бир мартадан уч мартагача қуритилади. Унинг маълумотларига кўра, бундай экишдан олдин чиниқтириш қурғоқчилик вақтларида буғдой ҳосилини сезиларли даражада оширади. Генкелнинг тушунтириши бўйича, организм ривожланишининг дастлабки вақтларида кучлироқ чиниқади.

Ўсимликларнинг қурғоқчиликка бўлган чидамлилигини оширишда ўғитларни қўллаш ҳам маълум аҳамиятга эга. Кейинги йилларда олиб борилган изланишларда калий, фосфор, қисман азот ва айрим микроэлементлар (бор, рух, мис, алюминий ва бошқалар) таъсиридан ўсимликларнинг қурғоқчиликка чидамлилиги анча ошганлиги кўрсатилган. Аммо азот кўпроқ қўлланилганда, аксинча, чидамлилиқ пасайгани таъкидланади.

Қурғоқчилик таъсирига нисбатан чидамли навларни танлаш ва улардан фойдаланиш ҳам катта аҳамиятга эга. Бундай навлар ферментларнинг синтетик қобиляти юқори, боғланган сув миқдори кўп, ҳужайра ширасининг концентрацияси нисбатан юқори, мустақам пигментлар тизими, сувни сақлаш қобиляти кучли ва органик моддаларни тўплаш қобиляти юқорилиги билан фарқ қилади. Бу кўрсаткичлар қурғоқчиликка чидамлилиқнинг физиологик ва биокимёвий табиатини тавсифлайди.

### 9.1.2. Ўсимликларга юқори ҳароратнинг таъсири ва уларнинг иссиқликка чидамлилиги

Барча ўсимликлар ҳарорат даражаларига бўлган муносабатлари бўйича ҳам бир-биридан фарқ қилади. Баъзи сувўтлари 60-80°C иссиқликка эга бўлган булоқларда тарқалган. Кўпчилик юксак ўсимликлар учун максимал ҳарорат 40-50°C га тенг. Қишлоқ хўжалик экинлари учун эса максимал ҳарорат 39-40° С га тенг бўлиб, ҳароратнинг бундан орта бориши уларни шикастлайди.

Ўсимликлар юқори ҳарорат таъсиридан шикастланганда, уларнинг ўлишдан олдин ҳужайралари ичида бўладиган биокимёвий жараёнлар ўрта-сидаги мувофиқлик бузилиб, протоплазмани заҳарлайдиган кераксиз моддалар вужудга келади. В.Ф.Алтергот ва бошқа олимларнинг фикрича, юқори даражадаги ҳарорат таъсирида оқсиллар парчаланishi тезлашади, ҳужайраларни заҳарлайдиган аммиак ҳосил бўлади ва тўпланади. Цитоплазманинг микроструктурасига салбий таъсир қилиб, ундаги оқсил-липид бирикмалар ва пластидлар парчаланadi. Нафас олишда ҳосил бўлган кимёвий энергия самарадорлиги кескин пасаяди ва унинг асосий қисми ташқи муҳитга иссиқлик шаклида тарқалади.

Иссиқликка чидамли ўсимликлар протоплазмасининг қовушқоқлиги ва эластиклиги юқори бўлади. Богланган-сув миқдори кўп оқсиллари иссиқликка чидамли бўлиб, тезликда коагуляцияга учрамайди. Иссиқликка чидамли ўсимликларнинг нафас олиш жараёнида кўпроқ органик кислоталар ҳосил бўлади ва улар аммиак билан реакцияга киришиб, аспарагин, глутамин каби аминокислоталар ҳосил қилади. Натижада эркин аммиак нейтралланиб, ўсимликларга зарар етказмайди. РНК миқдори кўп бўлган ўсимликлар ҳам иссиқликка чидамли бўлади. Кўпчилик сув билан яхши таъминланган мезофит ўсимликлар транспирация жадаллигини ошириш орқали кучли иссиқлик таъсиридан сақланади. Бу ўсимликларнинг барг ҳарорати ҳаво ҳароратига нисбатан 4-6°C гача паст бўлади.

Ю.Г.Молотковский ва И.М.Жестковаларнинг кўрсатишича, барг тўқималарига шакар эритмаларининг(глюкоза, галактоза, сахароза, лактоза, малтоза, рафиназа) инфилтрация қилиниши уларнинг иссиқликка чидамлилигини оширади.

П.А.Генкелнинг таклифларига асосан уруғларга экишдан олдин калций хлор тузининг 0,25 фоизли эритмаси билан 20 соат давомида ишлов бериш ҳам ўсимликларнинг иссиқликка чидамлилигини оширади.

Ўсимликларнинг иссиқликка чидамлилигини ошириш мақсадида уларни микроэлементларнинг тузлари билан ишлаш ҳам тавсия этилади.

Самарқанд давлат университети ўсимликлар физиологияси ва микробиология кафедраси аъзоларининг (профессор Ж.Х.Хўжаев ва бошқалар) олган маълумотлари асосида, ғўзанинг гуллаш фазасида  $\text{H}_3\text{BO}_3$  кис-

лотанинг 0,01 фоиз ва  $ZnSO_4$  тузининг 0,05 фоизли эритмаларини пуркаш (пуркаш кечки вақтларда ўтказилади) уларнинг иссиқликка ва қурғоқчиликка чидамлилигини оширади. Натижада гулларнинг чангланishi кўпаяди ва ҳосилдорлик 10-12 фоизгача ортади. Тола ва чигит сифати яхшиланади.

## 9.2. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ПАСТ ҲАРОРАТ ТАЪСИРИГА ЧИДАМЛИЛИГИ

Ҳароратнинг ўсимликлар учун зарур бўлган минимал даражадан паст бўлиши уларнинг зарарланишига олиб келади. Шунинг учун ҳам ўсимликларнинг яшаши уларнинг совуққа чидамли бўлишларига боғлиқ бўлади. Чидамлилик даражаси асосида барча ўсимликларни икки гуруҳга бўлиш мумкин: совуққа ва ўта совуққа чидамли ўсимликлар.

**СОВУҚҚА ЧИДАМЛИ ЎСИМЛИКЛАР.** Бу гуруҳга барча ўрта иқлимли ҳудудларда тарқалган иссиқсевар ўсимликларни киритиш мумкин (бодринг, помидор, ловия, қовун, ерёнғоқ ва бошқалар). Улар  $+3$   $+5^{\circ}C$  да қолдирилса, бир неча кундан кейин нобуд бўлади. Тропик ва субтропик ўсимликлар ҳам  $0^{\circ}C$  дан биров юқори бўлган ҳароратда кучли шикастланади ва нобуд бўлади. Какао ўсимлиги  $+8^{\circ}C$  да, ғўза майсалари  $+1$   $+3^{\circ}C$  да бир кеча-кундуз сақланганда нобуд бўлади. Иссиқсевар ўсимликларга совуқ ҳарорат ( $0^{\circ}C$  дан юқори ҳарорат даражалари) таъсир эттирилганда, улар аввал, сўлий бошлайди ва тургор ҳолатини йўқотади. Масалан, бодринг барглари  $+3^{\circ}C$  да учинчи кун сўлийди ва ўлади. Демак, сувнинг транспорт тезлиги ҳам бузилади. Аммо барглар сув билан етарли даражада таъминланганда ҳам совуқдан ўлади.

Иссиқсевар ўсимликларнинг совуқ таъсиридан нобуд бўлишининг асосий сабаблари: нуклеин кислоталари ва оқсил синтезининг бузилиши, протоплазма қовушқоқлигининг кўтарилиши ва натижада мембраналар ўтказувчанлигининг бузилиши, ассимилятор оқимининг тўхташи, ферментлар фаолиятининг ўзгариши ва натижада диссимиляция жараёнларининг кучайиши, ҳужайрада заҳарли моддаларнинг тўпланиши ва бошқалар. Совуқ ҳарорат таъсирида фотосинтез жараёни тўхтаб қолади, синтез жараёнларига нисбатан гидролиз жараёнлари жадаллашади. Совуқ ҳароратда заифлашган илдиз бўғзида патоген микроорганизмлар ривожланиб, ўсимликни шикастлайди ва нобуд қилади. Танасида бундай ўзгаришлар кучсиз бўладиган ёки бўлмайдиган ўсимликлар совуққа нисбатан чидамли бўлади.

Иссиқсевар ўсимликларнинг совуққа чидамлилигини нисбатан ошириш усуллари ҳам тавсия этилган.

Х.Х.Енилеев (1955) тавсияси бўйича, ғўза майсаларининг совуққа чидамлилигини ошириш учун экишдан олдин чигит 20 соат давомида 0,25 фоизли аммоний нитрат эритмасида ивителиди. Ж.Х.Хўжаев (1985)

тавсияси бўйича, гўза майсаларининг совуққа чидамлилигини ошириш учун экишдан олдин 24 соат мобайнида микроэлементларни 0,001 фоиз мис сульфат ва 0,05 фоиз марганец сульфат тузлари эритмасида ивтилади. Бу чигитлардан униб чиққан майсаларда ҳужайра цитоплазмасининг қовушқоқлик даражаси камаяди, ферментлар фаоллиги ошади, хлорофилл синтези ва фотосинтез жараёни жадаллашади, натижада моддалар алмашинуви жадаллашиб, майсалар меъёрда ривожланади. Калий ўғитлари ҳам совуққа чидамлиликни оширади. Иссиқсевар ўсимликларнинг нишлаган уруғларини совуққа чиниқтириш усуллари ҳам таклиф этилган. Масалан, бодринг, помидор, қовун каби ўсимликларнинг нишланган уруғларига бир неча кечакундуз давомида 12 соатдан  $+1+5^{\circ}\text{C}$  ва  $+10+20^{\circ}\text{C}$  ҳарорат билан ишлов берилганда уларнинг совуққа чидамлилиги сезиларли даражада ошади.

**ЎТА СОВУҚҚА ЧИДАМЛИ ЎСИМЛИКЛАР.** Табиий шароитда  $0^{\circ}\text{C}$  дан паст ҳарорат таъсирида шикастланмайдиган ўсимликларни ўта совуққа чидамли ўсимликлар гуруҳига киритиш мумкин. Ўта совуқ асосан кузда ва қишда содир бўлади.

Кўпчилик ўсимликлар куз ва қиш ойларини уруғ туганак ва илдизпоя ҳолида ўтказди ва зарарланмайди. Кузги экин ва дарахтлар куз ҳам қиш фасллари очиқ жойда ўтказди. Шунинг учун улар ўта совуқ таъсирига учрайди, айримлари шикастланади ёки нобуд бўлади.

Совуқ урган ўсимликлар тургор ҳолатини йўқотади, барглари кўнғир тусга кириб, қуриб қолади. Ўта совуқ таъсиридан уларнинг шираси музлайди, натижада ҳужайра ва тўқималарида салбий ўзгаришлар бошланади. Тўқималарида бўладиган салбий ўзгаришларга қарши етарли даражада чидамли бўлмаган ўсимликлар кўп зарарланади ва ҳатто нобуд бўлади.

Н.А.Максимов (1913) ўтказган тадқиқотларнинг кўрсатишича, ўта совуқ таъсирида муз кристаллари фақат ҳужайра оралиқларидагина эмас, балки цитоплазмада ҳам ҳосил бўлади. Муз кристаллари томонидан сув тортиб олган цитоплазма биоколлоидлари сувсизланиб зарарланади.

Сўнги йилларда ўтказилган кўпчилик тадқиқотлар асосида, ўта совуқ таъсиридан ўсимлик тўқималарида муз ҳосил бўлиш жараёнларини уч гуруҳга бўлиш мумкин.

**БИРИНЧИ ГУРУҲ** – ўта совуқ шиддатли ва жуда паст бўлиб, ўсимликларга бирданига таъсир этади. Бундай таъсирдан цитоплазма суви музлайди. Ҳосил бўлган муз кристаллари оқсил мицеллаларни шикастлайди. Цитоплазма сувсизланиши натижасида микротузилмалар зарарланади ва бундай ҳужайралар нобуд бўлади.

**ИККИНЧИ ГУРУҲ** – ўта совуқ жуда паст бўлиб, ўсимликларга тез таъсир этиши сабабли муз кристаллари ҳужайра девори билан глизомемма ўртасида ҳосил бўлади. Бундай таъсирдан ҳажми йирикроқ муз кристаллари ҳосил бўлса, ҳужайра мембранаси зарарланади ва танлаб ўтказувчанлик қобилияти бузилади. Муз кристаллари қайта эригандан сўнг ҳам ҳужайра

сув ва моддаларни сақлай олмайди. Бундай ҳужайралар нобуд бўлади. Агарда ҳосил бўлган муз кристаллари кичик бўлса, улар мембраналари зарарланмайди ва қайта эригандан кейин тириклигини сақлаб қолади.

**УЧИНЧИ ГУРУҲ** — ҳарорат аста-секин пасая бошласа ва узоқ муддатли бўлса, дастлаб ҳужайраларо бўшлиқдаги сув музлайди. Ўз навбатида бу музлар цитоплазмадаги сувни ҳам шимиб олиб йириклашади. Аммо ҳужайрага кучли салбий таъсир этмайди. Қайта эриш жараёнида сув яна цитоплазмага ўтади ва ҳужайралар тириклигини сақлаб қолади. Масалан, И.И.Туманов раҳбарлигида ўсимликлар физиологияси институтининг фитотрон совутгичларида оқ қайин ва қарағай дарахтларининг новдаларини аста-секин ва изчиллик билан — 195<sup>0</sup>С гача музлатиб, кейин эритилганда новда ҳужайралари тириклигини сақлаб қолган.

Жуда паст ҳарорат (—200<sup>0</sup>С гача) бирданига тезлик билан таъсир этса, танадаги сув зудлик билан ойнасимон-аморф ҳолатга ўтади. Бу ҳодиса ветрификация дейилади. Бу жараёнда муз кристаллари ҳосил бўлмайди. Қайта суюлтириш жараёнида цитоплазмада муз кристаллари ҳосил бўлишига йўл қўйилмаса, ҳужайралар тириклигини сақлаб қолади. Шунинг учун ҳам бу усулдан айрим органларни узоқ муддатга сақлаш учун фойдаланиш мумкин. Чунки ойнасимон-аморф ҳолда қотиб қолган тўқималар ўзининг ҳаётийлигини узоқ сақлайди.

**ҚИШЛАШ ВАҚТИДА ЎСИМЛИКЛАРГА ТАЪСИР ҚИЛУВЧИ БОШҚА НОҚУЛАЙ ОМИЛЛАР.** Қиш пайтларида ўсимликларга совуқдан ташқари ҳам зарарли таъсир этувчи ноқулай омиллар мавжуд. Буларга димиқиш, ҳўлланиш, қишки қурғоқчилик ва бошқаларни киритиш мумкин.

Димиқиш бир неча ой давомида қалин қор остида қолган ўсимликларда кузатилади. Бундай шароитга кўпроқ кузда экилган ғаллалар дучор бўлади. Ўсимликларнинг бундай димиқишига сабаб, узоқ муддат қор остида ётган ўсимликларнинг оч қолишидир. Ҳарорат 0<sup>0</sup> га яқин бўлган шароитда қор остидаги ўсимликларнинг нафас олиши анча кучли бўлади. Натижада органик модда кўп сарфланади. Қор остида қоронғилик бўлгани учун фотосинтез бўлмайди. Узоқ муддатда фотосинтез ва янги органик моддаларнинг ҳосил бўлмаслиги, нафас олиш кучли бўлиб, захирадаги органик моддаларнинг тез сарфланиши натижасида ўсимликлар оч қолади ва шикастланади. Кучли шикастланган ўсимликлар нобуд бўла бошлайди. Бундай ноқулай шароит кўпроқ шимолий ҳудудларда содир бўлади. Айниқса, узоқ муддатда қор остида яшаб, оч қолган ўсимликлар совуққа бўлган чидамлилигини йўқотиб, қор кетиши билан эрта баҳорги совуқлар таъсиридан тез нобуд бўлади.

Ҳўлланиш кўпроқ баҳорда ёгингарчилик кўп бўладиган ҳудудларда ёки узоқ давом этадиган қишки илиқ вақтларда кузатилади. Чунки бундай вақтда ёгингарчилик ва эриган қор сувлари музлаган тупроққа синголмасдан ўсимликларни босади. Кислород етишмасдан анаэроб муҳит

содир бўлади. Аэроб нафас олиш ўрнига бижгиш жараёнлари кучаяди ва ўсимликларга зарарли таъсир этувчи спиртлар ва бошқа оралиқ моддалар тўпланади. Агар совуқлар қайтадан такрорланса, у ҳолда эриган сув яна музлаб, янги муз қавати ҳосил бўлади. Бундай ҳолатда муз остида қотиб қолган ўсимликларнинг нобуд бўлиши тезлашади. Бу аҳвол ҳам кўпроқ қиш жуда қаттиқ келувчи шимолий ҳудудларда бўлиб туради.

Қишки қурғоқчилик ўсимликларга, айниқса, мевали дарахтларга кўпроқ зарар етказди. Қиш пайтларида қисқа муддатли иссиқлик ва шамол таъсирида ўсимлик танасидан сув кўп бугланади. Бу вақтларда, тупроқ ҳарорати паст бўлганлиги сабабли, илдиз орқали сув қабул қилиш тўхтаган бўлади. Шунинг учун ўсимликлар танасидан бугланиш жараёнининг кучайиши сув балансининг бузилишига олиб келади. Сув балансининг бузилиши ўз навбатида сув танқислигига сабаб бўлади. Сув танқислигининг узоқ давом этиши натижасида ўсимликлар зарарланади ва ҳатто нобуд бўлади.

Қишда узоқ вақт қор ва ёғингарчилик бўлмаган районларда кузги донли экинлар ҳам қишки қурғоқчиликка учрайди. Намликнинг кам бўлиши уларнинг анча сўлиб қолишига сабаб бўлади. Қурғоқчиликнинг эрта кузда рўй бериши кузги экинларнинг ўсиш ва ривожланишига зарарли таъсир этади. Натижада бу ўсимликларнинг илдиз тизими яхши ривожланмайди, метёрида шохлана олмаган ер усти қисмида етарли даражада органик моддалар ҳам тўпланмайди.

Экинларни сиқиб чиқариш ҳам қишнинг ноқулай омилларидан ҳисобланади. Тупроқ ичига синган сувнинг музлаши натижасида ҳосил бўлган муз қатлами аста-секин қалинлашади ва тупроқнинг устки қатламини ундаги ўсимликлар билан биргаликда юқорига кўтаради. Натижада айрим чуқур жойлашган илдизлар узилади. Ҳаво исий бошласа муз қатлами эриб, кўтарилган тупроқ ўстирилгандан кейин илдизларнинг устки қисми очилиб қолади ва қайта совуқлар таъсирида зарарланади. Совуқ ва иссиқликнинг бир неча бора такрорланиши натижасида эса илдизи узилган ўсимликлар тупроқ устида қолади ва нобуд бўлади.

Шундай қилиб, қишловчи ўсимликларнинг қишда зарарланиши ва нобуд бўлишига фақат совуқ таъсиригина эмас, балки бошқа ноқулай омиллар ҳам сабаб бўлади. Аммо совуқ, айниқса, ўта совуқ ўсимликларни кучли зарарлантириши, бошқа ноқулай омиллар таъсирида уларнинг нобуд бўлишини тезлатиши мумкин. Шунингдек, қишки ноқулай омиллар таъсирида зарарланган ўсимликларнинг совуқ таъсиридан ўсиши ҳам тезлашади.

Юқоридагиларни эътиборга олган ҳолда ўсимликларни совуқ таъсирига чиниқтириш катта аҳамиятга эга.

И.И.Туманов ишлаб чиққан усулга асосан, ўсимликларни чиниқтириш икки босқичдан иборат: биринчи босқичда кузги экинлар учун ҳарорат 0°C атрофида бўлиши ва ёруғлик билан таъминла-

ниши зарур. Ҳарорат  $0,5 + 2^{\circ}\text{C}$  бўлганда чиниқиш 6-9 кунда ўтади. Дарахтсимонларнинг чиниқиши учун эса 30 кун керак бўлади. Нолга яқин ҳароратда ўсиш тўхтайди, ҳужайраларни ҳимоя қилувчи бирикмалар (шакарлар, эрувчи оқсиллар ва бошқалар) тўпланади, мембраналарда айрим ёғ кислоталарнинг миқдори кўпаяди ва цитоплазманинг музлаш нуқтаси пасаяди. Бундай шароитда фотосинтез жараёни органик модда тўплаш давом этади ва қиш фасли учун зарурий озиқ моддалар тўпланади, айниқса, шакарлар кўп тўпланади: Чиниқтиришнинг иккинчи босқичида ёруғлик бўлиши шарт эмас. Бу босқичда ҳарорат нолдан паст ва биринчи босқичнинг тўхтовсиз давоми бўлиши керак. Иккинчи босқичда ҳужайралардаги эркин сув камаяди ва коллоид-боғланган сув миқдори нисбатан ошади. Ўсимликларнинг ўта совуқ таъсирига чидамлилиги ортади.

Иккинчи босқичда чиниқтирилган кузги ғаллалар —  $15-20^{\circ}\text{C}$ , ноксимон олма нави —  $40^{\circ}\text{C}$ , арча —  $50^{\circ}\text{C}$ , оқ қайин —  $65^{\circ}\text{C}$  ўта совуққа ҳам бардош берган.

Ўсимликларнинг яшаш муҳитидаги тупроқ ҳолати, агротехник тадбирлар, озиқланиш даражаси ва бошқалар ҳам уларнинг чидамлилигига таъсир этади.

Кузда экилган ғаллаларнинг тўпланиш бўғинлари 1,5 см чуқурликкача жойлашганда улар чидамсиз, агар 3-4 см чуқурликка жойлашса, чидамли эканлиги аниқланган.

Ўсимликларнинг совуққа чидамлилигига макроэлементлар ва микроэлементлар ҳам таъсир этади. Рух микроэлементи ҳужайрада шакарлар боғланган сув миқдорини кўпайтиради. Молибден оқсиллар миқдорининг кўпайишига таъсир этади. Мис таъсиридан ҳам ўсимликларнинг совуққа чидамлилиги ортади.

### **9.3. ТУПРОҚ ШЎРЛАНИШИ ВА УНИНГ ЎСИМЛИКЛАРГА ТАЪСИРИ. ШЎРГА ЧИДАМЛИЛИК**

Ўсимликларнинг ривожланишига шўрликнинг таъсири ва шўрга чидамлилик муаммоларини ўрганиш катта амалий аҳамиятга эга, чунки Ер шаридаги қуруқликнинг 25 фоизи ва Ўзбекистон тупроқларининг 70 фоизга яқини маълум миқдорда шўрланган.

Шўрланган тупроқлар иқлими иссиқ ва қуруқ бўлган минтақаларда кўпроқ бўлиб, натрий, калций ва магнийларнинг хлоридли, сульфат ва карбонатли тузлари шаклида учрайди. Шўр тупроқлар анионларнинг нисбатига кўра хлорид-сульфатли, сульфат-хлоридли, хлоридли, сульфатли, карбонатли (содали) бўлиши мумкин. Бундай тупроқларда асосий катионлар натрий ва калций бўлиб, магний-карбонат ва магний-хлоридлар ҳам учраб туради. Бу тузлардан натрий-карбонат ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) ва натрий-гидрокарбонат ( $\text{NaHCO}_3$ ) ўсимликларга кўпроқ зарарли таъсир этади.



Б.П.Строганов (1958, 1962) таркибидаги тузнинг миқдори асосида тупроқларни бир неча гуруҳларга бўлади:

№	Тупроқнинг шўрланиш даражаси	100 тупроқ таркибидаги туз миқдори, (г ҳисобида)
1	Чучук тупроқ	0,1 дан кам
2	Жуда кам шўрланган	0,20 - 0,25
3	Оз шўрланган	0,25 - 0,50
4	Ўртача шўрланган	0,50 - 0,70
5	Кучли шўрланган	0,71 - 2 ва ундан кўп

Тўпланган тузнинг миқдори ва тарқалишига кўра, шўртоб ва шўрхок тупроқлар бўлади.

Шўртоб тупроқлар — туз тупроқнинг асосан пастки қатламларида тўпланади. Уларнинг устки қатламларида жуда оз ёки бўлмаслиги мумкин. Аммо устки қатлам тузилмасиз, ёпишқоқлиги кучли бўлганидан қотиб қолган ва ёрилиб кетганлиги билан тавсифланади. Бу айниқса, қуруқ дашт ва ярим чўлларда кўпроқ кузатилади.

Шўрхок тупроқлар — таркибида 1-3 фоизгача туз тўпланган тупроқлар киради. Бундай тупроқларда маданий ўсимликлар ривожлана олмайди.

Марказий Осиё ҳудудларида ёгингарчилик кам ва иссиқ кучли бўлганлиги учун ҳам шўрхок тупроқлар кўп бўлиб, уларнинг таркибида натрий хлор ( $\text{NaCl}$ ), натрий сульфат ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ), калций хлор ( $\text{CaCl}_2$ ), магний хлор ( $\text{MgCl}_2$ ), натрий карбонат ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) ва магний ( $\text{MgCO}_3$ ) тузлари кенг тарқалган.

Тупроқнинг ортиқча шўрланиши ўсимликлар учун (айниқса, қишлоқ хўжалик экинлари) икки томонлама зарарли ҳисобланади. Биринчидан, тузнинг кўпайиши тупроқ эритмасининг осмотик босимини оширади ва илдиэларнинг сувни шимиш тезлигига салбий таъсир этади. Осмотик босими паст бўлган ўсимликлар бундай тупроқлардан сувни ўзлаштиролмайди. Иккинчидан, тупроқда эрувчи тузларнинг ортиқча тўпланиши ўсимликларга зарарли таъсир этади. Кучсиз концентрацияларда салбий таъсир этмайдиган тузлар ҳам ҳужайрада тўпланиб, концентрацияси юқори бўлгандан кейин заҳарли бўлади. Буларга натрий хлор ( $\text{NaCl}$ ) ва натрий сульфат ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) тузларини киритиш мумкин.

Табиатдаги ҳар хил ўсимликлар шўрликка турлича чидаш қобилятига эгадир. Кўпчилик ўсимликлар учун шўр тупроқлар зарарли бўлса ҳам, айрим ёввойи ўсимликлар бундай тупроқларда яхшироқ ҳаёт кечиради. Шу асосда ўсимликлар икки гуруҳга ажралади: гликофитлар ва галофитлар.

Гликофитлар — шўрликка чидамсиз ўсимликлар. Уларга айрим ёввойи ва кўпчилик қишлоқ хўжалик экинлари киради. Маданий экинлар ўртасида шўрликка чинакам чидамликлар бўлмайди. Маданий экинлар шўрликка чидамсиз бўлиб, фақат уларнинг турлари ва навлари ўртасида нисбий чидамлик хусусиятлари мавжуд. Айрим кузатишларга қараганда,

ғўза, беда, лавлаги, кунгабоқар ва тарвузлар помидор, карам, бодринг, зигир, сули, гречиха ва бошқаларга нисбатан шўрға чидамлироқ бўладилар.

*Галофитлар* — табиий шароитда шўр тупроқларда (ҳатто юқори концентрацияда) яшашга мослашган ўсимликлар. Юнонча “galos” — туз, “phyton” — ўсимлик маъносини билдиради. Галофитлар тузларга бўлган муносабатига кўра уч гуруҳга бўлинади: эвгалофитлар, криногалофитлар ва гликогалофитлар.

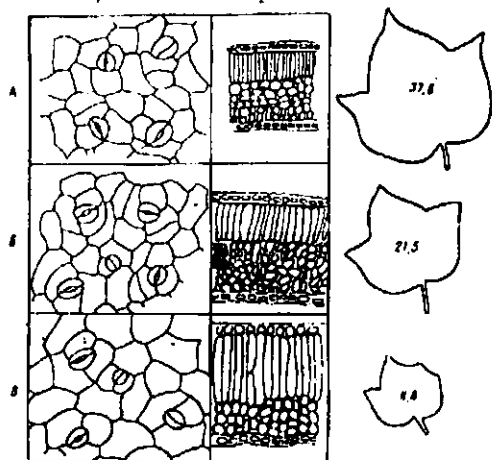
*Эвгалофитлар* — танасида туз тўпловчи, шўрликка энг чидамли ўсимликлар бўлиб, улар ҳужайра ширасида кўп миқдорда туз тўплаш қобилиятига эгадир. Уларга қора шўра (*Salicornia herbacea*), шўра (*Suaedamaritima*), олабўта (*Atriplex convertifolia*) ва бошқаларни кўрсатиш мумкин. Уларнинг ҳужайраларида 7-10 фоизгача туз тўпланиши мумкин (Б.А.Келлер, 1940). Тўпланган туз ҳисобига ҳужайра ширасининг осмотик босими 100-200 атмосферагача кўтарилади. Натижада уларнинг сўриш кучи жуда юқори бўлади ва шўрхок тупроқлар эритмасидан сувни бемалол шимиб олади. Бу гуруҳга кирувчи ўсимликларнинг барги қалин, этли бўлиб, ксерофитлик белгилари кўп бўлади.

*Криногалофитлар* — танасидан тузни ажратиб чиқарувчилар. Улар тузни шимиб олади, лекин тўқималар ичида тўпламайди. Органларидаги ортиқча тузни баргларида жойлашган махсус безчалар орқали ташқи муҳитга чиқарадилар. Тузларнинг чиқарилиши ион насослари ёрдамида амалга оширилади ва кўп миқдорда сув транспорти иштирок этади. Кўп миқдорда туз тўпланган баргларнинг тўқималари билан ҳам тузларнинг бир қисми ажралади. Бундай қобилиятга эга бўлган ўсимликларга кермек (*Statice ymeliri*), жингил (*Tamarix laxa*) ва жийда (*Elaegnus angustifolia*) мисол бўлади.

*Гликогалофитлар* — ўртача ва кам шўрликка эга бўлган тупроқларда яшашга мослашган. Уларнинг плазмолемма қавати тузни ўтказмайди, натижада ўсимлик танасида туз тўпланмайди. Улар ҳужайрасида юқори осмотик босимни фотосинтез маҳсулотлари (углеводлар) ҳисобига ҳосил қилади ва кучли сўриш қобилиятига асосан шўр тупроқлар эритмасидан сувни ўзлаштиради. Гликогалофитларга шувоқ (*Artemisia maritima*) ва ҳар хил кохиалар (*Kochia*) мисол бўлади.

Юқорида кўрсатганимиздек, шўр тупроқлар таъсиридан маданий ўсимликлар кўпроқ зарарланади. Аввало, уруғларнинг сувни шимиб олиб бўртишига, униб чиқишига, ёш майсаларда илдиз тизимининг ўсишига тўсқинлик қилади. Ҳужайраларда тузларнинг тўпланиши протоплазмани заҳарлаб, барча синтетик жараёнларни, фотосинтез жадаллигини ва оқсиллар синтезини секинлаштиради. Оқсилларнинг парчаланишидан аммиак ( $\text{NH}_3$ ) ажралиб чиқади. Натижада тўқималарда аммиак тўпланиб, уларни заҳарлайди. Шўр тупроққа мослашган ўсимликларда салбий таъсир даражаси бирмунча кам бўлади.

Шўрлик таъсирида ғўза хужайралар биокolloидларининг физик-кимёвий хусусиятлари, модда алмашиниш жараёнлари ўзгариб қолмай, ўсимлик органларининг, айниқса, баргларнинг морфологик ва анатомик тузилишида ҳам ўзгаришлар кузатилади. Шўр тупроқда ўсган ғўза баргининг сатҳи камайиб, мезофилл қавати қалинлашган (94-чизма).



94-чизма. Тупроқнинг шўрланиш турига кўра ғўза барги анатомик тузилишининг ўзгариши:

А—назорат; Б—сулфатли; В—хлорофилл тупроқларда:  
1—юқориги эпидермис; 2—барг қалинлиги; 3—барг сатҳи.

Ўсимликларнинг шўрликка чидамлилиги ва ҳосилдорлигини ошириш мақсадида бир қанча усуллар таклиф этилган:

— экин майдонларидаги тупроқларни ювиш ва туздан тозалаш, бунинг учун дренаж ва зовурлардан кенг фойдаланиш, ерларнинг мелиорация ҳолатини яхшилаш ;

— экин майдонларининг унумдорлигини ошириш, бунинг учун асосий ўғитлар билан бир қаторда микроўғитлардан фойдаланиш;

— ўсимликларнинг хлорли шўрликка чидамлилигини ошириш мақсадида экишдан олдин уруғларга ишлов бериш, бунинг учун уларни ош тузининг ( $\text{NaCl}$ ) 3-6 фоизли эритмасида бир соат сақлаб, кейин уларни 1,5 соат давомида ювиш ва экиш ( П.А.Генкел ва ва бошқалар тавсия этган);

— шўрликка нисбатан чидамли навларни танлаш ва улардан фойдаланиш;

— ўсимликларнинг сульфат шўрланишга чидамлилигини ошириш учун уруғларни экишдан олдин магний сульфат ( $\text{MgSO}_4$ ) тузининг 0,2 фоизли ёки марганец сульфат ( $\text{MnSO}_4$ ) тузининг 0,25 фоизли эритмасида бир кеча-кундуз ивитиш ва бошқалар.

## 9.4. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЗАРАРЛИ ГАЗЛАР, РАДИАЦИЯ ВА СЕНОБИОТИКЛАР ТАЪСИРИГА ЧИДАМЛИЛИГИ

Фан-техника ва халқ хўжалиги тараққиётининг ҳозирги даврида табиат ва жамиятнинг ўзаро таъсири билан боғлиқ бўлган муаммолар асосий ва мураккаб муаммолар бўлиб бормоқда. Шулардан табиий муҳитнинг зарарли газлар, радиофаол ва заҳарли кимёвий моддалар билан ифлосланиши ва уларнинг олдини олиш муаммоларини алоҳида кўрсатиш мумкин.

### 9.4.1. Газлар таъсирига чидамлилик

Саноат, транспорт ва бошқа ишлаб чиқариш жараёнларининг фаолияти натижасида атмосферага жуда кўп чиқиндилар тарқалмоқда. Натижада ҳавога 200 дан ортиқ ҳар хил кимёвий компонентлар қўшилмоқда. Булардан газсимон бирикмалар : олтингугурт ( $SO_2$ ), азот оксидлари ( $NO$ ,  $NO_2$ ) иси гази ( $CO$ ), фторли бирикмалар ва бошқаларни кўрсатиш мумкин. Шунингдек, сульфат, азот хлорид кислоталари, фенол буглари ҳам ажралиб туради.

Саноати яхши тараққий этган мамлакатларда атмосфера ҳавоси ифлосланишининг 52,6 фоизи транспорт фаолиятига, 18,1 фоизи иситиш тизимларига, 17,9 фоизи саноат чиқиндиларига, 1,9-9,5 фоизи чиқиндиларни куйдириш ва бошқа жараёнларга тўғри келади. Ўсимликларга заҳарли таъсир этиш қобилияти асосида, бу газларни қуйидаги тартибда жойлаштириш мумкин: 1)  $F_2 > Se_2 > SO_2 > NO > CO > CO_2$ , ёки 2)  $Se_2 > SO_2 > NH_3 > HCN > H_2S$  ( И.И.Полевой 1989)лик тўқималарига киради ва моддалар алмашинув жараёнига салбий таъсир этади. Бундай салбий таъсир кўпроқ ўсимликларнинг энг фаол органи бўлган баргларда кузатилади. Барг тўқималарига ўтган заҳарли газлар сувда эрийди ва кислота ёки ишқорга айланади. Ҳосил бўлган заҳарли бирикмалар дастлаб ҳужайра девори ва мембранага таъсир этади. Мембрананинг ўтказувчанлик ва транспорт жараёнлари зарарланади. Улар цитоплазма биоколлоидларининг чидамлилигини пасайтиради, хлорофилл молекулаларини емиради, барг тўқималарининг рНни ўзгартиради. Натижада ҳужайралардаги модда алмашинув жараёнлари бузилади, фотосинтез жадаллиги пасаяди, нафас олиш суръати аввал кўтарилади ва кейинчалик секинлашади. Ўсимликларнинг хлоропласт мембраналари ва пигментлар тизимига  $SO_2$  ва  $Se_2$  газлари кўпроқ салбий таъсир этади.

Заҳарли газлар таъсирида ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиши секинлашади, қариш жараёнлари тезлашади. Биринчи навбатда айрим барг тўқималари кучли заҳарланади ва нобуд бўлади. Нордон газлар таъсирида кенгбаргли ўсимликларга нисбатан игна барглилар кўпроқ зарарланади.

Газлар таъсирига чидамли ўсимликларнинг оғизчалари (айниқса,  $SO_2$  ва  $Se_2$  газларига) жуда сезгир бўлиб, улар оғизчаларини тез ёпиб олади

ва заҳарли газларнинг тўқималарига ўтишини чеклайди. Кўпчилик изланишларнинг кўрсатишича, шўр ва қурғоқчиликка чидамли ўсимликлар газлар таъсирига ҳам чидамли бўлади.

Атмосферанинг нордон газлар билан ифлосланиши кўпроқ йирик шаҳарлар ва саноат марказлари ҳудудига тўғри келади. Шунинг учун ҳам уларда кўкаламзорлар ҳосил қилиш жараёнига илмий ёндашиш, яъни газлар таъсирига чидамли ўсимликларни танлаш ва тавсия этиш катта аҳамиятга эга. Чунки ўсимликлар атмосфера ҳавосини тозалаш қурбига эга бўлган йирик омилдир. Ўз навбатида ўсимликларнинг газлар таъсирига чидамлилигини ошириш усулларида фойдаланиш ҳам мумкин. Буларга уруғларни чиниқтириш, ўсимликларнинг минерал озиқланиш жараёнларини мўтадиллаштириш, сув билан таъминлашни тўғри йўлга қўйиш ва бошқалар киради. Ҳатто уруғларни экишдан олдин сульфат ва хлорид кислоталарининг суюқ эритмасида ивитиш ҳам ўсимликларнинг газларга чидамлилигини оширади.

#### **9.4.2. Ўсимликларнинг радиация таъсирига чидамлилиги**

Табий муҳитнинг энг хавfli вазиятларидан бири унинг радиофаол моддалар билан заҳарланишидир. Шунинг учун ҳам унинг олдини олишга жуда катта эътибор берилмоқда.

Ер шарида маълум миқдордаги радиофаоллик табий ва сунъий радиофаоллик натижасида ҳосил бўлади. Радиофаол элементлар: уран - 238, уран - 235, торий - 232, калий - 40, углерод - 14 ва бошқалар планетамизда маълум миқдорда тарқалган бўлиб, вақт ўтиши билан улар доимо парчаланиб, ўзгариб туради. Уларнинг айрим емирилиш даври жуда узоқ муддатга тенг бўлиб, уран - 238 нинг ярим емирилиш даври 4,51 млрд. йил, уран - 235 нинг ярим емирилиш даври 713 млн. йил ва торий - 232 нинг ярим емирилиш даври 14,4 млрд. йилга тенг.

Ерда радиофаол элементларнинг парчаланиши натижасида тупроқда, сув ва ҳавода табий радиофаоллик вужудга келади. Таркибида калий, уран, торий ва бошқа радиофаол изотоплар бўлган чанг шамол билан Ер юзидан атмосферага кўтарилади ва вақт ўтиши билан ҳаво орқали катта майдонларга тарқалади.

Кейинги вақтларда сунъий радиофаолликнинг турли ядро реакциялари ёрдамида сунъий йўл билан содир қилинган радиофаоллик кўпайиши асосида умумий радиофаоллик ортиб бормоқда. Муҳитнинг радиофаол ифлосланишининг асосий манбалари: радиофаол рудаларни қайта ишловчи завод ва корхоналар; ядро ёқилғисини қайта ишловчи корхоналар; атом электр станциялари; атом реакторлари ва бошқалардир. Бу манбалардаги айрим носозликлар, авариялар ва шунингдек, атом, водород ва бошқа ядро қуроқларини портлатиш натижасида ташқи муҳит радиофаол моддалар билан ифлосланади. Бундай корхоналарнинг чиқиндилари ҳисобига ҳам ифлосланиш кўпаяди.

Айниқса, ядро қуролларини синаш учун портлатилганда жуда кучли радиофаол нурланиш вужудга келади. Умуман, радиофаол моддалар тирик организмларни заҳарлайди. Тирик организмларда радиофаол моддалар концентрацияси кўпайиб, организм учун хавфли бўлиб қолади. Айрим планктонларда радиофаоллик сувдаги радиофаолликка нисбатан 1000 мартагача кўп бўлади.

Радиациянинг биологик таъсири кўп томонлама бўлиб, молекулалардан то организм ва ҳатто популяция хусусиятга эга бўлади. Радиофаол нурларнинг таъсир механизми тирик организмга ўхшашидир. Бу нурлар тўғридан-тўғри молекулаларни емиради. Хужайраларнинг мембраналари, органоидлари ва айниқса, нуклеин кислоталар, ферментлар ва мембрана липидларини кучли зарарлантиради.

### 9.4.3. Ўсимликларнинг ксенобиотиклар таъсирига чидамлилиги

Ўсимликларни бегона бирикмалар – ксенобиотиклар таъсирдан ҳимоялаш тизими ҳам долзарб муаммо бўлиб ҳисобланади. Ксенобиотик юнонча хепос – бегона ва *biotos* – ҳаёт, яъни организм учун бегона маъносини билдиради. Буларга кишиларнинг хўжалик фаолияти туфайли вужудга келган ва организмлар учун заҳарли химикатлар: пестицидлар, гербицидлар, дефолиантлар, десикантлар ва бошқалар киради.

Заҳарли химикатлар тупрoқ, сув ва ҳавода тўпланса муҳитни ифлослайди, биологик тизимларни емиради. Шу билан бирга, ўсимликлар дунёси атмосферани тозалашда иштирок этади. Шунинг учун ҳам ксенобиотикларнинг биологик таъсири ва ўсимликлар танасида детоксикацияланиш механизмларини ўрганиш катта назарий ва амалий аҳамиятга эга. Айниқса, уларнинг хусусиятлари, таъсир этиш доираси ва меъёрлари асосида метаболитик, ингибиторлик ҳамда нобуд бўлишига олиб келувчи даражаларини ўрганиш ва улардан фойдаланиш мумкин.

**ГЕРБИЦИДЛАР.** Гербицидлар ўсимликлар ўсишини тўхтатади ва бегона ўтларга қарши курашда ишлатилади. Улар кимёвий моддаларнинг хилма-хил гуруҳларига мансуб бўлган бирикмалар ҳисобланади. Гербицидлар бир неча гуруҳларга: ўсимликларга ёппасига таъсир этувчилар ва танлаб таъсир этувчиларга бўлинади.

Кўпчилиги танлаб таъсир кўрсатиш хусусиятига эга бўлиб, фақат маълум оила ва турларга мансуб бўлган ўсимликларни ўлдиради. Гербицидларнинг таъсир этиш хусусияти уларни қўллаш усулларига ва концентрациясига ҳам боғлиқ бўлади. Масалан, битта гербициднинг ўзи кучсиз концентрацияда танлаб таъсир этса, унинг концентрацияси ортиб бориши билан ёппасига таъсир этиши мумкин.

Гербицидлар хужайрага – цитоплазмага кириб ёғсимон моддаларда (липоидларда) эрийди ва меъёрдаги физиологик жараёнларни бузади. Бунинг натижасида ўсимлик нобуд бўлади. Гербицидлардан, айниқса, 2,4 - дихлорфенилуксинацетат (2,4 Д) ва 2-метил-4-хлорфеноксияцетат (2М - 4 Х) кенг ишлатилади. 2,4Д -  $(C_6H_3Cl_2O_2) \cdot O \cdot CH_2COOH$  ва 2М - 4 Х

- ( $\text{CH}_3\text{C}_6\text{H}_4\text{C}$ ). $\text{O}$ .  $\text{CH}_2\text{COOH}$  лар бир паллали зигир, арпа, бугдой каби ўсимликларга зарар етказмаган ҳолда ёввойи ўсимликларни нобуд қилади. Айниқса, 2,4 Д дан оз миқдорини (ҳатто 1 мг дан кам) икки паллали ўсимлик танасига киритилса, тезда физиологик жараёнлар бузилади, ўсимлик ўсишдан тўхтайтиди ва нобуд бўлади.

Умуман, 2,4 Д кўпчилик бир паллали ўсимликларга таъсир этмайди. Икки паллалиларга эса кучли таъсир этади. Бунинг асосий сабаби уларнинг кимёвий таркибининг ҳар хиллигидир. Улар модда алмашинув хусусияти билан ҳам фарқ қилади.

Маккажўхори экилган далаларда бегона ўтларга қарши симазин гербицидидан фойдаланиш мумкин. Бу препарат ўсимликларга асосан илдиз орқали ўтади, шунинг учун ҳам симазин тупроққа солинади. Симазин ҳужайранинг митоз жараёнига, оддий углеводларнинг синтезига, Хилл реакциясига ва бошқаларга зарарли таъсир этади. Маккажўхорининг ҳужайра таркибида мавжуд айрим кимёвий моддалар симазинни нейтраллаш қобилиятига эга. Шунинг учун ҳам у маккажўхорига таъсир этмайди.

Гербицидлардан гўза майдонларидаги бегона ўтларга қарши курашда ҳам фойдаланилади. Булардан энг муҳимлари моноурон, диурон, которан ва бошқалар. Бу гербицидлар бегона ўтларнинг фотосинтез ва нафас олиш жараёнларининг ўзгаришига ҳам катта таъсир этади.

Умуман, ҳозирги вақтда қишлоқ хўжалигида бегона ўтларга қарши кураш мақсадида фойдаланиш мумкин бўлган 200 дан ортиқ гербицид аниқланган.

**ДЕФОЛИАНТЛАР ВА ДЕСИКАНТЛАР.** Сунъий ингибиторлар гуруҳига ўсимликларнинг баргини тўкиб юборадиган дефолиантлар ва ўсимликларни тезда қуритиб юборадиган десикантлар ҳам кирилади.

Дефолиантлар кейинги йилларда пахтачиликда кенг қўлланилиб келмоқда, чунки ҳосилни йиғиштириб олиш жараёнини механизациялаш дефолиантларга бўлган эҳтиёжни оширади. Дефоляция гўзанинг барг бандида ажратувчи қатлам ҳосил қилади ва баргларнинг тезда тўкилишини таъминлайди. Бундан ташқари дефоляция кўсақларнинг пишиб етилишини ва очилишини тезлаштиради.

1940 йида Ю.В.Ракитин барглар ва меваларнинг тўкилиши сабабларини тушунтирувчи ауксин-этилен баланси гипотезасини яратди. Бу гипотезага кўра, агар тўқималарда этиленнинг миқдори ауксинларга нисбатан кўпроқ тўпланса, синтетик жараёнлар сусайиб, гидролитик жараёнлар фаоллашади, натижада мева ёки барг бандларида ажратувчи қатлам ҳосил бўлади ва улар тўкилади. Шу гипотезага асосан бирон йўл билан барглар таркибидаги этилен миқдорини кўпайтириш ёки ауксин миқдорини камайитириш билан уларнинг сунъий тўкилишини тезлаштириш мумкин.

Ҳозирги вақтда гўза баргини сунъий равишда тўкиш учун магний хлорат  $\text{Mg}(\text{ClO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$  кўп ишлатилади. Бу рангсиз кристалл модда бўлиб, ўта гигроскопик, сувда яхши эрийдиган бирикма. Бу бирикманинг 10-12 кг ни 100-200 литр сувда эритиб, бир гектар майдондаги гўзага пуркалса яхши натижа беради.

Кўп йиллар давомида ишлатилиб келинган гербицид – бугифос ҳозир ишлатилмайди, чунки табиатни кучли заҳарловчи асоратга эга.

Қанд лавлаги, картошка каби ўсимликларнинг ҳосилини машиналар ёрдамида йиғиб-териб олиш учун десикациядан фойдаланилади. Бунда хлорат магнийнинг юқорироқ концентрацияли эритмаси ишлатилади, яъни бир гектар ерга 25-30 кг гербицид эритмаси тайёрланиб пуркалади.

Дефоляция ва десикация усулларидан тўғри фойдаланиш натижа-сида ўсимликлардан юқори ва сифатли ҳосилни машиналар ёрдамида йиғиб олиш мумкин.

## 9.5. КАСАЛ ЎСИМЛИКЛАР ФИЗИОЛОГИЯСИ

### 9.5.1. Ўсимликларнинг юқумли касалликларга чидамлилиги

Ўсимликлар ҳам худди ноқулай омиллар сингари ҳосилга путур ет-казади. Касалланиш сабабли ҳосил камайибгина қолмасдан, балки унинг сифати ҳам ёмонлашади. Дунё миқёсида қишлоқ хўжалик экинларининг бир йилда касалликлар туфайли йўқотадиган ҳосил миқдори 25 миллиард доллар деб баҳоланади.

Ўсимликларнинг касалликлари икки гуруҳга бўлинади: юқумсиз (ноинфекцион) ва юқумли (инфекцион).

*Юқумсиз касалликларга* асосан ташқи муҳитнинг абиотик омиллари сабаб бўлади. Буларга ўсимликларнинг минерал озиқланиш жараёнларининг ҳамда сув режимининг бузилиши, ўсимликларга ўта совуқ ёки иссиқ ҳароратнинг таъсири кабиларни кўрсатиш мумкин (8.1-ва 8.2- бўлимларга қаранг). Шунингдек, ҳаво ва тупроқ таркибидаги заҳарли бирикмалар, тупроқда тўпланиб қолган гербицидлар, ноқулай ва кучли ёруғлик манбалари, радиацион нурлар, айрим паразит ўсим-ликлар ва замбуруғлар томонидан ажратиладиган токсинлар бундай ка-салликларни туғдиради.

*Юқумли касалликларни* вируслар, бактериялар, замбуруғлар ва бошқа биотик омиллар вужудга келтиради. Ўсимликлар ўзининг онтогенезида бундай организмлар таъсирига дучор бўлиб касалланади. Эволюция жараёнида кўпчилик ёввойи ўсимликларнинг бундай касалликларга нисбатан ҳар хил ҳимоя механизмлари яхши ривожланган. Аммо ҳимоя механизмлари маданий ўсимликларда жуда кам тараққий этган. Шунинг учун ҳам юксак ўсимликларнинг патоген микроорганизмларга табиий чидамлилиги механизмини аниқлаш ва улардан фойдаланиш қишлоқ хўжалик экинлари касалликларига қарши кураш усулларини ўрганишда катта аҳамиятга эга.

Юқумли касалликларга учраган ўсимликларнинг меъёрий метаболи-тик жараёнлари бузилади. Фотосинтез, нафас олиш, минерал озиқла-ниш ва бошқа физиологик жараёнлар издан чиқади. Натижада ўсимлик-ларнинг айрим органлари кучли шикастланади ёки ўсимликлар мудда-тидан олдин нобуд бўлади.



Чидамлилик – ўсимлик организмнинг инфекцияга жавоб меъеридир. Бу ўсимликларнинг касалликни юқтирмаслиги, чегаралаб қўйиши ёки унинг ривожланишига тўсқинлик қилиш қобилияти билан тавсифланади. Чунки тирик организмга тушган микроорганизм унинг қаршилигига учрайди. Шунинг учун ҳам улар касаллик туғдиришдан олдин ўзлари нобуд бўлишлари мумкин (агар организм шу микроорганизм турига нисбатан чидамли бўлса). Чидамсиз ўсимликлар бундай қаршилик кўрсата олмайди. Натижада улар касалланади ва ҳатто нобуд бўлиши ҳам мумкин. Чидамлилик носпецифик ёки бир турларга хос, специфик ёки навларга хос бўлиши мумкин.

Носпецифик – турларга хос чидамлилик асосида ўсимликлар жуда кўп миқдордаги сапрофит микроорганизмлар таъсиридан ҳимоя қилинади. Чидамлиликнинг бу шакли фитоиммунитет дейилади (лотинча *immunitas* – озод бўлиш). Бундай чидамлилик носпецифик бўлиб, фақат маълум турларга хос бўлади. Шунинг учун ҳам ҳар бир тур оз миқдордаги қўзғатувчилар билан зарарланади.

Специфик – навларга хос чидамлилик, носпецифик чидамлиликни енгиб, ўсимликларнинг касаллантириши мумкин бўлган паразитларга бўлган муносабатидир. Бу чидамлилик айниқса, маданий ўсимликлар учун муҳим аҳамиятга эга, чунки уларнинг 90 фоиздан ортиғи специфик патогенлардан зарарланади. Одатда навлар айрим патогенларга нисбатан чидамли бўлиб, бошқа патогенлар билан зарарланиши мумкин. Бу микроорганизмлар турига, уларнинг вирулентлик даражасига, ўсимлик навининг шу микроорганизм таъсирига чидамлилигига, иккала организмларнинг ривожланиш бошқичларига, ўзаро таъсир шароити ва муддатларига боғлиқ бўлади.

Ўсимликларнинг касалликларга чидамлилик даражаси турли хил ҳимояланиш механизмларига асосланган. Булар асосан икки гуруҳдан иборат: конституцион ва индукцияланган.

Конституцион механизмлар – ўсимлик тўқималарида инфекцион жараёнгача мавжуд бўлади: 1) ўсимлик тўқималари ўзига хос тузилмавий хусусиятларга эга бўлиб, инфекция киришига механик тўсиқни таъминлайди; 2) антибиотик фаолликка эга бўлган моддаларни ажратади (фитонцидлар, феноллар ва бошқалар); 3) паразитларнинг озикланиб, ўсиш ва ривожланишни таъминлайдиган моддаларнинг жуда кам ҳосил бўлиши ва бошқалар.

Чидамлиликнинг индукцияланган механизми – инфекция таъсирига ўсимликнинг реакцияси билан тавсифланади: 1) ўсимликларнинг нафас олиши ва энергия алмашинув жараёнлари кучаяди; 2) умумий носпецифик чидамлиликни оширишга йўналтирилган моддаларнинг тўпланишини таъминлайди (фитонцидлар, феноллар, хинонлар, ҳар хил танинлар ва бошқалар); 3) қўшимча механик ҳимоя тўсиқлари ҳосил бўлади; 4) юқори таъсирчанлик реакциялари пайдо бўлади; 5) фитоалексинлар синтезланади. Бундай чидамлиликка эга бўлган ўсимликлар ҳужайрасида паразитнинг ривожланиши қийинлашади ва ҳатто ривожлана олмай нобуд бўлиши мумкин.

Нектотроф ва биотроф паразитларга нисбатан чидамлилиқ механизмлари фарқ қилади. Нектотроф патогенлар ўзлари ажратган гидролитик ферментлари ва токсинлари билан ўсимлик ҳужайрасига таъсир этади. Улар токсинлар ёрдамида ўсимлик ҳужайрасини ўлдиреди ва ҳужайрада жойлашиб олади. Кейинчалиқ гидролитик ферментлар ёрдамида ҳужайра таркибидаги моддалар парчаланеди. Нектотрофлар ажратган токсинлар – фитотоксинлар дейилади. Фитотоксинлар жуда кўп ўсимликларни зарарлаши мумкин. Биотрофлар ўсимликлар учун зарарли бўлган токсинларни ажратмайди. Улар асосан ҳужайраларо бўшлиқларга жойлашиб, ўзларининг гаустория-сўргичлари ёрдамида ҳужайрадан озиқа моддаларни сўриб олади. Улар маълум муддатгача ўсимлик билан бирга яшайди. Аммо замбуруғларнинг споралар ҳосил қилишидан бошлаб ўсимликлар зарарлана бошлайди.

Биотроф паразитларга чидамлилиқ: паразитни аниқлаш, юқори таъсирчанлик, некроз доирасини ҳосил қилиш ва патоген ҳаёти учун зарур бўлган озиқа компонентларидан маҳрум этиш, шу доирада фитоалексинларни синтез қилиб, паразитни нобуд этиш каби механизмлар билан тавсифланади.

Нектотроф патогенларга чидамлилиқ механизми асосан куйидагилардан иборат: паразит токсинларини нейтраллаш ёки парчалаш, махсус патотоксинларга нисбатан ўсимликлар таъсирчанлигининг пасайиши; экзоферментлар фаоллигини носпецифик ингибиторлар (феноллар ва бошқалар) ёрдамида тўхтатиш; ўсимлик ферментлари (хитиназа, глюконаза ва бошқалар) ёрдамида паразит ҳужайрасининг деворларини зарарлаш, паразитнинг гидролитик ферментларига қарши ўсимликлар оқсил-антиферментларини синтез қилиш ва бошқалар.

Патогенлар (замбуруғлар, бактериялар, вируслар) ўсимлик тўқималарига асосан икки йўл билан кириб олади: оғизчалар, чечевичкалар ва кутикула; ер усти ва илдизларнинг механик шикастланиши. Патогенлар биринчи навбатда ўсимликнинг устки қисмларига жойлашиб, кейинчалиқ ичкарига ўтиши муносабати билан қопловчи тўқималар механик тўсиқгина бўлиб қолмай, токсик тўсиқ вазифасини ҳам бажаради. Чунки уларда ҳар хил антибиотик (фитонцидлар ва феноллар) моддалар сақланади.

Асримизнинг 20-йилларида Б.П.Токин томонидан кашф этилган фитонцидлар – антибиотик моддалар (хинонлар, фенолли гликозидлар, спиртли гликозидлар ва бошқалар) патоген микроорганизмлар ривожланишини тўхтатади ёки уларни нобуд этади. Пиёз, саримсоқ кабиларнинг ёрилиши ёки кесилиши натижасида ажралиб чиққан учувчи фитонцидлар таъсиридан патогенлар зарарланади.

Инфекция таъсирида шикастланган ҳужайраларда полифенолоксидаз ферменти фаоллашади ва фенолларни юқори токсик хинонларгача парчалайди. Ҳосил бўлган фенол бирикмалари патогенлар ҳосил қилган экзоферментларни нейтраллайди (яъни фаоллигини пасайтиради).

Биотроф паразитларга чидамли нав ҳужайраларига (масалан, ғаллардаги занг замбуруғи) патоген кириши билан улар нобуд бўлади, яъни некроз ҳосил бўлади. Ўсимликларнинг бундай реакцияси юқори таъсир-

чанлик номини олди. Чидамсиз навларнинг ҳужайралари эса тирик қолади ва паразит ҳамма тўқималарга тарқалади. Чидамли навлар некроз ҳосил қилиш усули билан паразитнинг ривожланишига йўл қўймайди. Юқори таъсирчанликнинг асосий функцияси паразитларнинг спора ҳосил қилишига йўл қўймасликдир. Чунки улар фақат тирик ҳужайра билан муносабатда бўлгандагина спора ҳосил қилиш қобилиятига эга.

Ўсимлик танасининг некрозлар ҳосил бўлган қисмларида фитопатогенларга жавоб сифатида махсус антибиотик моддалар ҳосил бўлади ва ҳимоя функцияларини бажаради. Бу моддалар фитоалексинлар номини олди (К.Мюллер, Г.Бёргер, 1940). Соғлом тўқималарда фитоалексинлар ҳосил бўлмайди. Улар антибактериал, фунгитоксик ва антинематодлик хусусиятларига эга. Фитоалексинлар ҳар хил бўлиб (дуккакли ўсимликларда – изофлавоноидлар, мураккаб гуллиларда – полиацетилинлар ва бошқалар), ўлик ҳужайралар атрофида жойлашган тирик ҳужайраларда синтезланади. Кейин паразит жойлашган некроз ҳужайраларига ўтади. Уларнинг ҳужайраларга транспорти апопласт усули орқали содир бўлади. Фитоалексинлар фитопатогенларнинг ўсишини барбод қилади ва уларнинг экзоферментларини фаолсизлантиради.

Умуман, ўсимликларнинг юқумли касалликларга чидамлилиги уч турга ажратилади:

1. Морфологик ва анатомик чидамлилик. Бунга ўсимлик тўқималари тузилмасининг мустаҳкамлиги, қопловчи тўқима ҳужайралари деворларининг ва кутикуланинг қалинлиги, тиканлар ва тукларнинг мавжудлиги, ҳужайраларнинг кичик бўлиши ва ҳужайралараро бўшлиқларнинг камлиги ва бошқалар киради.

2. Физиологик чидамлилик. Бундай чидамлиликни оғизчалар ҳаракатининг ўзига хос хусусиятлари, САМ-метаболизм, ҳужайра ширасининг нордонлиги ва осмотик босим миқдори кабилар таъминлайди.

3. Кимёвий чидамлилик. Тўқима ҳужайраларида ҳар хил ҳимоя моддаларининг (ҳимоя оқсиллари, углеводлар, пролин, фитонцидлар, алкалоидлар, фенол бирикмалари, фитоалексинлар ва бошқалар) тўпланиши билан тавсифланади.

Ўсимликларнинг юқумли касалликларга чидамлилигини ошириш мақсадида ташқи муҳит омилларини (ҳарорат, ёруғлик, тупроқ намлиги ва унумдорлиги) мўътадил даражага йўналтириш катта аҳамиятга эга. Айниқса, ўсимликларнинг минерал озикланишига кўпроқ эътибор берилмоқда. Кейинги йилларда фосфор, калий ва микроэлементлар таъсирида ўсимликларнинг патоген микроорганизмларга чидамлилиги ошганлиги аниқланди. Озиқа элементларининг миқдори, нисбати ва қўллаш муддатларидан тўғри фойдаланиш метаболитик жараёнларни фаоллаштиради ва натижада ўсимликларнинг касалликка чидамлилиги ҳам мустаҳкамланади.

## ҚИСҚАРТИРИЛГАН СЎЗЛАР

АБК	—	абсциз кислота
АГ	—	Голжи аппарати
АДФ	—	аденозиндифосфат
АДФГ	—	аденозиндифосфатглюкоза
АМФ	—	аденозинмонофосфат
АТФ	—	аденозинтрифосфат
ГА	—	гиббереллинлар
ГАЗ	—	гиббереллин кислота
ГДГ	—	глутаматдегидрогеназа
ГС	—	глутаминсинтетаза
ГТС	—	глутаматсинтаза
ГДФ	—	гуанозиндифосфат
ГТФ	—	гуанозинтрифосфат
2, 4, -Д-2, 4	—	дифхлорфенокисирка
ДНК	—	дезоксирибонуклеин кислота
ИМК	—	индолилѐг кислота
ИСК	—	индолил-3-сирка кислота
МДГ	—	малатдегидрогеназа
МП	—	мембрана потенциали
НАД	—	никотинамидадениндинуклеотид
НАДН	—	никотинамидадениндинуклеотид (қайтарилган)
НАДФ	—	никотинамидадениндинуклеотидфосфат
НАДФН2	—	дигидроникотинамидаденин
(НАДФН)	—	динуклеотидфосфат
НК	—	нафас олиш коэффиценти
ПВК	—	пироузум кислота
ПД	—	таъсир потенциали
ПФП	—	нафас олишнинг пентозафосфат йўли
ПЦ	—	пластоцианин
РДФ	—	рибулозо-1, 5- дифосфат
РНК	—	рибонуклеин кислота
иРНК	—	информацион РНК
рРНК	—	рибосомал РНК
тРНК	—	транспорт РНК
СоА	—	коэнзим А
ТПФ	—	тиаминпирофосфат
УДФ	—	уридиндифосфат
УДФГ	—	уридиндифосфатглюкоза
УТФ	—	уридинтрифосфат
Ф <sub>i</sub> (P <sub>i</sub> )	—	анорганик фосфат
ФАД	—	флавинадениндинуклеотид
ФГА	—	фосфоглицерин алдегиди
Фд	—	ферродоксин
ФДА	—	фосфодиоксиацетон
ФГК	—	фосфоглицерин кислота
ФЕП	—	фосфоенолпироузум кислота
ФМН	—	флавінмононуклеотид
ФТІ	—	биринчи фототизим
ФТІІ	—	иккинчи фототизим
Цк	—	цитокинин
ЭР	—	эндоплазматик тўр (ретикулум)
ЭТЦ	—	электронтранспорт занжири.

## АДАБИЁТЛАР

Белоусов М.А. Физиологические основы корневого питания хлопчатника. Т., 1975.

Имомалиев А., Зикриёев А. Ўсимликлар биохимияси. Т.: “Ўқитувчи”, 1978.

Самиев Х.С. Водный режим и продуктивность хлопчатника. Т.: “Фан”, 1979.

Соттибоев И.К., Қўққоров Қ. Ўсимлик ҳужайраси. Т. : “Ўқитувчи”, 1978.

Шайхов Э.Т., Нормухаматов Н., Шлейхер А.И., Азизов Ш.Г., Лев В.Т., Абдурашидова Л.Х. Пахтачилик. Т.: “Меҳнат”, 1990.

Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М., 1983.

Дёрфлинг К. Гормоны растений. М., “Мир”, 1985.

Кретович В.Л. Биохимия растений. М., 1986.

Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов растений. М., 1976.

Лебедев С.И. Физиология растений. М.: “Колос”, 1982.

Либерт Э. Физиология растений. М.: “Мир”, 1976.

Полевой В.В. Физиология растений. М.: “Высшая школа”, 1989.

Полевой В.В. , Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л., 1991.

Рубин Б.А. Курс физиологии растений. М.: “Высшая школа”, 1976.

Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. М.: “Наука”, 1989.

Тарчевский И.А. Основы фотосинтеза. М.: “Высшая школа”, 1977.

Шевелуха В.С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регуляции. М., 1980.

Школьник М.Я. Микроэлементы в жизни растений. Л., 1974.

Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М., 1988.

## МУНДАРИЖА

КИРИШ .....	3
<b>I БОБ. ЎСИМЛИК ҲУЖАЙРАСИНИНГ ФИЗИОЛОГИЯСИ</b>	
1.1. Ҳужайравий таълимотнинг ривожланиш тарихи .....	7
1.2. Ҳужайра тузилмаси ва функциялари .....	8
1.3 Ҳужайранинг кимёвий таркиби .....	21
1.4 Ўсимлик ҳужайрасининг осмотик хусусиятлари .....	31
<b>II БОБ. БИОЭНЕРГЕТИКАНИНГ АСОСИЙ ТУШУНЧАЛАРИ</b>	
2.1 Биологик тизимлардаги энергия манбалари .....	35
2.2. Фосфорланиш .....	39
2.3 Донор-акцептор тизими .....	41
2.4 Биомембраналарнинг роли .....	42
<b>III БОБ. ФОТОСИНТЕЗ</b>	
3.1. Фотосинтез ва унинг аҳамияти .....	45
3.2. Фотосинтезни ўрганиш тарихи .....	45
3.3. Барг – фотосинтетик орган .....	47
3.4. Фотосинтез реакциялари .....	58
3.4.1. Ёруғликда борадиган реакциялар .....	58
3.4.2. Фотосинтезда карбонат ангидриднинг ўзлаштирилиши .....	66
3.5 Фотосинтезнинг САМ йўли .....	70
3.6. Ёруғликда нафас олиш .....	70
3.7 Фотосинтез экологияси .....	72
3.8 Фотосинтезнинг кунлик ва мавсумий жадаллиги .....	77
3.9 Фотосинтез ва ҳосилдорлик .....	79
<b>IV БОБ. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ НАФАС ОЛИШИ</b>	
4.1. Ўсимликлар ҳаётида нафас олишнинг аҳамияти.....	81
4.2. Нафас олиш коэффиценти .....	82
4.3. Нафас олиш химизми .....	84
4.4. Нафас олишнинг ички ва ташқи шароит омилларига боғлиқлиги...94	
4.5. Дон, мева ва сабзавотларни сақлашда нафас олишнинг аҳамияти... 97	
<b>V БОБ. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ СУВ РЕЖИМИ</b>	
5.1. Ўсимликлар ҳаётида сувнинг аҳамияти .....	99
5.2. Сувнинг шимилиши ва ҳаракати .....	100
5.3. Транспирация .....	107
5.4. Ўсимликларнинг сув мувозанати .....	110
5.5. Антитранспиратлар .....	111
5.6. Ўсимликларни суғоришнинг физиологик асослари .....	112

5.7. Ўсимликларнинг сувга бўлган муносабатиغا кўра экологик гуруҳлари. 114

## **VI БОБ. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ИЛДИЗ ОРҚАЛИ ОЗИҚЛАНИШИ**

6.1 Ўсимликларнинг илдиз орқали озиқланиши ҳақидаги таълимотнинг ривожланиши .....	118
6.2. Минерал элементларнинг ўсимликлар танасидаги миқдори .....	120
6.3. Минерал элементларнинг физиологик аҳамияти .....	121
6.4. Микроэлементларнинг аҳамияти .....	136
6.5. Минерал элементларнинг ютилиш механизми .....	141
6.6. Ионлар антагонизми ва тенглаштирилган эритмалар .....	145
6.7. Ўсимликларнинг табиий тупроқдан озиқланиши .....	146
6.8. Ўсимликлар онтогенезида минерал озиқланиш .....	149
6.9. Ўғитлашнинг физиологик асослари .....	149
6.10. Ўғитлаш усуллари ва муддатлари .....	156

## **VII БОБ. ЎСИМЛИКЛАРДА МОДДАЛАР ТРАНСПОРТИ..... 158**

### **VIII БОБ. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЎСИШИ ВА РИВОЖЛАНИШИ .... 161**

8.1. Ўсимликларнинг ўсиши .....	161
8.2. Ўсимликларнинг ўсишига ташқи шароит омилларининг таъсири .	169
8.3. Ўсимлик гормонлари .....	173
8.4. Физиологик фаол сунъий моддалар .....	179
8.5. Ўсимликларнинг тиним ҳолатлари .....	180
8.6. Ўсимликларнинг ҳаракатлари .....	182
8.7. Ўсимликларнинг ривожланиш босқичлари .....	189

### **IX БОБ. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ НОҚУЛАЙ ОМИЛЛАР ТАЪСИРИГА ЧИДАМЛИЛИГИ**

9.1. Ўсимликларнинг қурғоқчиликка ва юқори ҳарорат таъсирига чидамлилиги .....	200
9.1.1. Ўсимликларнинг қурғоқчиликка чидамлилиги .....	200
9.1.2. Ўсимликларга юқори ҳароратнинг таъсири ва уларнинг иссиқдикка чидамлилиги .....	203
9.2. Ўсимликларнинг паст ҳарорат таъсирига чидамлилиги.....	204
9.3. Тупроқ шўрланиши ва унинг ўсимликларга таъсири, шўрга чидамлилик.....	208
9.4. Ўсимликларнинг зарarli газлар, радиация ва ксенобиотиклар таъсирига чидамлилиги .....	212
9.4.1. Газлар таъсирига чидамлилик .....	212
9.4.2. Ўсимликларнинг радиация таъсирига чидамлилиги .....	213
9.4.3. Ўсимликларнинг ксенобиотиклар таъсирига чидамлилиги .....	214
9.5. Касал ўсимликлар физиологияси .....	216
9.5.1. Ўсимликларнинг юқумли касалликларга чидамлилиги .....	216
Қисқартирилган сўзлар .....	220
Адабиётлар .....	221

**Ж.Х.ХЎЖАЕВ**

**ЎСИМЛИКЛАР ФИЗИОЛОГИЯСИ**  
(Дарслик)

Тошкент — «Мehnat» — 2004

Нашр учун масъул	<i>Н.Халилов</i>
Таҳририят мудир	<i>М.Миркомил</i>
Муҳаррир	<i>М.Тожибоева</i>
Мусахҳиҳ	<i>Қ.Авесбоев</i>
Компьютерда саҳифаловчи	<i>А.Рўзиев</i>

2004 йил 27 июлда чоп этишга рухсат берилди. Бичими 60x90 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>, Офсет қоғози. Шартли босма табағи 14,2. Нашр табағи 14,0. Адади 1500 нусха. Буюртма №287. Баҳоси шартнома асосида.

«Мehnat» нашриёти, 700129, Тошкент, Навоий кўчаси, 30-уй  
Шартнома №23-2004

Андоза нусхаси Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта махсус таълим вазирлиги «ЎАЖБНТ» Марказининг компьютер бўлимида тайёрланди

Х.ф. «NISIM» босмахонасида чоп этилди.  
Ш.Рашидов кўчаси, 71