

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

Ж.Х.ХЎЖАЕВ

**ЎСИМЛИКЛАР
ФИЗИОЛОГИЯСИ**

*Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта маҳсус 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 зарурый 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 этиштирилаётган қишлоқ хўжалик экинлари, экологик муҳит ва бошқаларга асосланилган. Ўзбек тилида тайёрланган ушбу дарслиқдан 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 жарабёнлар, 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 ўзгартериш, 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-қаршиликларни очиш, уларни ўсимлик танасининг умумий ривожланишида қандай аҳамиятга эга эканлигини аниқлаш мақсадида лаборатория ва дала амалиёти усусларидан фойдаланади. Ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиш қонуниятларини табиий шароитда ўрганища 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 усуслари: хромотография нишонли атомлар, электрон микроскопия,

электрофорез, дифференциал центрифугалаш, спектрофотометрия, рентгентузилма таҳлили ва бошқалардан фойдаланиш натижасида физиология фанида жуда катта ютуқларга эришилди. Бу усулларни қўллаш туфайли ўсимлик хужайрасининг мураккаб тузилиши, хужайра органоидларининг тузилмаси ва физиологик функциялари, хужайранинг моддаларни ўзлаштириш ва ажратиб чиқариш жараённада мемброналар-нинг аҳамияти ва бошқалар бирмунча пухта ўрганилди. Айниқса, ўсимликлар танасида қувватини тўплаш ва сарфлаш ҳақидаги тушунчалар кенгайди. Чунки ёругликнинг электромагнит энергиясини органик моддалар таркибидаги эрkin кимёвий қувватга айлантириш ва тўплаш яшил ўсимликларнинг энг муҳим таснифий хусусиятидир. Бу хусусияти билан яшил ўсимликлар табиатдаги барча бошқа тирик организмлардан фарқ қиласи ва Ер юзида ҳаётнинг барқарорлигини таъминлайди. С.П.Костичев (1872-1931) “Агар яшил барғ бир неча йилга ишлашни тұхтатса, Ер юзидағи барча жонзор, жумладан, инсоният ҳам нобуд бўлади”, деган эди.

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

Ўсимликлар физиологияси XVII-XVIII асрларда ва XIX асрнинг бошларидан мустақил фан сифатида шаклланди. Дастрлаб 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 пастандан юқорига ва юқоридан паастга қараб оқишини тасдиқлади. Ўсимликларда сувни ҳаракатга келтирувчи куч илдиз босими ва транспирация эканлигини исботлади.

Инглиз Д.Пристли (1771), голландиялик Я.Ингенхауз (1779), швейцариялик олимлар Ж.Сенебе (1782) ва Т.Соссюр (1804) бир-бирларининг ишларини тўлдириш натижасида ўсимликларда фотосинтез жараённинг мавжудлигини очдилар. Яъни ёругликда 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 вазифаларини, предмети ва усулларини аниқлаб берди.

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

1920) асос солдилар. А.С.Фаминцин (1867) Петербург университетида 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 ангирид ўзлаштирилиб, крахмал ҳосил бўлишини кўрсатди.

А.С.Фаминцин ўша даврда чор Россияси Фанлар академияси тизимидағи 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 усуllарни 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 асрлари 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 қишининг нокулай омиллари таъсирига, кургоқчиликка чидамлилик 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 механизmlари 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.Холодний 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 раҳбарлигига 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.Тимиразев 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.Макроносов ва бошқаларнинг илмий фаoliyatlari 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 қафедралари 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 физиологиси ва микробиология кафедраси очилди. Бу кафедралар ҳозир ҳам мавжуд. Улар ўсимликлар физиологияси фанининг ривожланишига катта ҳисса қўшмоқдалар.

Ўзбекистон шароитида фитофизиологлар (А.В.Благовещенский, Н.Д. Леонов, В.А.Новиков, В.Шардаков, Н.А.Тодоров, М.Х.Ибрагимов, Н.Н.Назиров, 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 хulosалар чиқардилар. Ҳозирги вақтда Ўзбекистон ФА тизимидағи 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 съездзи ўтказилиши бунга яққол далил бўлади.

Ўзбекистонлик ўсимлик физиологларининг таклифига асосан, съезд муҳокама қилган асосий ҳаётий жараёнларни (фотосинтез, минерал озиқланиши ва ҳосилдорлик, липидлар, ўсимликлар иммунитети, шўрликка чидамлилик, ривожланиш жараёнлари ва ташқи шароитнинг нокулай 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 ҲУЖАЙРАСИННИГ ФИЗИОЛОГИЯСИ

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

Яшил ўсимликлар ҳар хил органлар йигиндисидан 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 йигиндисидан иборатдир. Бу бирликнинг 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 олимни Роберт Гук ўсимликлар тузилишини ўрганиш учун ўзи такомиллаштирган микроскогдан фойдаланди ва пўқак 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 зарурый қисми эканлигини тахмин қилди.

Организмларнинг ҳужайравий тузилиши тўғрисидаги таълимотнинг ривожланишида рус ботаник олимни 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 йигиндисидан тузилишини кўрсатди.

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

Хужайра 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 қабаб бўлди.

Айниқса, мамлакатимизда ўн минг марта катталаштирувчи электрон микроскопнинг яратилиши (1940 йилда А.А Лебедев раҳбарлигига) 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 тўплланган 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 йигиндисидангина иборат бўлиб қолмай, балки бутун бир организмни ташкил этувчи тўқима ва органлар йигиндисидан иборатdir. Улар функцияларининг ўзаро боғлиқлиги натижасида умумий метаболитик жараён рўёбга чиқади.

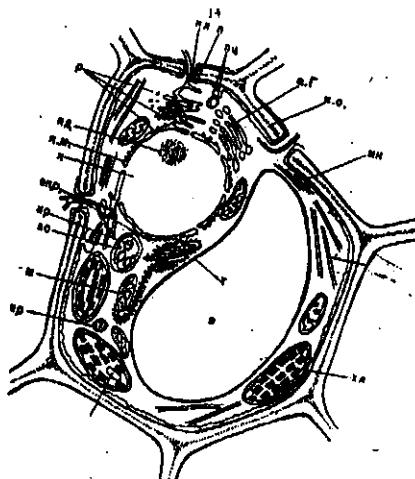
Ўсимликларнинг ҳужайралари шакл жиҳатидан икки туруга бўлинади:

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

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

Хужайраларнинг ҳажми хилма-хил катталикка 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, қичитки 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 ҳужайрада: пўст, цитоплазма, вакуола, ядро, пластидалар, митохондриялар, рибосомалар, пероксисомалар, эндоплазматик тўр, мембраналар ва бошқалар бўлади (I-чизма).



I-чизма. Ўсимлик ҳужайрасининг тузилиши шакли:

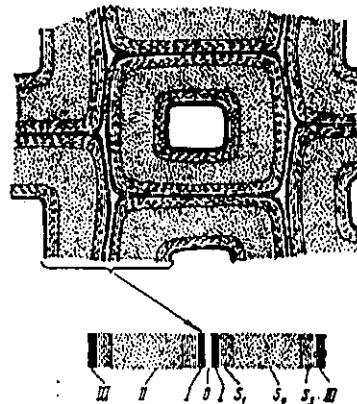
К.С.—хужайра пўсти; П—плазмалемма; ПЛ—плазмодесмалар; ПЦ—пиноцитоз вакуолалар; Я—ядро; ЯД—ядрооча; Я.М.—ядро мембраниси; Р—рибосомалар; ХЛ—хлоропластлар; ПС—пластида; КР—крахмал доначалари; ЭП.С.—эндоплазматик тўр; Г.А.—Гольжи аппарати; М—митохондрия; ПР—пероксисома; МН—микро-найчалар; В—вакуола; Т—тонопласт.

ХУЖАЙРА ПЎСТИ. Ўсимликларнинг хужайраларида қаттиқ пўстнинг бўлиши уларнинг ҳайвон ҳужайрасидан фарқ қиласидан белгиларидан бири ҳисобланади. Организмда хужайралар бўлиниш йўли билан кўпайди. Она ҳужайра бўлинаётган вақтда ундан ҳосил бўлаётган икки ёш ҳужайра оралиғида жуда юпқа тўсиқ пайдо бўлади ва у она ҳужайранинг эски пўсти билан қўшилиб кетади. Натижада пайдо бўлган иккала ҳужайра ҳам қаттиқ пўстга ўралиб қолади.

Ҳужайра пўсти асосан цељлюзоза, гемицељлюзоза ва пектин моддаларидан иборат. Қуруқ оғирлигига нисбатан цељлюзоза 30 фоизни, гемицељлюзоза 40 фоизни, пектин моддалари 20-25 фоизни ташкил этади. Цељлю-

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

Электрон микроскопда олиб борилган текширишларнинг кўрсатишча, ҳужайра пўсти тўрсимон тузилишига эга бўлиб, уч қаватдан иборатdir. 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 тузилиши шакли:

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

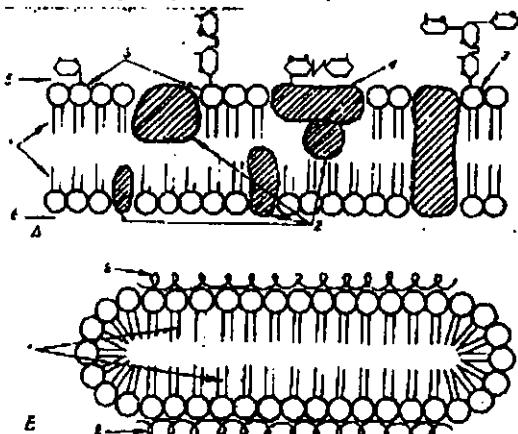
Сўнгги йилларда ўтказилган изланишлар ҳужайра пўстининг ҳам энзиматик фаол эканлигини кўрсатди. Яъни пўст таркибида инвертаза, фосфотаза, аскарбиннатоксидаза ва бошқа ферментларнинг бўлиши унинг метаболитик фаоллигидан далолат беради. Бу ферментлар моддаларни қабул қилиш ва ҳаракатланиш жараёнларида,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

Ҳужайра пўсти орқали сув ва сувда эриган кичик молекулади 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 мұхит билан бўладиган алмашув муносабатлари ва протогласт ичидаги рўй берадиган ҳаётий жараёнлар маҳсус мембрана тизими орқали амалга ошади. Протогласт ва ундаги органоидлар мембрана қавати билан қопланган. Яъни ҳар бир органоид ҳам протоглазма каби ўзининг мембранаси билан тавсифланади. Ана шу мембранаси ёрдамида цитоглазмадан ажralиб туради.

Протопластни ташқи томондан ўраб турувчи мембрана (плазмолемма 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 ба- жаради. Айниқса, ҳар хил ионлар ва молекулаларнинг энергетик ва осмотик градиентта нисбатан эркин ҳаракатига тўсиқ бўлиб хизмат қиласди. Бундан ташқари мембрана энг муҳим метаболитик насос ҳамдир. Яъни ҳужайра учун зарур бўлган ионларни градиентта қарши фаол ўтказади. Мембранинг бундай хусусиятлари ҳужайра учун кераксиз моддаларни ичкарига ўтказмай, фақат зарурларини ўтказишида бекиёс аҳамиятга эга. Демак, мемброналар ҳужайра метаболизми жараёнининг энг муҳим қисмларидан бири бўлган моддалар оқими ва энергиясини бошқаради: тўсиқлик,



3-чизма. Мембранинг мозаик ва глобуляр тузилиши:

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

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

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

Мемброналарнинг 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 бодларни ҳосил қиласди. Мембрана оқсиллари ўртасида шакарларни, аминокислоталарни ташувчи оқсиллар борлиги ҳам аниқланган. Бу вазифани, асосан махсус ферментлар бажаради. Мембрана таркибида оқсиллардан ташқари айrim 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. Мембраннынг энг муҳим вазифаларидан яна бири – ҳужайра протоплазмасида бўладиган кўплаб жараёнларни бошқариш ва умумлаштиришдир.

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 дўксимон, 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 ичидаги I-8 донагача ядрочалар бўлади. Протоглазмадаги эндоплазматик тур ёрдамида ядро мембранныи ҳужайрадаги барча органоидлар мембранныи билан туташган бўлади. Бунинг натижасида эса протоплазманинг умумий метаболитик функцияси тавсифланади.

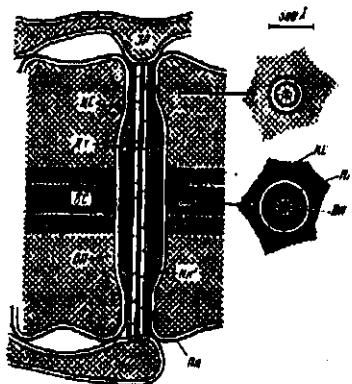
Ядронинг асосий вазифаси шундаки, у ҳужайра, тўқима, орган ва бутун ўсимлик учун зарур бўлган барча физиологик, биокимёвий жараёнларни бошқариб туради ва ахборот маркази саналади. Ядро таснифий оқсилларни синтез қилиш ва ирсий белгиларни сақлаб, авлоддан-авлодга бериш дастури билан тавсифланади. Бу муҳим вазифанинг бажарилишида ядродаги ДНК асосий рол ўйнайди. Ядро асосини нуклеоплазма ташкил қилиб, унинг таркиби, асосан оқсиллар – ДНК (14 фоиз) ва РНК (12 фоиз) дан иборат. Ядрода 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 ядродагига 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 ТЎР. 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 мембронали каналлар тизимини ташкил этади. Мембронанинг 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 найларидағи плазмолемма; ВП—плазмодесмаларнинг ички томони; КС—хужайра пўсти.

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

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

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

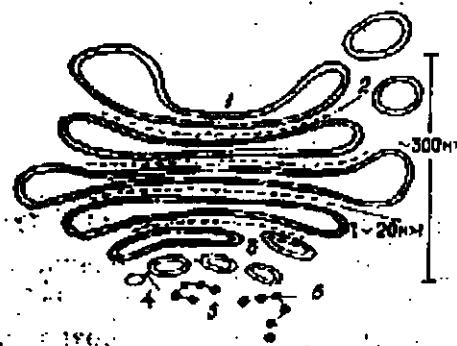
РИБОСОМАЛАР. Рибосомалар эндоплазматик тўрда жойлашган энг кичик органоидлардир. Улар 1955 йилда Палада томонидан очилган. Рибосомалар электрон микроскопда олинган чизмаларда думалоқ шаклда кўриниб, диаметри 20-30 м.га тенг. Рибосомаларнинг ҳар бири иккитадан катта ва кичик бўлакчалардан тузилган. Каттасининг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

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

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

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 қисмларида 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). Мембраннынинг 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 чиқадиган қисми; 2—асосий плазма қатлами; 3—поралар; 4—нуклеопротеидлар; 5—шаклланувчи қисми; 6—рибосомалар.

кин. Голжи аппаратининг мембранныси эндоплазматик тўр ва плазмолемма мембрналарини тулаштирувчилик 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.

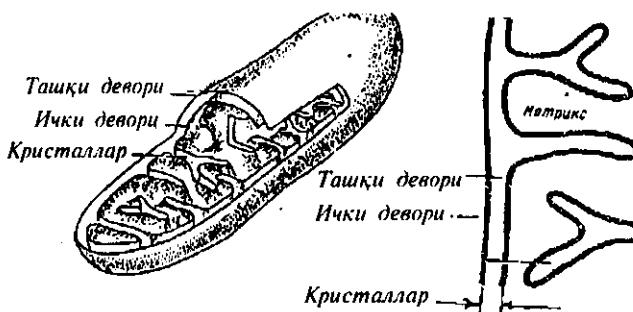
ПЛАСТИДАЛАР. Ўсимлик ҳужайралари пластидаларнинг бўлиши билан ҳайвон ҳужайраларидан фарқ қиласи. Пластида—юононча “пластикос” сўзидан олинган бўлиб, шаклланган деган маънони англатади.

Цитоплазмада пластидалар ўзларининг қўшқават мембрналари билан ажralиб 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 (юонча “хлорос” – яшил сўзидан 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 буни кенгроқ кўриб чиқамиз).

Хромопластлар – (юонча “хрома” – ранг сўзидан олинган) сариқ, қизил ва қўнғир рангларда бўлиши мумкин. Улар ўсимликларнинг ер тусти ва ер ости органларида, ўсимлик гуллари ва мева ҳужайраларининг



6-чизма. Митохондрияниң шаклий тузилиши.

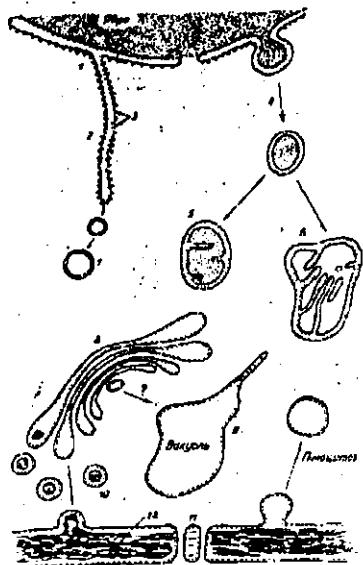
протоплазмасида учрайди. Хромопластларда каротиноидлар жумласига кирувчи пигментлар (каротин – $C_{40}H_{56}$, лютин – $C_{40}H_{56}O_2$, виолаксантин – $C_{40}H_{56}O_4$) бўлади. Улар гултоҷ баргларида, айрим меваларда (апелсин пўстлоғида, наъматак, тарвуз, помидор, сабзи ва бошқаларда) учрайди. Хромопластларнинг шакли жуда хилма-хил: думалоқ, эллипсоидсimon, 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.

Лейкогластларда пигментлар бўлмайди (юонча “лейкос” – оқ сўзидан олинган). Шунинг учун ҳам улар рангсиз. Шакли асосан шарсимон. Таркибида крахмал ва оқсил доначалари бор. Ўсимликларнинг ҳосил қилувчи тўқималарида, ер ости органларида ва уругларида учрайди. Лейкогластларни 1854 йилда Крюгер топган. Улар қўшқават мембрана билан уралган. Ёргликда ички ламеллалар тузилмаси ривожланиб, яшил хлоропластларга айланиш хусусиятига эга.

МИТОХОНДРИЯЛЛАР. 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 ўнгадан 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 қиливчи 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 пусты; 2—эндоплазматик тур; 3—рибосомалар; 4—инициал таначалар; 5—митохондрия; 6—пластида; 7—сферосома; 8—

Голжи аппарати; 9—вакуола; 10—плазмолемма; 11—плазмодесма; 12—хужайра пусты.

1961 йилда Грин ўсимлик ҳужайраларида 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 натижасида митохондрия ва пластидалар бир-бири билан генетик боғлиқ эканлиги аниқланди. Яъни ҳужайра ядроининг иккала мембранаси иштирокида қавариқ бўртмалар ҳосил бўлди. Ядро мембранныдан 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 ичидаги борадиган ҳазм жараёни натижасида ҳосил бўлган аминокислоталар, нуклеотидлар лизосомалар мембронаси орқали диффузия қилиниб, цитоплазмага чиқади. Бу моддалар ҳужайранинг нафас олиш жараёнида ёки макромолекулаларнинг биосинтезида қатнашади.

ПЕРОКСИСОМАЛАР. Протоглазмадаги сўнгги йилларда аниқланган жуда кичик органоидлардан бири пероксисомалардир. Пероксисома атамаси биринчи марта 1965 йилда ҳайвон ҳужайрасини ўрганиш натижасида Дэ-Дюв томонидан таклиф этилган эди. Буларнинг ўсимлик ҳужайрасида ҳам борлиги 1968 йилда Толберт 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 баргларда кўп бўлади ва хлоропластлар билан доимий алоқа қиласи. Айрим олимларнинг фикрича, пероксисомалар эндоплазматик тўр мембронаси сатҳида юзага келади ва ундан ажралиб чиқади.

ГЛИОКСИСОМАЛАР. Глиоксисомалар ҳам пероксисомалар гуруҳига киради. Бу органоидлар унаётган уруг 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 лизосомаларнига 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 органоидлар. Уларнинг қатлами мембронадан 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 хужайрасининг тирик органоидидир. Ўсимлик хужайраларининг протоплазмаси таркибида жуда кўп сув бўлиши билан ҳайвон хужайрасидан фарқ қиласиди. Шунинг учун ҳам ўсимлик хужайрасида вакуола тизими яхши тараққий этган.

Ёш хужайраларда вакуола ўрнига эндоплазматик тўр каналларида жойлашган пуфакчалар бўлади. Ҳужайранинг вояга етиш жараёнида бу пуфакчалар бир-бири билан қўшилиб йириклиша 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 хужайраларнинг марказида ягона вакуола ҳосил бўлиб, унинг ҳажми умумий ҳужайра ҳажмининг 90 фоизигача етиши мумкин. Ҳужайра ширасининг 96-98 фоизи сувдан иборат бўлиб, унинг таркибида модда алмасиниш 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 pH 5, 0-6, 5, лимонда – 2, бегония ўсимлигида – 1 атрофида бўлади. Айрим ҳолларда эса құксиз ишқорий реакцияга ҳам эга бўлиши мумкин (ошқовоқ, бодринг, қовун).

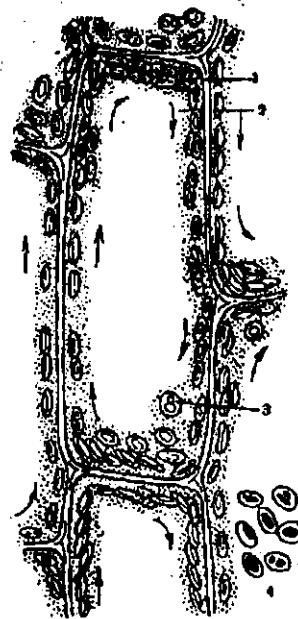
Вакуолаларнинг асосий биологик роли шундаки, улар ўзларида тўплаган концентрацияли ҳужайра шираси ҳисобига осмотик хусусиятларга эга бўлади. Бунинг натижасида эса ҳужайранинг сўриш кучи, тургор босими ва сув режими бошқарилади. Тирик ўсимликларда эса сувнинг ва минерал элементларнинг қабул қилиниши, ҳаракати ва тақсимланишини идора қиласиди. Ҳужайрадаги модда алмашувидан ҳосил бўлган чиққинди маҳсулотлар ҳам (алкалоидлар, полифеноллар, стероид ва бошқалар) шу вакуолаларда тўпландилар. Ўсимликларда ҳосил бўлган углеводлар ва оқсил моддалари ҳам ҳужайра ширасида захири ҳолда тўпландади. 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 ичидаги жойлашади. Уларнинг ҳосил бўлиши, ривожланиши ва ўзларининг функционал вазифаларини бажаришлари учун фақат цитоплазма ичидагина оптималь шароит бўлади. Ўсимлик ҳужайрасини тўлдириб турган цитоплазма учқаватдан иборатdir. Сирт томондан ҳужайра деворига ёпишиб турувчи

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

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



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

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

Карам барги мисолида ҳужайра цитоплазмасининг кимёвий таркибини қуидагича кўрсатиш мумкин: оқсилилар — 63-64 фоиз, ёғлар — 20-21 фоиз, углеводлар — 9-10 фоиз ва минерал моддалар 6-7 фоиз. Тирик ҳужайра 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 оқсилилар ташкил қиласди.

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 қўшилиб 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. Вакти-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 тукларida, ошқовоқнинг ёш шохларидаги тукларida ҳам кўриш мумкин.

Протоплазманинг ҳаракати бирламчи ва иккиласми бўлиши мумкин. Заарарланмаган ва меъёрий шароитдаги табиий ҳаракат бирламчи ҳаракат дейилади. Иккиласми ҳаракат тинч турган протоплазмага ташқи таъсир, яъни ёндош ҳужайраларнинг заарарланиши (кесиш, жароҳатланиши), ҳарорат, ёргулик, 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 аралашишига тўқсинглик қилиш қобилиятига айтилади (молекулалар, ионларро 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 турұхларida ҳам қовушқоқлик ҳар хил даражада, масалан, қурғоқчилик шароитига мослашган ўсимликларда мезофйтларга ииебатан аңча юқори, сув ўсимликларida эса аксинча аңча наст бўлади.

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

1.3. ҲУЖАЙРАНИНГ КИМЁВИЙ ТАРКИБИ

Ўсимлик ҳужайрасининг кимёвий таркиби жуда мураккаб бўлиб, органик ва анерганик бирикмалардан иборат. Улар ҳужайрада коллоид ва эриган ҳолда бўлади. Бу уларда тинимсиз борадиган модда алмашинув натижасидир. Метаболитик жараён натижасида ўсимликлар ўзини ўраб турган ташки 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 гурухига киради. Қолганлари (C , H , O) CO_2 , O_2 ва H_2O ҳолида қабул қилинади.

Ҳужайра таркибидаги 4 та элемент – C , H , O , N органогенлар 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 протеинлар ҳам дейилади. Бу юонча “protos” – бирламчи, муҳим демакдир. Оқсиллар бевосита цитоплазма, ядро плазмасида, пластидалар стромасида ва бошқа органоидларда синтез қилиниши мумкин. Улар ўсимлик ҳужайраси таркибida 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 мембраннынг асосий тузилмавий тузилишини ҳосил қиласди ва уларнинг танлаб ўтказувчалигини бошқаради. Оқсиллар ферментатив хусусиятга эга, яъни барча ферментларнинг асосини ташкил этади. Улар ниҳоятда хилма-хил функцияларни ба-

жаади, 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.

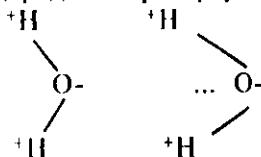
Ўсимликларнинг ҳамма органларида оқсил бўлади. Лекин унинг миқдори ўсимлик турларига ва органларига боғлиқ. Уруғларда (чигит, кунгабоқар ва бошқаларда) энг кўп учрайди. Ўсимликларнинг вегетатив органларида 5-15 фоизгача бўлиши мумкин.

Оқсилларнинг асосий хоссалари уларнинг молекулалари шаклига боғлиқ. Молекулалар эса шакл жиҳатидан икки хил фибрillяр ва глобуляр оқсиллар бўлади. *Фибрillяр оқсиллар*. Уларнинг молекулалари толасимон тузилишга эга. Бутун полипептид занжир бўйлаб бир-бiri 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 таъсири 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 мавжудdir. Пептид боғлар (- СО - NH -) оқсиллар молекуласини ташкил этган аминокислоталарни бир-бiri билан боғлайди. Бир аминокислота карбоксил гурухининг иккинчи аминокислотанинг амино гурухи билан ўзаро реакцияга киришиши натижасида пептид боғлар ҳосил бўлади.

Оқсил гурухларининг айрим қисмлари ва полипептид занжирлар бир-бiri билан водород боғлари орқали ҳам бирикади :



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

Оқсил молекулаларида бирламчи, иккиламчи, ушламчи ва тўртламчи тузилмалар мавжуд. Пептид боғлар (- СО - NH -) туфайли содир бўладиган полипептид занжирининг тузилишини бирламчи тузилма дейилади.

Водород боғлар туфайли ҳосил бўладиган полипептид занжирнинг спирал конфигурацияси (ташқи кўриниши) иккиласи 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 дисулфид 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 қиласи.

Хужайра таркибидаги оқсиллар оддий протеїнлар ва мураккаб протеїнлар бўлиши мумкин.

Оддий оқсиллар ҳақиқий оқсил дейилади, чунки ўлар фақат аминокислоталардан иборат ва эриш қобилияти асосида бир қанча гуруҳларга бўлинади. Сувда яхши эрийдиганлари – албуминлар. Булар ўсимликлар ургуда захира оқсил сифатида (буғдоӣ, арпа, сули, нӯҳат) кўп ва бошқа органларида камроқ учрайди. Глобулинлар сувда эмас, туз эритмасида яхши эрийди. Булар дуккакли ва мойли ўсимликларнинг ургуда кўпроқ учрайди. 70 фоизли этил спиртида эрийдиган проламинлар ва кучсиз ишқорий эритмада эрийдиган глютеинлар фалласимонлар донида кўпроқ бўлади.

Мураккаб оқсиллар таркибига бошқа моддалар (металл атомлари ва ҳоказо) ҳам киради. Булар ҳам мазкур модданинг ҳусусияти 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. Хужайра мембранныни тузилишида иштирок этади. Цитоплазма ва хужайра органоидларининг тузилишида ҳам асосий рол ўйнайди.

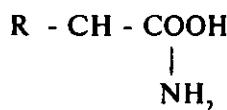
МЕТАЛЛОПРОТЕИДЛАР – оқсиллар билан металл атомлари (Mg, Cu, Zn, Mo, Fe ва бошқалар) бирлашмасидан ташкил топган. Булар асосан ферментлардир (каталаза, полифенолоксидаза, нитратредуктаза, пероксидаза, аскорбатоксидаза ва бошқалар).

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 қўпроқ учрайди.

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

АМИНОКИСЛОТАЛАР. Оқсиллар таркибига кирувчи аминокислоталар ёф кислоталарнинг ҳосиласи бўлиб, таркибида карбоксил (COOH) ва амин гуруҳ (NH_2) бўлади. Умумий формуласи :



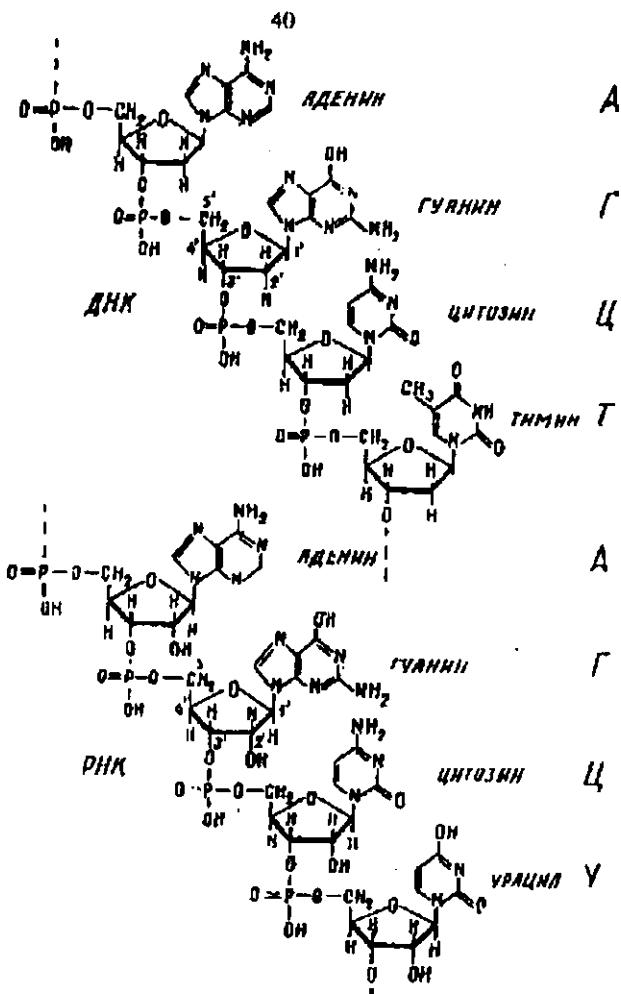
Аминокислоталар ациклик (аланин, серин, цистеин, аспарагин, аргенин) ва циклик (тироzin, гистидин) гурухларга бўлинади.

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, глутамат кислотаси, лизин, аргинин, фенилаланин, тирозин, триптофан, гистидин, пролин, оксипролин ва иккита амид (аспарагин ва глутамин).

НУКЛЕИН КИСЛОТАЛАР. Тирик организмларда ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтиши ва оқсилларнинг биосинтези каби жараёнлар нуклеин кислоталарнинг фаолияти билан боғлиқ. Улар дастлаб ҳужайра ядроидан ажратиб олинганлиги сабабли нуклеин (нуклеос – ядро) дейилган. Иккита гурухга 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 ёнғогининг магзиди – 6,8 фоиз ва кўпчилик ўсимликларнинг барги ва поясида 0,1-1 фоизгача.

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



9-чизма. Нуклеин кислоталарининг 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) ядрода синтез қилинади. Буларнинг асосий

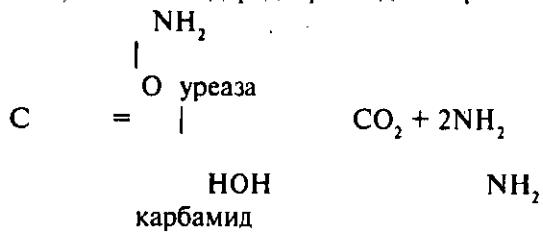
вазифаси ядродаги ДНК молекуласидаги маълумотни рибосомаларга, яъни оқсил синтез қилинадиган жойга олиб боришдир. Умумий РНК нинг 5 фоизини ташкил этади. Молекуляр оғирлиги 1 миллионга тенг.

Рибонуклеин кислоталарнинг кимёвий тузилиши ҳам ДНКнига 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 олиниб, уларнинг ҳаммаси оқсиллардан иборат эканлиги аниқланган.

Ферментлар бир компонентли ва икки компонентлilarга 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 биргалигига комплекс ҳолда ферментатив фаолликка эга бўлади.

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



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

Ўсимликлар ҳужайрасида бир неча юз мингдан то милионгача 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 ичидаги бўлиб, асосий реакцияларни амалга оширади.

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

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

Витаминлар ферментлар таркибиغا 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, В₁, В₂, В₃, рутин, липоат кислотаси, В, PP, В₆, Н ва бошқалар киради.

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

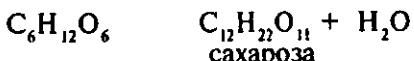
УГЛЕВОДЛАР. Углеводлар ўсимликлар таркибида энг кўп тарқалган органик модда бўлиб, умумий моддаларнинг 85-90 фоизини ташкил этади. Улар фотосинтез жараёнининг асосий маҳсулотидир. Углеводлар хужайрадаги асосий озиқа моддалардир. Улар нафас олиш жараёнида иштирок этадилар ва организмни энергия билан таъминлайдилар. 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 – C₆H₁₂O₆, сахароза – C₁₂H₂₂O₁₁.

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

Оддий углеводлар парчаланганда углеводга ҳос хусусиятга эга бўлган кичик бирикмалар ҳосил бўлмайди. Уларнинг таркибида (=C=O) ва алдегид (-C) гуруҳлар билан бир қаторда спиртли (-окси) гуруҳлар ҳам мавжуд. Шунга кўра альдозалар – таркибида альдегид 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 жараёнида фаол иштирок этадилар.

Мураккаб углеводлар гидролизланиши натижасида оддий углеводларга парчаланади. Буларга дисахаридлар, трисахаридлар ва полисахаридлар кирин.

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



Асосий вакиллари сахароза, малтоза, целлобиоза ва лактозалардир. Сахароза ўсимликларда эні күп учрайдиган углеводдир. Сувда жуда яхши эрийди. Ўсимлик танасида күп түпланади (айниқса, қанд лавлаги ва шакарқамишда) ва саноатда шакар олиш учун ишлатиласы.

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

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

Полисахаридлар. Улар сувда эримайди ва коллоид эритма ҳосил қиласи. Ўсимликлар таркибида күп түпланади. Энг муҳим вакиллари крахмал ва целлюлоза яхши ўрганилган.

Крахмал протоплазмада күп түпланадиган муҳим озиқа моддадир. У айниқса, ўсимлик донларида күп түпланади. Масалан, шолида – 80 фоиз, буғдоида – 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 турили органларига тарқалади. Ҳужайранинг эҳтиёжидан ортиб қолган миқдори полимерланиб, крахмалга айланади ва захира ҳолда түпланади. Бунга эса иккиласми крахмал дейилади. Крахмал ўсимлик ҳужайрасида доначалар ҳолида учрайди. Уни йод таъсирида аниқлаш мумкин. Чунки суюлтирилган йод таъсирида крахмал доначалари кўк рангга бўялади. Ҳар хил ўсимликларнинг крахмал доначалари бир-биридан ҳажми ва шакли билан фарқ қиласи. Уларнинг катталиги 2-170 ммк.гача бўлади.

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

Целлюлоза ҳам ўсимликларда кўп бўлиб, ҳужайра 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. Ҳужайраларнинг бир-бири билан бирекишида ҳам иштирок этади. Эримайдиган пектинлар мевалар пишишида эрувчан пектинга айланади ва серэт қисмининг етилишига сабаб бўлади.

ЛИПИДЛАР. Бу гурӯхга 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 ёф кислоталар ҳосиласидир. Иккита асосий гурухга бўлинади. Булар ҳақиқий липидлар ва липоидлардан иборат. Липидлар асосан ёёлар, мумлар, фосфатидлар ва гликолипидларга бўлинади.

Ёёлар 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, канакунжутда – 60 фоиз, кунжутда – 53 фоиз, бугдойда – 2 фоиз, маккажўхорида – 5 фоиз, нўхатда – 2 фоиз. Бундан ташқари 0,1-0,5 фоиз ёёлар тузилмавий тавсифга ҳам эга.

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

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

Ёёлар ўсимликларнинг ҳамма органларида бўлиб, мойлар дейилади. Улар юқори молекулали ёф кислоталарининг уч атомли спиртлар (глицерин) билан ҳосил қилинган мураккаб эфиридир. Шунинг учун улар триглицеридлар дейилади. Ёёлар таркибида учрайдиган барча ёф 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 ёф кислоталарга пальмитат ($C_{16}H_{32}O_2$) ва лауринат ($C_{12}H_{24}O_2$) кислоталар киради.

Ўсимлик мойларини ташкил этувчи триглицеридлар бир хил ёки арашли ёғ кислоталаридан ташкил топган. Аралаш ёғ кислотали мойларга чигит мойинни мисол қилиш мумкин. Яъни унинг таркибида 40 фоиз липолат, 31 фоиз олеинат ва 20 фоиз пальмитат кислоталари бор. Бир хил ёғ кислотасидан ташкил топган мойлар кам ҳозиргача ўсимликларда маъжудлиги аниқланмаган.

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

Мумлар олинишига қараб, ўсимлик, ҳайвон ва қазилма мумларга бўлинади. Улар ўсимликларнинг барги, меваси, новдаларида оз миқдорда маъжуд. Меваларнинг узоқ вақт бузилмасдан сақланини 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. Оқсиллар билан биришиб, липопротеин мембраннылар ҳосил қиласи 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, буғдойда – 0,4-0,5, маккакхўорида – 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 ажralадиган ва бактерицидлик хусусиятига эга бўлган моддалар фитонцидлар дейилади. Бу моддаларни ilk бор ўрганган Б.П. Токин уларга фитонцид (phytон – ўсимлик, соедere – ўлдириш) деб ном берган. Фитонцидлар ўсимлик ҳаётида катта аҳамиятга эга, ўсимликларни зааркунанда микроорганизмлар, ҳашаротлар, замбуруғлар ва содда ҳайвонлардан ҳимоя қиласи. Бу моддалар кимёвий жиҳатдан хилма-хил таркибга эга, аммо шунга қарамай ҳамма ўсимликлар учун умумий хусусиятига эга бўлган табиий иммунитет ҳосил қилувчи омиллар.

Ўсимликлар турлари, яшаш шароитлари, ўсиш ва ривожланиш фазалари, фасллар асосида турли хил хусусиятга эга. Айниқса, фитонцидлар саримсоқпиёз, эвкалипт, қараЏай, арча, ёнроқ дарахтлари таркибида кўпроқ мавжуд. Айрим дарахтларнинг баргидан фитонцидлик хусусиятига эга бўлган газсимон моддалар ажralиб 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 факат ўсимликнинг патогенларига таъсир этиб қолмай, балки одам ва ҳайвон қасалликларига 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.

ФИТОАЛЕКСИНЛАР. Ўсимликлар иммунитетидаги мухим аҳамиятга эга. Кичик молекулали, ўсимликларда қасаллик кўзгатувчи патоген микроорганизмларнинг

фаолиятини тұхтатувчи мураккаб органик бирикмалардир. Бу моддалар айрим хусусиятлари билан фитонцидлардан фарқ қиласы. Улар фақат патоген микроорганизмлар заарлаган ююри үсимликлар тұқымасыда ҳосил бўлади. Яъни фитоалексинларнинг ҳосил бўлишини тезлаштирадиган модда паразитнинг спораси ёки мицелласи томонидан ажратилади.

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

1.4. ЎСИМЛИК ҲУЖАЙРАСИННИГ ОСМОТИК ХУСУСИЯТЛАРИ

ДИФФУЗИЯ ВА ОСМОС. Ҳужайранинг ҳаёттегілігі ундағы доимий модда алмашинув жараёнининг мавжудлигига боғлиқ, яъни ҳужайралар ташқи шароитдан ёки ёнма-ён жойлашган ҳужайралардан тұхтосиз қабул қиласы, айрим моддаларни эса аксинча, ўзидан чиқаради. Демак, үсимликнинг ҳаёттегі уни ташкил қылган ҳужайраларнинг ташқи ва ички мұхит омиллари билан муносабати орқали амалга ошади. Булардан энг мұхими ҳужайраларға ташқи мұхитдан сув ба унда эриган моддаларнинг кириши ва ҳужайралараро ҳаракатидир. Ана шу жараёнларда үсимлик ҳужайраларида мавжуд бўлган осмотик потенциал катта рол ўйнайди. Бу эса диффузия ва осмос қонунларидан келиб чиқади.

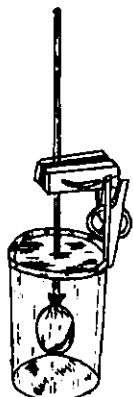
Умумий тизимда моддаларнинг бир жойдан иккинчи жойга силжитиши диффузия дейилади. Диффузияланувчи модда ўз йўлида парда учратса, унинг тарқалиши анча қийинлашади. Ҳужайранинг цељлюлоза, гемицеллюлозадан иборат гўсти ҳам шунга ўхашаш пардалар қаторига киради.

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

ОСМОТИК БОСИМ. Экзоосмосдан кўра эндоосмоснинг кучлироқ бўлиши натижасыда ривожланиб, пуфакнинг ички томонидан итарувчи гидростатик босим – осмотик босим деб аталади. Бундай босимнинг мавжудлигини биринчи марта 1826 йилда француз ботаниги Дютрөше исботлаб берган. Буни исботлашда қўлланилган асбоб эса Дютрөше осмометри дейилади (10-чизма). Бу осмометр билан осмотик қонуниятни кўриб чиқиши учун ҳайвон қовуғидан ёки пергамент қоғозидан халтача тайёрлаб, уни тез диффузия қилмайдиган модда билан (сахароза, глюкоза) тўлғазиб 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.Пфеффер ўсимлик ҳужайрасига яқинроқ ҳолда ўтказган (11-чизма). Бунинг учун у майда тешикчали чинни цилиндр ичига мис купороси эритмасини соглан ва цилиндрни сарик қон тузи $K_4[Fe(rN_6)]$ эритмаси ичига туширган. Натижада ўсимлик ҳужайрасига яқинроқ яримўтказгич мембрана ҳосил бўлган. Пфеффер осмотик босимнинг қиймати турли шароитта боғлиқ бўлганини шу осмометр ёрдамида текшириб, унинг эритма концентрациясига нисбатан тўғри пропорционал эканлигини аниқлаган.



10-чизма. Дютроше осмометри.

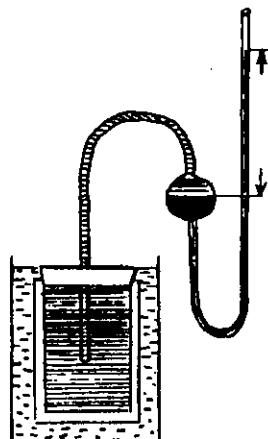
Ўсимликларнинг ҳужайрасида ҳам шундай жараёнлар содир бўлиши мумкин, яъни ўсимлик ҳужайрасининг пўстида эластиклик хусусияти мавжуд бўлиб, чўзилиш қобилиятига эга. Сув ва эриган моддаларни ўзидан ўтказади. Лекин протоплазма мембрана қаватларининг мавжудлиги (плазмолемма ва тонопласт) сабабли турли моддаларга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

Ўсимлик ҳужайрасининг вакуоласида жуда кўп осмотик фаол моддалар тўпланади. Буларга шакар, органик кислота ва тузлар киради. Ҳужайра ширасида осмотик фаол моддалар қанча кўп тўпланса, унда осмотик босим шунча

юқори бўлади.

Ҳужайранинг осмотик босимини Вант-Гоф формуласи бўйича аниқласа бўлади: $P = RTCi$, бу ерда, P —осмотик босим, C —эртма 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 илдизида 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:



11-чизма. Пфеффер осмометри.

ТУРГОР ВА ПЛАЗМОЛИЗ. Тирик ҳужайрага моддаларнинг киришида протоглазманинг 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, мезопласт орқали диффузияланиб, ҳужайра ширасига қўшила бошлайди. Бу жараён ҳужайрада пўстнинг қаршилиги билан ширарнинг осмотик босими тенглашганча давом этади, яъни сувнинг ичкарига кириши тўхтайди. Чунки ҳужайранинг тургор ҳолати содир бўлади. Тирик ҳужайра пўсти тўла сув билан таъминланиши натижасида таранг туришига тургор дейилади. Ҳужайра пўстининг тарангланиши натижасида ҳосил бўлган ва ичкарига итариғиган куч тургор босими дейилади.

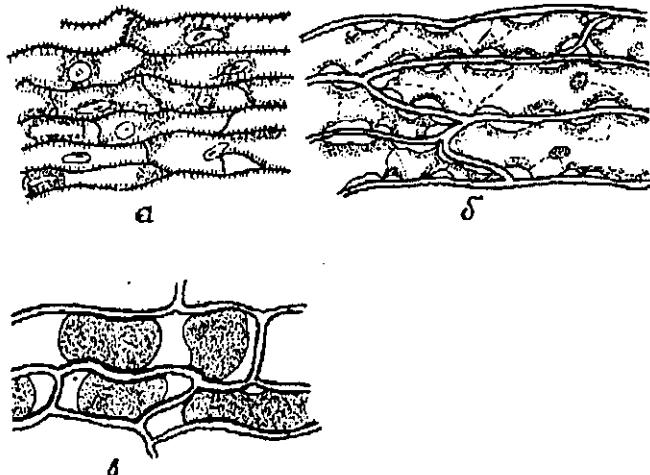
Ҳужайраларнинг тургор ҳолатидан юзага келган умумий таранглик бутун ўсимлик организмининг таранг ҳолда туришини, барглар, новдадарнинг тик туриши ҳолатини, умуман ўсимликнинг меъёрий физик ҳолатини таъминлайди.

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 протоглазма ўргасида ҳосил бўлган бўшлиқни эгаллади. Протоглазма қисқариб, ҳужайра пўстидан ажралишига плазмолиз дейилади. Плазмолизланган ҳужайра яна тоза сувга солинса, у яна сувни шимиб олиб тургор ҳолатига қайтиши мумкин. Бу жараёнга деинплазмолиз дейилади.

Ҳужайраларда содир бўладиган плазмолиз икки хил шаклда учраши мумкин. Дастрлаб протоглазма ҳужайра бурчакларидан ажрала бошлайди, сўнгра ҳамма деворларидан ажралади. Лекин анча вақтгача ҳужайранинг айрим жойларида протопласт пўст билан бириккан ҳолда қолади ва ботик чегарали шаклга киради. Бунга ботик 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:

a—тургор ҳолатдаги ҳужайралар; *b*—ботиқ плазмолиз;
c—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 таркибida оқсил ёки крахмал бўлган қуруқ уруғлар бўртган вақтида сувни жуда катта куч билан торгади. Бу куч 1000 атмосферагача етади. Лекин уруг ҳужайралари сув билан таъминланиш жараёнида улар сув тортиш кучи камая 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 пропорционалdir. Яъни ҳужайрага сувнинг кириш кучи ҳужайранинг сўриш кучи дейилади. Бу куч ҳужайра ширавасининг осмотик ва тургор босимлари муносабати билан белгиланади: $S=P\cdot T$, 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..

П 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 күёш нури энергиясидир. Организмларнинг энергиядан фойдаланиш хусусиятлари ва ҳаёт фаолияти жараённада энергия ўзгаришларини биоэнергетика ўрганади, яъни у биологик тизимларда энергиянинг қайта ўзгариш жараёнларини ўрганишга қаратилган биологик бўлим ҳисобланади.

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

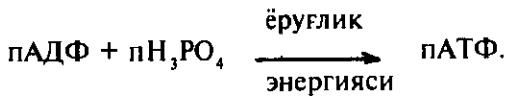
Биоэнергетика ҳақидаги дастлабки тушунчалар инглиз олими Алберт Сент-Дерди томонидан умумлаштирилган эди. У ўзининг нафас олиш биокимёси ва витаминология соҳасидаги тадқиқотлари учун 1937 йилда Нобел мукофотига сазовор бўлган. Кейинги ишлари мускуллар қисқаришининг химизми ва биологик жараёнларнинг энергетикаси муаммоларига бағишиланган 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 қиласди. Биринчиси, «ҳаракатсиз» валент боғлар энергияси, органик моддалар-кимёвий бирикмалар энергияси. Иккинчиси, «ҳаракатчан» узатиладиган, биокимё жараёнларда кўчиб ўтадиган энергиядир. Бу энергия электронлар кўзғалишига ва ҳаракатланишига асосланган бўлиб, оқсиллар, нуклеин кислоталар ва тирик органоилларнинг 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 кимёниг замонавий усулларидан фойдаланиш катта аҳамиятга эга. Организмларнинг биоэнергетик муаммоларини, жумладан, кимёвий энергиянинг ишга айланиш механизmlарини ўрганиш бу жараёнларни субмолекуляр доирада кўриб чиқиши 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 қўйла бўлади, деган илмий нуқтаи назарга асосланади.

Биоэнергетиканинг кейинги йилларда кўлга 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.

Биосфера барча тирик организмларнинг мавжудлиги умуман қўёш 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 анорганик моддалардан (H_2O ва CO_2) органик моддалар тайёрланади. Натижада ёруғлик энергияси ўсимликлар томонидан органик моддалар таркибидаги асосий кимёвий энергия ва қисман аденоzinтрифосфат (АТФ) шаклида тўпланади:



Тўпланган углеводлар, сўнгра липидлар (ёғлар), оқсиллар ва ҳужай-ранинг 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 анорганик 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 ажralган энергия ҳисобига АТФ ва макроэргик бўғларга эга бўлган бошқа бирикмалар синтезланади. Энергиянинг қолган қисми эса иссиқлик шаклида тарқалади.

Хемосинтез жараёнларида ҳам қайтарилган анорганик 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 гурухларга 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.

Хужайралардаги 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 кимёниг қонунларига бўйсунади, 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 жараённида 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 йигиндисига тенгdir.

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 талааб 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.

Хужайрада 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, ΔG – реакция жараёнида эркин энергиянинг ўзгариши).

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



Ўз навбатида ҳосил бўлган оддий молекулалар қайта биосинтезда фойдаланилиши мумкин. Хужайрада содир бўлаётган катаболитик ва анаболитик реакциялар йигиндиси биргаликда хужайранинг метаболизмини ташкил этади:

Катаболизм + Анаболизм = Метаболизм.

Хужайрага кираётган органик моддалар янги хужайравий компонентларнинг биосинтези ва кимёвий энергия манбаи сифатида хизмат қилади. Органик моддаларнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўлган энергиянинг кўпчилик қисми хужайранинг ҳаётий жараёнлари учун фойдаланилади. Энергия хужайранинг турии қисмларига тарқалади ва бир шаклдан иккинчи шаклга ўтади. Натижада энергиянинг ҳар бир шакли хужайрадаги маълум бир ишни бажариш учун хизмат қилади. Булар биосинтез, хужайранинг бўлиниши, кўпайиши, фаол транспорт (сув, минерал ва органик моддалар), осмос ва бошқалар бўлиши мумкин. Тирик хужайралар учун энг зарури кимёвий энергия бўлиб, у хужайра қисмларига ва хужайрадан-хужайрага тез ўtkазилади ва самарали фойдаланилади.

Айрим фосфат бирикмалар гидролизланиши натижасида ажраладиган эркин энергия

Умуман барча тирик организмлардаги энергиянинг бирламчи манбаи қўёшdir. 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

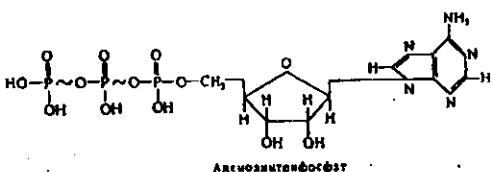
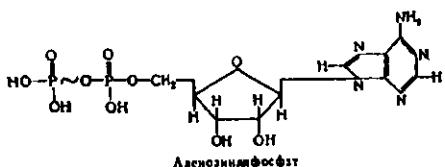
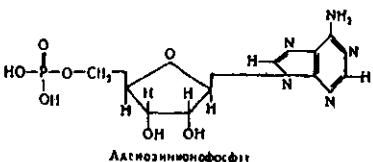
| Бирикмалар | Энергия кДж/моль |
|---------------------------------------|--------------------|
| Фосфоенол сирка кислота Креатинфосфат | 62, 1 4 3, 3 30, 6 |
| АТФ АДФ АДФ | 30, 6 13, 8 - 13, |
| АМФ АМФ аденозин | 8 |
| Глюкоза-6-фосфат | |

Организмларда энергия алмашинуvida аденилат тизими (АТФ, АДФ, АМФ ва H_3PO_4) ва бошқа фосфоорганик бирикмалар (НАД, НАДН₂, НАДФ, ФАДН₂ ва бошқалар) асосий ўринни эгаллайди. Фосфорланиш жараёнларини хлоропластларда ёруглик энергияси таъсирида (фотосинтез реакциялари), митохондрияларда органик бирикмаларнинг анорганик моддаларгача оксидланишида (нафас олиш химизми) ва биомембраналарда (оксидланиш ва ёругликда фосфорланиш) кузатиш мумкин.

Организмларга энергия берадиган моддалар макроэргик бирикмалар бўлиб, улар фосфор гуруҳлари борлиги билан тавсифланади. Фосфор грухалари 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 аденоцитрифосфат кислота – АТФ бўлиб, у аденонозинтрифосфат – АДФ ёки аденоzinмонофосфат кислота – АМФ гача парчаланади. АТФ гидролизи, яъни ундан охириг фосфор гуруҳининг парчаланиб чиқиши кўйидаги тенгламага мувофиқ кечади:

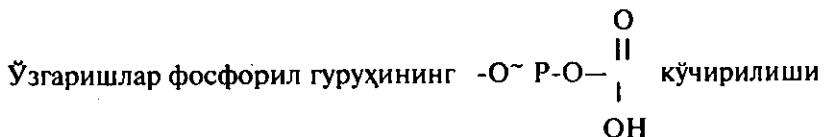
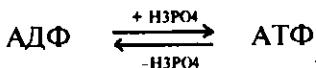
$\text{ATF} + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{ADF} + \text{H}_3\text{PO}_4$, бунда кимёвий потенциал $\Delta G = 32.7$ кДЖ·мол⁻¹ бўлади, яъни эркин энергия камайиб боради. Ўз навбатида $\text{pADF} + \text{pH}_3\text{PO}_4 \rightleftharpoons \text{pATF}$ бўлганда эса энергия кўпайиб боради. Чунки у энергияни ҳужайра ичилада содир бўлаётган экзергоник жараёнлардан эндергоник жараёнларга ўтказади. Эндергоник – ҳужайрада эркин энергиянинг ажралиш жараёнлари. Экзергоник – ҳужайрада эркин энергиянинг ўзлаштирилиш жараёнлари. Аммо организмларнинг энергия таъминоти жараённида АТФ марказий ўринни эгаллайди. АТФ – аденин, рибоза ва уч молекула фосфат кислотадан таркиб топган органик модда (13-чизма).

АТФ (аденоцитрифосфат кислота) организм ҳужайраларида доимо синтезланиб ва истеъмол қилиниб туради. АТФ ўзининг пирофосфат боғларида (макроэргик боғлар) кўп энергия саклайди. У фотосинтез жараённида хлоропластларда ва ҳужайра митохондриясида моддаларнинг оксидланиши натижасида ажралиб чиқсан энергияни фосфорлаш йўли билан макроэргик фосфат боғлари ($\sim \text{P}$) ўзларидан топган энергияни таъминоти жараённида АТФ марказий ўринни эгаллайди. АТФ – аденин, рибоза ва уч молекула фосфат кислотадан таркиб топган органик модда (13-чизма).



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

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



йўли билан содир бўлади. Бу реакцияларда аденилаткиназа ферментлари иштирок этади. Ўз навбатида у реакцияларнинг фаоллиги ҳарорат, pH, 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 ҳужайраларда энг муҳим энергия манбаи оксидатив фосфорланишdir. Гетеротроф организмларнинг ҳужайраларида бир молекула глюкозанинг CO_2 ва H_2O гача парчаланиш жараёнидаги гликолизда 2 молекула самарали АТФ ва 2 молекула қайтарилган НАД $\cdot\text{H}_2$ ҳосил бўлади. Ҳар бир молекула НАД $\cdot\text{H}_2$ нинг ажраладиган кимёвий энергияси ҳам учта АТФ энергиясига тенг. Демак, гликолиз жараёнида ажраладиган энергиянинг умумий қиймати 8 молекула АТФ га

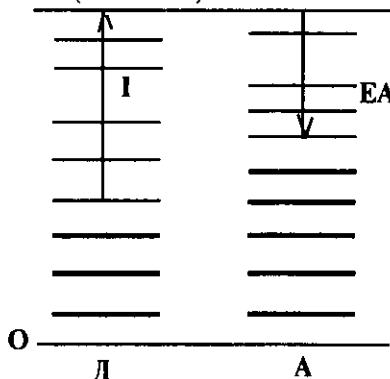
тeng бўлади. Оксидланиш жараёнининг иккинчи – аэроб босқичидағи энергиянинг миқдори 30 молекула АТФ га teng бўлади. Умуман бир молекула глюкозанинг оксидланиш жараёнида 38 молекула АТФ ҳосил бўлади. Органик моддалар оксидланишининг пентозомонофосфат циклида 36 молекула АТФ ҳосил бўлади. Ҳужайраларда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

2.3. ДОНОР-АКЦЕПТОР ТИЗИМИ

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

Ядронинг тортиш кучини енга оладиган энергия даражаси – ионизация потенциали бўлиб, у электронволт (эв) билан белгиланади. Водороднинг ионизация потенциали 13 эв.га teng, 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 (D) ва электрон қабул қилувчи моддалар – акцептор (A) деб аталади. Электронларнинг бундай ўтказилиши донор - акцептор тизимларининг ўзаро таъсири деб аталиши мумкин.

Донордан акцепторга электронлар ўтказилиши жараёнида қанча энергия сарфланishi ёки ажралиб чиқишини назарий жиҳатдан ҳисоблаб чиқиши мумкин. Агар электрон донордан ажралиб биронта акцепторнинг тўлдирилмаган қаватига қабул қилинса, уни схематик равишда қўйида-гича тасвирилаш мумкин (14-чизма):



14-чизма. Донордан (D) акцепторга (A) 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 куйидагича 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 Δ – 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 (қуёш нури) энергиясидир. Фотонларнинг ўсимликлар томонидан ютилиши натижасида электронлар ўзининг энг юқори энергетик даражага эга бўлган биопотенциалига эришади ва ҳаётй кучга айланади. Яъни электронлар берган энергия ҳисобига ҳаётй жараёнлар содир бўлади ва у кимёвий боғлар энергиясига айланаб, макроэнергетик фосфат боғларни (АТФ ва бошқалар) ҳосил қиласди. Чунки электронлар энергияси тўғридан-тўғри захирага тўпланмайди. Макроэнергетик боғларни Липман ~ Р символи билан белгилашни таклиф этган эди. Бундай ўзгаришлар фосфорланиш жараёнларида содир бўлади, яъни оксидланиш - қайтарилиш жараёнларида ҳосил бўлган макроэргик бирикмалар (АДФ, АТФ, НАД, НАДФ, ФАДФ ва бошқалар) юқори энергетик даражага эга бўлади.

Хужайраларда АТФ кўп тўпланмайди, акс ҳолда хужайранинг осмотик босими жуда юқори бўлар эди. АТФ ёғлар, углеводлар синтезида фойдаланилди ва шу бирикмалар ҳолатида кўп миқдорда энергия тўпланади. Бу бирикмаларнинг оксидланиши натижасида уларнинг энергияси қайта АТФ энергиясига ўзгарилиши мүмкун.

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

2.4. БИОМЕМБРАНАЛАРНИНГ РОЛИ

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

Барча тирик организмларда, жумладан, ўсимликларда энергия алмашинуви жараёнида мембрanaлар 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 қобиги асосан фосфолипидлар ёки глико- ва сулфолипидлардан тузилган. Биомембраналарнинг асосий таснифи хусусиятларини оқсиллар тавсифлайди. Мембрана оқсиллари ўртасида ферментлар, ташувчилар, пигментлар ва рецепторлар мавжуд. Кўпчилик мембраналарнинг энг муҳим функцияси бир шаклдан иккинчи шаклга ўзгаришидан иборат. Бу функцияни маҳсус 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 қиласди ва айрим кичик молекуляр бирикмаларни бемалол ўтказади.

Биомембраналарда энергиянинг қайта ўзгариш шаклини қўйидагича 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 мембрани 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 жараённада $D\mu I$ нинг ҳосил бўлиши ва фойдаланилиши бир-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 қўйидагича 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 замбуруглар хужайрасининг ташқи мембранаси;
- 7) ўсимлик ва замбуруг 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 қиливчи мембраналар:

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

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) ҳужайра ядроининг мембранаси.

Юқорида кўрсатилган А ва Б гурӯҳ мембраналарда бўшатилаётган ва ўзлаштиралаётган энергетик жараёнлар DH (А гурӯҳда) ёки DNA (Б гурӯҳда) ҳосил бўлиши ва фойдаланиши билан тавсифланади.

Ҳар бир гурӯҳ мембраналар энергия сарфи учун ўз манбаларидан фойдаланади. Мембраналарда асосан DH ёки DNA ҳолатда, мембрана-сиз қисмларда АТФ ёки бошқа макроэнергетик моддалар фойдаланилади. Ўз навбатида DH ва DNA энергияси қайта АТФ энергиясига ҳам айланиши мумкин.

III БОБ

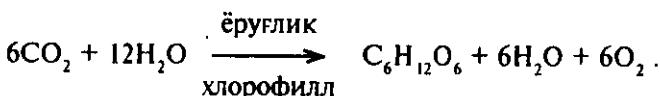
ФОТОСИНТЕЗ

3.1. ФОТОСИНТЕЗ ВА УНИНГ АҲАМИЯТИ

Табиатдаги барча тирик организмларнинг ҳаётий жараёнлари динамик равишда энергия билан таъминланишга асосланган. Бу энергиянинг ягона манбай қўёш 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 таъсида қўёш нури таъсирида анорганик моддалардан (CO_2 ва H_2O) органик моддаларнинг ҳосил бўлиши фотосинтез дейилади. Фотосинтез Ер юзида қўёш энергиясини кимёвий энергияга айлантирувчи ягона жараёндир. Ҳосил бўлган органик моддалар жамики организмлар учун энергия манбай, умуман ҳаёт асосини ташкил этади. Шу билан бирга фотосинтез табиатдаги кислороднинг ҳам ягона манбаидир.

Фотосинтез жараёнини қўйидаги схематик тенглама билан ифодалаш мумкин:



Яшил ўсимликларнинг ҳаёти узлуксиз равишда органик моддалар тўплаш ва табиатга молекуляр кислород ажратиши 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 тақрорлади ва ўсимликлар фақат ёруғликда ҳавони тозалайди, қоронгиде эса ҳайвонлар каби ҳавони бузади, деган хulosага 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 бу зилган ҳавони (яъни CO_2 , ни) ютади, деган хulosага келди.

1804 йилда швейцариялик олим Т.Соссюр ўсимликларнинг ёруғликда CO_2 , ни ютиб ўз танасида углерод тўплашини аниқлади. У қабул қилинган карбонат ангидрид ва ажралиб чиқадиган 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 агрокимёгари Ж.Б.Буссенго 1840 йилда фотосинтез соҳасида қилинадиган ишлар натижаларини ҳар томонлама текшириб кўрди ва Соссюрнинг хulosаларини 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.Пфефферлар шуғуландилар. Улар фотосинтез жараёни ёруғлик спектрининг сариқ нурларида энг яхши содир бўлади, деган хulosага келдилар. Лекин 1875 йилда Йирик физиолог олим К.А.Тимириязев бу хuloscha тоғлигигини аниқлади.

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

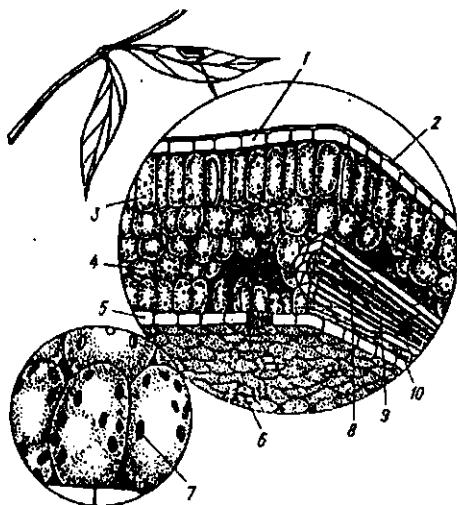
Шундай қилиб, XVIII ва XIX асрларда яшил ўсимликларда содир бўладиган фотосинтез жараёни ва унинг асосий томонлари аниқланди: карбонат ангидриднинг ютилиши, молекуляр кислороднинг ажралиши, ёруғликнинг зарурлиги, хлорофиллнинг иштироки ва органик моддаларнинг ҳосил бўлиши.

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.Макроносов, Ю.Носиров сингари олимлар мазкур жараённи 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 хужайравий 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 хужайралардан иборат. Бу хужайралар юпқа пўстли, рангсиз ва тиниқ бўлиб, ёруғликни яхши ўтказади. Пўст хужайралари орасида жойлашган маҳсус жуфт хужайралар 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 хужайралар; 4-бир-бири билан бўшлиқлар ҳосил қилиб жойлашган думалоқ хужайралар; 5-остки эпидермис; 6-оғизчалар; 7-хлоропласт; 8-ксилема; 9- флоэма; 10-обкладка хужайралари.

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

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

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

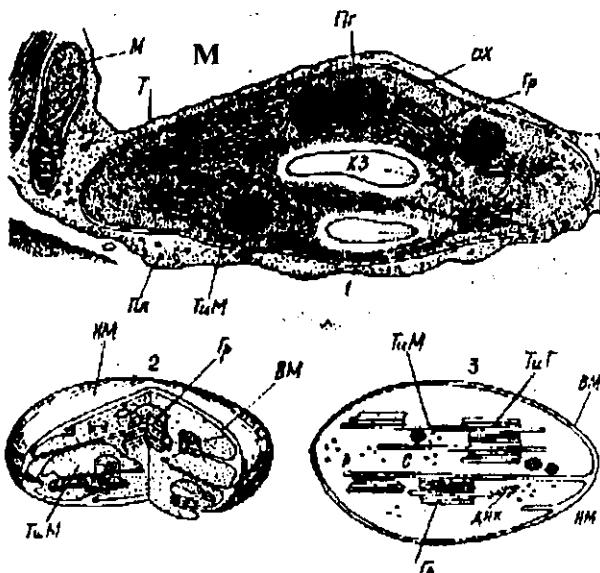
ХЛОРОПЛАСТЛАР. Фотосинтез жараёни асосан баргларда ва қисман ёш новдаларда содир бўлишининг сабаби уларда хлоропластларнинг борлигидир. Ўсимликларнинг фотосинтетик тизими хлоропластларда мужассамлашган. Хлоропластлар барча тирик организмлар учун кимёвий энергия манбай – органик моддаларни тайёрлайди.

Баргнинг ҳар бир ҳужайрасида ўртача 20-50 тагача ва айримларида ундан кўпроқ ҳам хлоропластлар бор. Хлорофилл пигменти хлоропластларда жойлашганилиги 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 антидриднинг ютилиши ва органик моддаларнинг ҳосил бўлиши. Шунга асосан уларнинг кимёвий таркиби ва тузилмавий шакли ҳам мураккаб хусусиятга эга (16-чизма).

Хлоропластлар таркибida сув кўп, ўртача 75 фоизни ташкил этади, қолганлари қуруқ моддадан иборат. Умумий қуруқ моддалар ҳисобида оқсилилар 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 пластинкасimon тузилиши билан тавсифланади. Граналарда тилакоидлар жойлашади. Ёш хлоропласт граналарида 3-6 та тилакоид бўлса, вояга етганларида бу сон 45 тагача этиши мумкин. Ламеллаларнинг юзаси майда бўртмачалар – глобулалар билан қопланган. Улар квантосомалар дейилади.

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



16-чизма. Хлоропласт ультраструктурасининг схематик тасвири:

1—тамаки барги мезофили хужайраларида 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 или; К—крахмал доначаси; М—митохондрия; ДМ—хлоропласт пўстининг ташки мембранаси; ОХ—хлоропласт пўсти; ПГ—пластоглобула; ПЛ—плазмолемма; Р—хлоропласт рибосомаси; С—строма; Т—тонопласт; ТиГ—грана тилакоиди; ТиМ—ламелла тилакоиди; МВ—марказий вакуола.

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

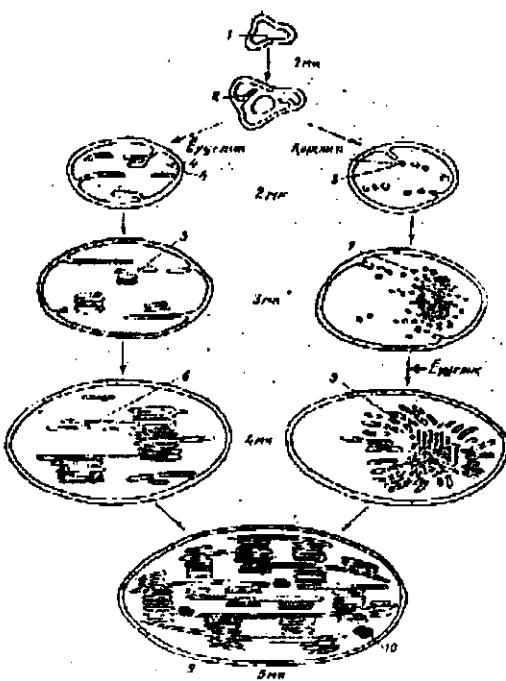
Хлоропластларнинг тўла шаклланиши учун ёруғликнинг бўлиши шарт.

Қоронғилиқда 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 жараённида асосий рол йўнайди. 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 гурӯҳлари мавжуд эканлигини аниқлади.

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

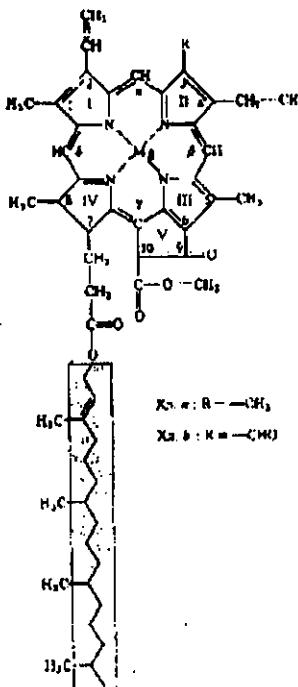


17-чизма. Хлоропластлар онтогенези:

Чапда – хлоропластларнинг ёргуликда ривожланиши (ламеллалар ва граналар месъерий ҳосил бўлаётир). Ўнга – уларнинг коронгида ривожланиши (проламеляр тана ҳосил бўлаётир). 1–инициал бўртмача; 2–ички мембраннынг ботиб кириши; 3–пропластида; 4–ички ламеллалар ҳосил бўлиши; 5–грана; 6–строма ламелласи; 7–проламеляр тана; 8–ламелла ҳосил бўлиши; 9–етилган 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 юонча “chloros” – яшил ва “phylon” – барг сўзларидан олинган.

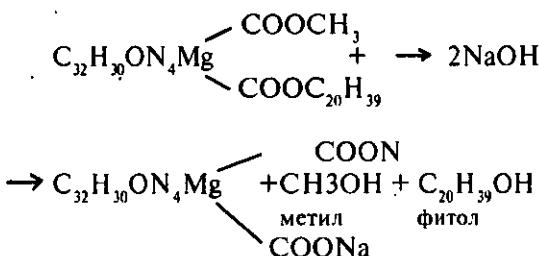
1906-1914 йилларда немис кимёгари Р.Вилштеттер хлорофиллнинг кимёвий таркибини ҳар томонлама ўрганиш натижасида унинг элементар таркибини аниқлади : хлорофилл “а” – $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ ва хлорофилл “б” – $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$. Немис биокимёгари Г.Фишер эса 1930- 1940 йилларда хлорофиллнинг тузилмавий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



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

Хлорофиллар асосан түртта пиrrол ҳал-
қасини бирлаштирган порфириин бирикмалар бўлиб, улар таркибида магний ва фитол кисми бор.

Фитол асосан түртта түйинмаган изопрен углеводород молекуласидан тузилган. Умуман, хлорофилл хлорофиллин дикарбон кислотаси билан метил ҳамда фитол спиртларининг бирикмасидан ҳосил бўла-ди ва мураккаб эфирлар гуруҳига киради. Шунинг учун ҳам натрий ишқори таъсир этса, у хлорофиллин кислотасининг на-трий туси, метил ва фитол спиртларига парчаланади:

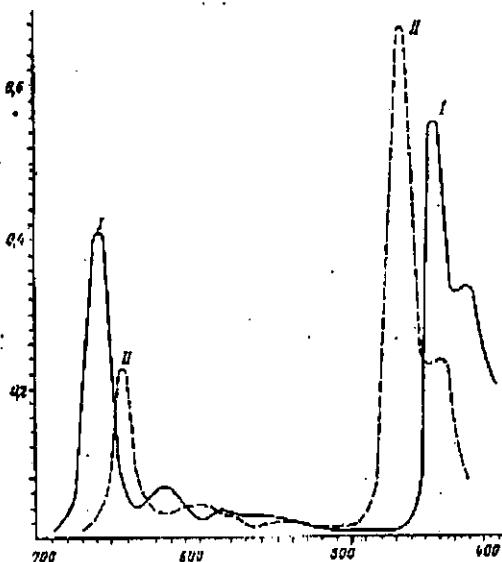


Хлорофилл “б”нинг хлорофилл “а”дан фарқи шундаки, унинг тузилмасидаги битта метил групхиг алдегид групхга алмаштирилган.

Юксак ўсимликлар ва сувўтларида “а”, “б”, “с” каби хлорофиллар борлиги аниқланган. Шулардан хлорофилл “а” ва “б” жуда кўпчилик ўсимликларда синтез қилинади. Улар рангларига қараб ҳам бир-биридан фарқ қиласди. Хлорофилл “а” тўқ яшил рангда, хлорофилл “б” эса сариқроқ яшил рангда. Месъёрда 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 оқсиллар билан боғлиқлигини кўрсатди. Ҳақиқатан ҳам ўсимликлар баргини сув билан ишқаласа, сувли тўқ яшил коллоид эритма ҳосил бўлади, лекин хлорофилл ажралмайди. Бунинг сабаби хлорофилларнинг оқсиллар билан боғлиқлигидалир. Бундай эритма ёруғлик таъсирига ҳам чидамли бўлади. Агар барг спирт ёки ацетон эритмасида ишқаланса, хлорофилл баргдан осонлик билан ажралади. Чунки бу эритмалар оқсилларга фаол таъсир этади ва денатурацияяга учаратди. Хлорофиллнинг спиртлі ёки ацетонли эритмаси ёруғлик

тасирига 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 нокулай шароитларга тушганда узоқ муддатда сақланади ва ўз функциясини бажаради.



19-чизма. Хлорофиллинг эфирида 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 эфирида яхши эрийди. Сувда эримайди. Хлорофилл “а” барча фотосинтетик организмлар учун умумий ягона пигментdir. 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 эфирида 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 ҳусусиятини унинг спиртли ёки ацетонли эритмасидан ёруғлик нурларини ўтказиб, спектроскопда кўриш усули билан аниқлаш мумкин. Спектроскопда хлорофилл ютган спектр нурларининг ўрни қорамтири бўлиб кўринади, нурларни қайтаради. Акс этган ёруғлиқда хлорофилл қизил рангда кўринади. Унинг флуоресценция қобилияти фотокимёвий фаоллигидан далолат беради.

Ўсимликларнинг баргода хлорофилл маҳсус шароитлар мавжудлигига ҳосил бўлади: ривожланган пластидалар стромаси, ёруғлик, магний, темир ва бошқалар. Чунки пигментлар фақат пластидаларнинг ламелла ва граналаридағина вужудга келади. Магний тўғридан-тўғри хлорофилл молекуласининг таркибига, темир эса хлорофиллнинг ҳосил бўлишида иштирок этувчи ферментлар (хлорофиллаза ва бошқалар) таркибиغا киради. Хлорофилл фақат ёруғлиқда ўсган ўсимликларда ҳосил бўлади. Қоронги жойда ўсган ўсимликларда у ҳосил бўлмайди.

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

Айрим ҳолларда ёруғлиқдаги ўсимлик баргларида ҳам сарғайиш (рангизланиш) ҳодисалари рўй беради. Бу ҳодисага хлороз дейилади. Хлороз (рангизланиш) 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 илдизлар тупроқдан темирни ололмайди. Бундай ўсимликларга биронта темир тузининг паст концентрацияли эритмаси пуркалса, улар яна яшил рангта кира бошлайди. Хлороз ҳодисаси бошқа минерал элементлар (азот, марганец, мис, рух, молибден, калий, олтингугурт ва бошқалар) етишмаганлигидан ҳам содир бўлиши мумкин.

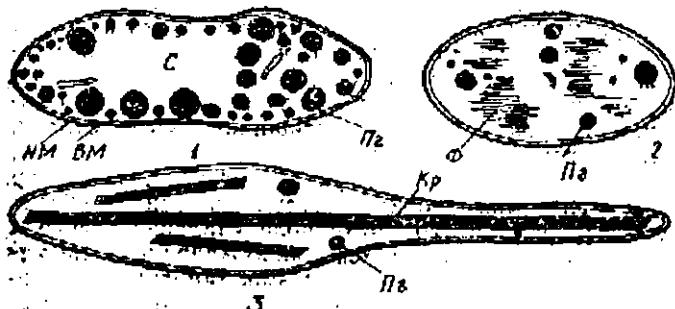
Умуман, хлорофиллнинг синтези ҳам, бузилиши ҳам тирик ҳужай-ралардаги мураккаб модда алмашинув жараёнининг йўналиши асосида содир бўлади. Ўсимликларда хлорофиллнинг умумий миқдори уларнинг қуруқ оғирлигига нисбатан 0,6-1,2 фоизни ташкил қилади.

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

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



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

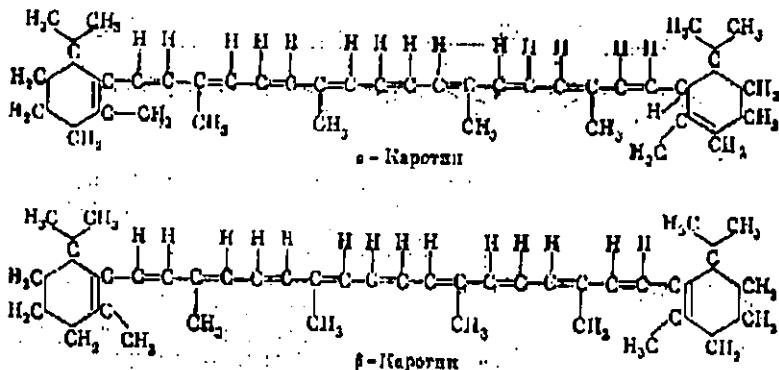


21-чизма. Хромопластларнинг электрон микроскопда кўрининши (шакли):
1—глобуляр; 2—фибрилляр; 3—кристаллик турдаги хромопластлар; ВМ—
хромопласт пўстининг ташқи мембранаси; Pg—пластоглобуляр; С—стома; Ф—
фибрилляр.

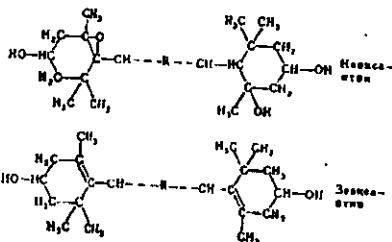
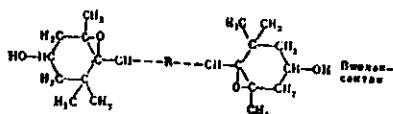
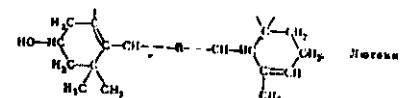
батан ўртача уч марта кўп. Лекин кузда хлорофилларнинг парчаланиши сабабли каротиноидлар кўрина бошлайди.

Яхши ўрганилган ўсимлик каротиноидлари иккита гурухга бўлиниади: 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 гурухи ҳалқа шаклида туташиб, ионон шаклини ҳосил қиласди. 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 формулалари.



23-чизма. Ксантофилларнинг тузилмавий формулалари.

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 парчаланади.

Каротиноидлар бир қанча физиологик вазифаларни бажаради:

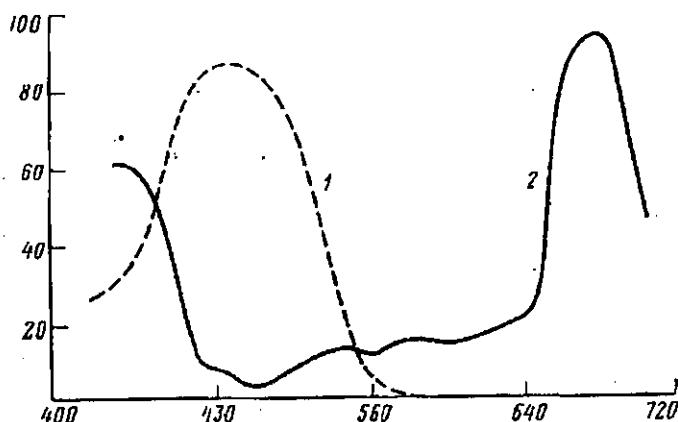
- 1) фотосинтез учун зарур бўлган ёруғлик нурларини ютади;
- 2) хлорофилл молекуласини кучли ёруғлик таъсиридан муҳофаза қиласди;

3) фотосинтез жараёнида молекуляр кислороднинг ажralиб 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 баргига 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 маҳсус пигментлар ҳам борки,

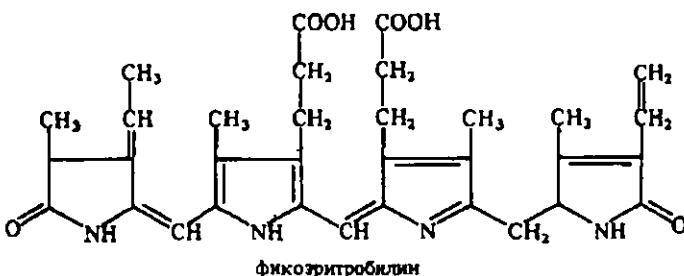
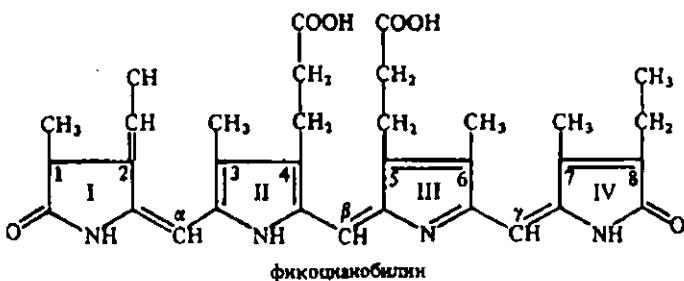


24-чизма. Каротиноидлар (1) ва хлорофиллинг (2) ёруғлик ютиш спектри.

уларга фикобилинлар киради. Яхши ўрганилганлари фикоэритрин ва фикоцианиндири.

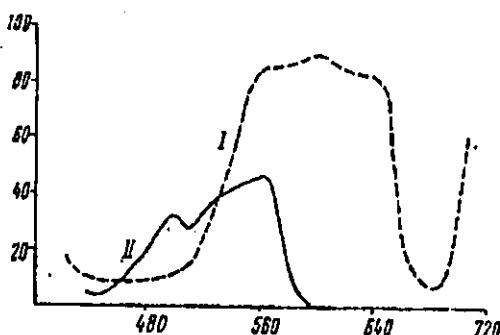
Фикоэритрин ($C_{34}H_{47}N_4O_8$) – қизил сувўтларининг пигментидир. Қизил рангга эга. Фикоцианин ($C_{34}H_{42}N_4O_9$) – кўк-яшил сув ўтларининг пигменти бўлиб, кўк рангга эга. Фикобилинлар – бу мураккаб оқсиллардир. Уларнинг таркибига очиқ занжир ҳолида бирлашган тўртта пиrol ҳалқаси киради. Бу ҳалқалар қўш боғлар орқали туташган (25-чизма). Уларнинг молекуласида металл атоми йўқ. Бу молекулалар оқсиллар билан мустаҳкам бирикма ҳосил қиласиди, 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 нм.дан 630 нм.гача бўлган нурларни ютадилар (26-чизма).



25-чизма. Фікобілінларнинг тузилмавий формулалари.

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, дengiz ва океанларда 34 м чукурликда қизил нурлар тўла ютилиб қолади, 177 м чукурликда сариқ нурлар, 322 м да эса яшил нурлар, чукурлик 500 м га етганда кўк-яшил нурлар ҳам тўла ютилиб қолади.

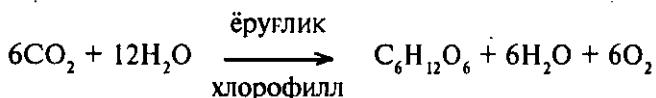


26-чизма. Фікобілінларнинг ёргулкни ютиши спектри:
1-фікоцианин; 2-фікоэрітрин.

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 йигиндисини ифодаловчи характерга эга. Барча реакциялар йигиндиси асосан иккита босқични ўз ичига олади: 1) ёруғлика борадиган реакциялар; 2) ёруғлик шарт бўлмаган, яъни қоронгилика борадиган реакциялар.

3.4.1. Ёруғлика 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.Н₂ (дигидроникотинамид – аденин – динуклеотид фосфат) ва АТФ (аденозинтрифосфат) ҳосил бўлади.

ЁРУҒЛИК ЭНЕРГИЯСИ. Ёруғлик энергияси электромагнит тебра ниш 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 (кДЖ) ҳисобида, h – ёруғлик константаси, доимий сон 6, 26196. 10-34 Дж/с – тўлқин узунлиги, C – ёруғлик тезлиги 3. 1010 см/с.

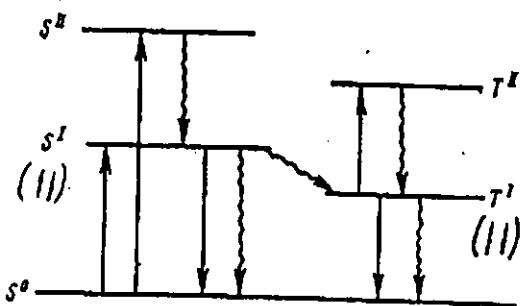
Кўёш ёруғлигининг кўзга кўринадиган ва фотосинтетик фаол қисмидаги (400-750 нм) нурларда ҳар бир квантнинг энергияси турлича бўлади. Масалан, тўлқин узунлиги 400 нм.га тенг бўлган спектрнинг бир квани-

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 узунларини иксинча оз. Шунинг учун ҳам қисқа ультрабинафша нурлар (тўлқин узунлиги 300 нмдан қисқа) Ердаги тирик организмларга зарарли таъсир қилиши мумкин. Чунки уларнинг энергияси кўп. Тўлқин узунлиги 300-400 нм га тенг нурлар асосан ўсиш ва ривожланишини бошқаришда иштирок этади. Бу нурлар таъсирида ҳужайраларнинг бўлинib 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 қўзғалган ҳолатга ўтади. Натижада пигмент молекуласи ҳам қўзғалган ҳолатда бўлади.

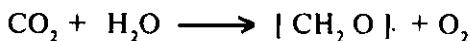
Хлорофилл молекулаларининг энергетик даражалари 27-чиzmada кўрсатилган. Яъни хлорофилл молекуласи қизил нурлардан бир квант ютганда электрон асосий даражадан (S^0) биринчи синглет (S^1) даражага ўтади ($S^0 \rightarrow S^1$). Уларнинг бу ҳолати жуда қисқа давом этиб (10-8-10-9 сонияга тенг), юқори реакция 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 айланаб сарфланади. Фотокимёвий реакцияларда асосан биринчи синглет (S^1) ҳолатдаги электронлар, айрим лайёрларда эса триплет (T^1) ҳолатдаги электронлар иштирок этади. Чунки бу жараёнда ($S^1 \rightarrow S^0$) тўғридан-тўғри содир бўлиш ўринига $S^1 \rightarrow T^1 \rightarrow S^0$ 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 (10⁻⁷ 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, молекулалар ёруғлик ёки иссиқлик энергияси ҳолила ажralиб чиқиб кетади.

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



27-чизма. Хлорофиллинг ёруғликда фоалланиш шакли.

жараёнида ажралиб чиққан O_2 ёки ўзлаштирилган CO_2 нинг миқдори билан белгиланади. Шуну ҳисобга 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 кванди етарли бўлади. Чунки бу нурларнинг ҳар бир кванди 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 коэффициенти 40 фоизга яқин бўлади. Кўк-бинафша нурларнинг фойдали коэффициенти 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 229 кДЖ):

$$\text{ФК} = \frac{502 \cdot 100}{229 \cdot 8} = 20,9 \text{ фоиз.}$$

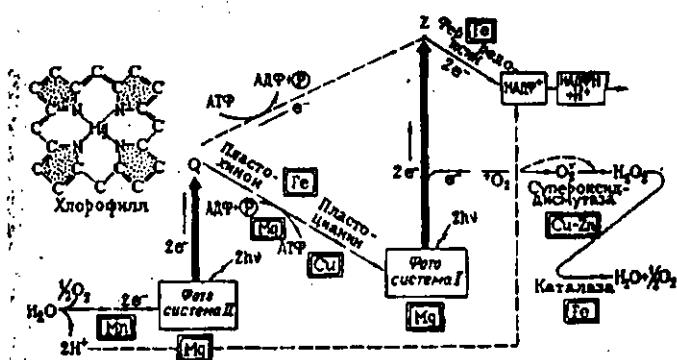
1957 йилда Р.Эмерсон ўтказган тажрибалар кўрсатишича, тўлқин узунлиги 660-680 нм бўлган қизил нурларнинг самарадорлик даражаси энг юқори кўрсаткичга эга. Тўлқин узунлиги улардан қисқа ёки узун

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

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

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

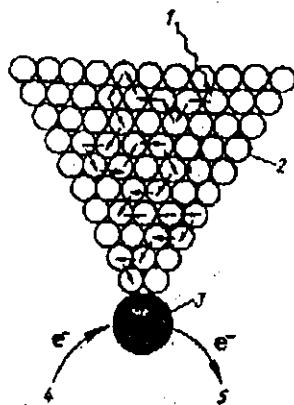
Ҳар бир фототизимда фаол реакциялар маркази мавжуд бўлиб, у хлорофилл “а” ютадиган нурларнинг энг юқори тўлқин узунлиги билан тавсифланади (29-чизма). Биринчи фототизимда асосий пигмент – P_{700} , иккинчи фототизимда – P_{680} га тенг. Хлоропластлардаги ҳар бир фотосинтетик фаол реакция марказида 200-400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



28-чизма. Фототизимларда электронлар ҳаракати ва АТФning ҳосил бўлиши.

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

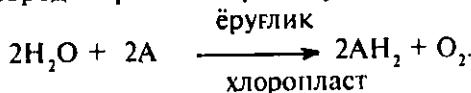
СУВНИНГ ФОТОЛИЗИ. Фотосинтезнинг дастлабки фотокимёвий реакцияларидан бири—бу сув фотолизидир. Сувнинг ёруглик энергияси таъсирида парчаланиши фотолиз дейилади. Унинг мавжудлигини бирин-



29-чизма. Фототизимнинг оддий модели:

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

чи марта 1937 йилда Р.Хилл барглардан ажратиб олинган хлоропластларда аниқлади. Шунинг учун мазкур жараён Хилл реакцияси деб аталади. Бунда ажратиб олинган хлоропластларга ёруглик таъсир этганда CO_2 -сиз шароитда ҳам кислород ажралиб чиқиши кузатилади (А—водород):

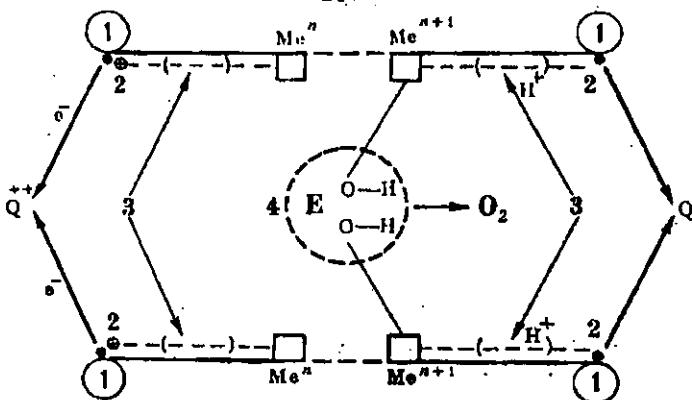


Хилл реакциясидан хлоронластларнинг фаоллик даражасини аниқлашда фойдаланилади. Ажралиб чиқаётган молекуляр кислороднинг манбаи сув эканлигини 1941 йилда А.П.Виноградов ва Р.В.Тейс изотоплар усулидан фойдаланиш йўли билан тасдиқладилар. Ҳаводаги умумий кислороднинг: O^{16} —99,7587 фоизни, O^{17} —0,0374 фоизни ва O^{18} —0,2039 фоизни ташкил этади. Шу йилнинг ўзида америкалик олимлар С.Рубен ва М.Камен H_2O ва CO_2 ларни оғир изотоп 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 CO_2 ни ўзлаштириш манбаи бўлиб ҳисобланади. Бу жараёнда тўрт молекула сувнинг иштирок этиши Кутюрин шаклида янада яққол тасвиirlанган (30-чизма).

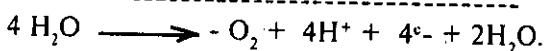
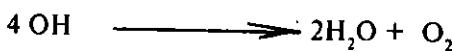
Сувнинг фотолиз жараёни иккинчи фототизимдаги реакция марказида кечади ва бунга хлорофилл молекулалари ютган тўрт квант энергия сарфланади.

117



30-чизма. Фотосинтез жараёнида сувнинг парчаланиш шакли:

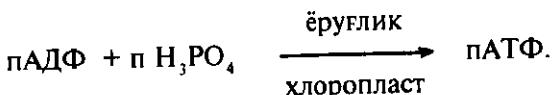
1—энергия жамланувчи марказ; 2, 3—сув молекулалари тизими ва оксидланиш импульсининг ўзгарувчан валентли металлга берилиши; 4—молекуляр кислороддининг ажралишида иштирок этувчи ферментлар тизими; Q—фототизим P даги электронлар акцептори.



Водороднинг акцептори НАДФ бўлиб, унинг қайтарилиши хлоропластлардаги маҳсус ферментлар иштироқида амалга ошади :



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



Бу жараён митохондрияларда кечадиган оксидатив фосфорланишдан фарқ қиласи.

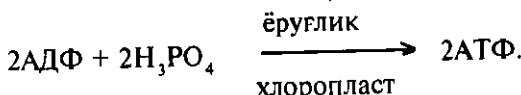
Ёругликда бўладиган фосфорланишни 1954 йилда Д.И.Арнон ва унинг шогирдлари кашф этдилар.

Яшил ўсимликларда фотосинтетик фосфорланишнинг мавжудлиги жуда катта аҳамиятга эга. Чунки ҳосил бўладиган АТФ молекулалари хужайрадаги 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 хужайрадаги реакцияларда сарфланади.

Хлоропластлардаги ёругликда фосфорланиш реакциялари иккиси турга бўлинади: 1) цикли фотосинтетик фосфорланиш; 2) циклиз фотосинтетик фосфорланиш.

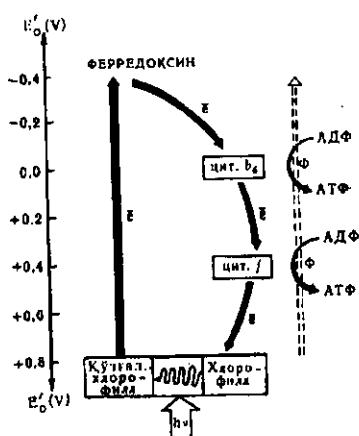
Биринчисида хлорофилл молекуласи ютган ва самарали ҳисобланған барча ёруглик энергияси АТФ синтезланиши учун сарфланади. Реакция тенгламасини кўйидагича кўрсатиш мумкин:



Күёшнинг ёруглик энергиясини ютган хлорофилл қўзгалган 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.

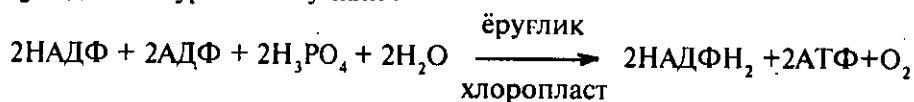
Қисқа муддат ичидаги ($10^{-8} - 10^{-9}$ сония) электрон маълум электрон ўтказувчи (ферредоксин ва цитохром оқсиллари) тизим орқали кўчирилиб, мусбат зарядли дастлабки хлорофилл молекуласига қайтади. Бу ерда хлорофилл акцепторлик вазифасини бажариб, яна тинч ҳолатга ўтади. Хлоропластларда бу жараён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



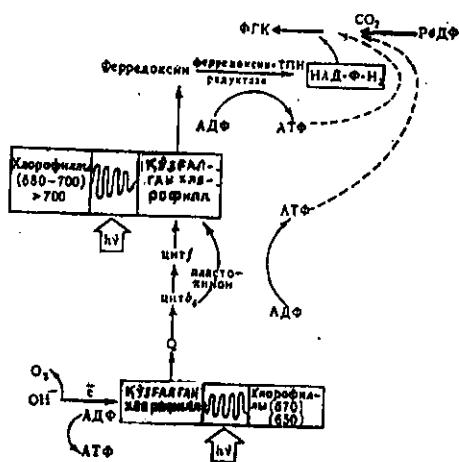
31-чизма. Цикли фотосинтетик фосфорланишнинг шакли.

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 тенгламасини куйидагида кўрсатиш мумкин :



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



32-чизма. Циклсиз фотосинтетик фосфорланишнинг шакли.

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

бунда иккি фотохимиявий тизимнинг ўзаро таъсири натижасида молекуляр кислород ажралиб чиқади ва АТФНАДФ. Н₂ ҳосил бўлади. Ёруғлик энергияси таъсиридан иккинчи фотосинтетик тизимда ҳам реакция бошланади ва сувнинг фотолизи рўй беради. Бу ерда қўзғалган хлорофиллдан аж-

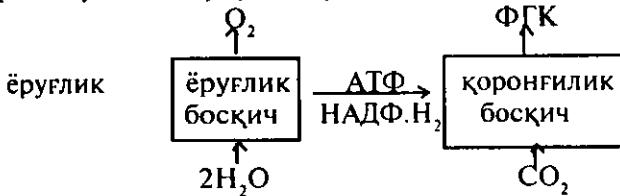
лади. Пластоцианиндан чиққан электрон биринчи фотосинтетик тизимнинг реакция марказини ташкил этувчи пигмент P_{700} ни қайтаради. Яъни бу пигментлар электрон учун акцепторлик вазифасини бажаради. Чунки ёруғлик энергияси таъсиридан қўзгалган фотосинтетик тизимнинг реакция марказидаги хлорофилл “а” нинг электрони пластоцианин ва бошқа ферментлар орқали ферредоксинга ўтказилади. Бу жараёнда ҳам бир молекула АТФ синтезланади ва НАДФН₂ 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 – қоронгилик босқичи дейилади. Чунки бу босқичда борадиган реакциялар ёруғлик талаб қилмайди ва СО₂ нинг ўзлаштирилиши билан тавсифланади. Ёруғлик босқичининг асосий маҳсулоти бўлган АТФ ва НАДФН₂ 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 усулларини қўллаш натижасидагина олинди.

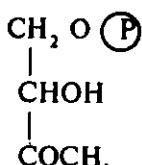
Ҳозирги пайтда СО₂ ни ўзлаштиришнинг бир неча йўли аниқланган: 1) С₁, йўли (Калвин цикли); 2) С₃, йўли (Хетч ва Слэк цикли) ва бошқалар.

ФОТОСИНТЕЗНИНГ С₁ йўли. Фотосинтез жараёнида СО₂ ни ўзлаштириш йўлини 1946-1956 йилларда Калифорния дорилфунунида америкалиқ биохимик М.Калвин ва унинг ходимлари аниқладилар. Шунинг учун ҳам у Калвин цикли деб аталади (33-чизма). Кейинги

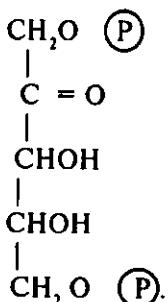
Йиллардаги изланишларнинг натижалари кўрсатишича, бу цикл ҳамма ўсимликларда содир бўлади.

Биринчи асосий вазифа CO_2 , ўзлаштирилиши оқибатида вужудга кела-диган 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.

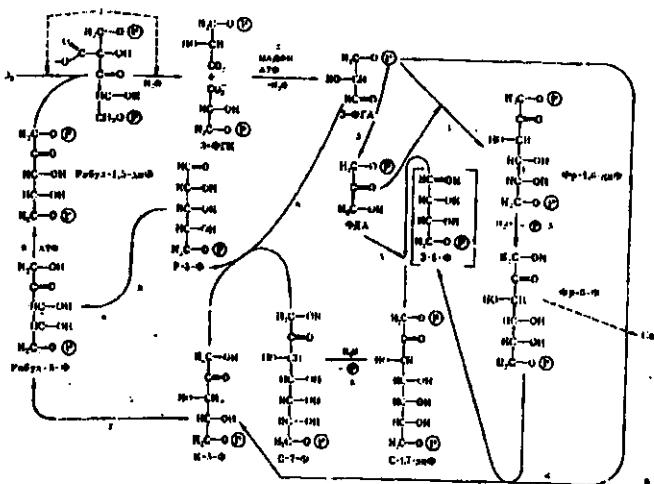
Бу вазифани ҳал қилиш учун М.Калвин углероднинг радиофаол атомларидан (нишонланган ^{14}C) фойдаланади. Радиофаол ^{14}C -нишонланган даври 5220 йилга тенг бўлиб, тажриба ўтказиш учун жуда қулай ҳисобланади. Бир ҳужайрали сувўти хлорелла нишонланган $^{14}\text{CO}_2$, бўлган шароитда ҳар хил муддатларда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



М.Калвин нишонланган P^{32} ва C^{14} дан фойдаланиш натижасида фос-фоглициерат кислотасининг ҳосил бўлиш йўлини ҳам аниқлади. Унинг назарияси бўйича CO_2 нинг дастлабки ўзлаштирилиши учун акцептор-лик вазифасини рибулоза – 1,5 дифосфат бажаради:



Рибулоза-1,5 дифосфатенол шакли карбонат ангидридни бириктириши натижасида олти углеродли бекарор оралиқ модда ҳосил бўлади ва у дарҳол сув ёрдамида парчаланади ҳамда 3-фосфоглицерат кислотаси ҳосил бўлади:



33-чизма. Калвин цикли.



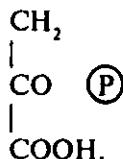
Бу реакция рибулозадифосфаткарбоксилаза ферментининг иштирокида содир бўлади.

Дастлабки органик модда – 3 - фосфоглицерат кислотасидан иборат бўлганлиги учун фотосинтезнинг C_3 , йўли дейилади. Хлоропластларда ҳосил бўлган 3 - фосфоглицерат кислотасидан хлоропластларда ёки хужайра цитоплазмасида бошқа углеводлар: оддий, мураккаб шакарлар ва крахмал синтезланади. Бу жараёнда (яъни Калвин циклида) ёруғлик босқичида ҳосил бўлган 12NADFH_2 ва 18ATF сарфланади. М.Калвин цикли бўйича фотосинтез жараёни содир бўладиган ҳамма ўсимликлар C_3 , ўсимликлар дейилади.

ФОТОСИНТЕЗНИНГ C_4 йўли. Дастлаб Қозон дорилғунунининг 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) буни тажрибалар асосида тасдиқладилар. Шунинг учун фотосинтезнинг C_4 йўли асосан бир паллали ўсимликларда (маккажӯҳори, оқ жӯҳори, шакарқамиш, тарик 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:

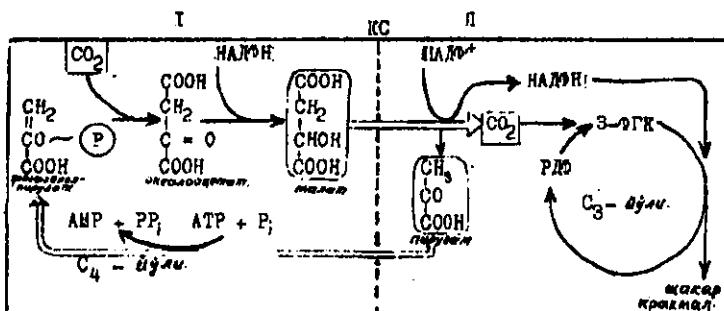


Кўпчилик бир паллали ва айрим икки паллали ўсимликлар баргидаги най ва тола бойламлари атрофида бир қатор хлоропластларга эга ҳужайралар бўлиб (улар обкладка ҳужайралари деб юритилади), уларда фотосинтез C_3 йўли билан (Калвин цикли) содир бўлади. Баргнинг мезофилл қатламини ҳосил қилған ҳужайраларида 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. Маккажӯхори 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 айланаб, 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 ажраблиб чиққан CO_2 дан ҳам фойдаланади. Шунинг учун ҳам C_4 ўсимликлари курғоқчиликка, 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_4 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_4 йўли билан бориб, улар асосан, кечаси (оғизчалар очиқ вақтда) CO_2 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 очиқ бўлганда қабул қилинган CO_2 ва нафас олиш жараёнида ҳам ажралиб чиққан CO_2 лар ферментлар (ΦEP -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_2 ва пируватга парчаланади. Ҳосил бўлган CO_2 хлоропластларга ўтади ва Калвин цикли бўйича шакарларнинг ҳосил бўлишида иштирок этади. Ҳосил бўлган пируват (ΦGK) 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 оей metalolism тушунчасидан келиб чиқиб, САМ йўли дейилади.

Умуман фотосинтезнинг бу йўлида кечаси қабул қилинган CO_2 кундузи фотосинтезда иштирок этади.

3.6. ЁРУГЛИКДА НАФАС ОЛИШ

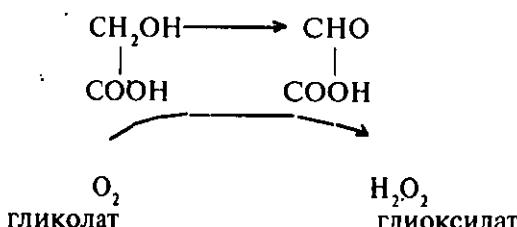
Ўсимликларда ёруглик таъсирида кислороднинг қабул қилиниши ва карбонат ангидриднинг ажралиб чиқиши ёругликда нафас олиш дейилади.

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

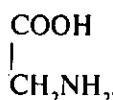
Ёруғликда нафас олиш хлоропластларда бошланади. Фотосинтез жараёнида оралиқ маҳсулот сифатида гликолат кислотаси ажралади:



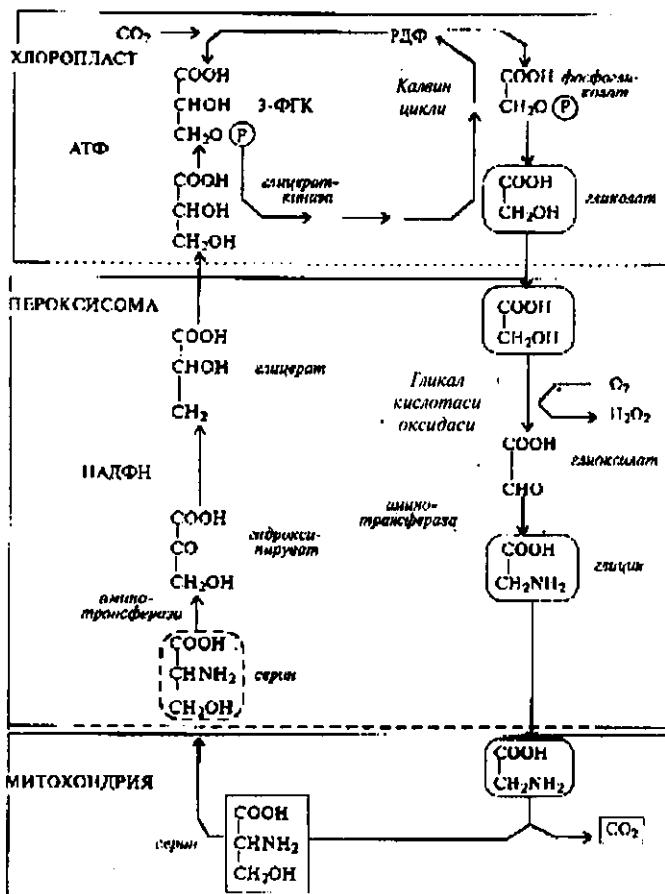
Гликолат хлоропластлардан пероксисомаларга ўтади ва ташқаридан қабул қилинадиган кислород ёрдамида то глиоксилат кислотасигача оксидланади:



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



Ҳосил бўлган глицин митохондрияларга ўтказилади ва у ерда икки молекула глициндан серин ҳосил бўлади ва 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 C_4 ўсимликларида сезиларли даражада содир бўлади. Айрим ҳолларда ёруғликда нафас олиш жараёнининг жадаллиги фотосинтез жадаллигининг 50 фоизигача этади. Лекин бу жараён C_4 ўсимликларида яхши сезилмайди. Чунки ажралиб чиқсан CO_2 мезофилл ҳужайраларида ушланиб, фосфоенолпируват(ФЕП) билан қўшилиш натижасида оксалоацетат ва малат кислоталари ҳосил бўлади. Кейинчалик улардан ажралган CO_2 хлоропластларга ўтади ва фотосинтезда иштирок этади. Шунинг учун ҳам C_4 ўсимликларда фотосинтез маҳсулдорлиги юқори бўлади.



35-иззма. Ёргикда 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 таъсиrlарга мослашуви ўсимликшуносликда катта аҳамиятга эга. Чунки фотосинтез жадаллиги ва маҳсулдорлиги шу муносабатга боғлиқ.

Фотосинтез жадаллиги деб бир метр квадрат ёки dm^2 барг юзаси ҳисобига бир соат давомида ўзлаштирилган CO_2 ёки ҳосил бўлган органик модда миқдорига айтилади.

Фотосинтезнинг соф маҳсулдорлиги деб бир кечакундуз давомида ўсимлик куруқ массасининг барглари юзаси ҳисобига ортиш нисбатига айтилади. Кўпчилик ўсимликлар учун бу $5-12 \text{ г}/\text{м}^2$ 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.

ЁРУГЛИК. Ёруглик фотосинтезнинг асосий ҳаракатлантирувчи кучи бўлиб, унинг жадаллиги ва спектрал таркиби катта аҳамиятга эга. Ёруглик спектридаги фаол (400-700 нм) нурларнинг 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) тўғланади. Қолган энергиянинг 45 фоизи транспирация учун ва 35 фоизи иссиқлиқ энергиясига айланиб сарфланади.

А.С.Фаминциннинг кўрсатишича (1880), фотосинтез энг паст ёругликда, ҳатто керосин лампасининг ёруглигига ҳам бўлиши мумкин. Айрим олимларнинг кўрсатишича, фотосинтез кечки номозшом ва байзи минтақалардаги ёруг кечаларда (оқ тун) кучсиз бўлса ҳам давом этади.

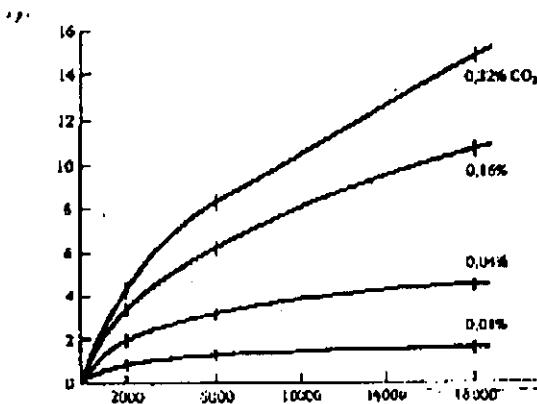
Кўпчилик ўсимликларда фотосинтез тезлиги ёругликнинг жадаллигига боғлиқ. У тўла қуёш ёруглигининг I гача ошиб боради. Ёругликсевар ўсимликларда эса тўла қуёш ёруглигининг I гача ошиб боради. Ёруглик кучининг бундан ошиб бориши фотосинтезга камроқ таъсир этади.

Фотосинтезнинг ёругликка тўйингтан (максимал) ҳолати ўсимлик турларига боғлиқ. Бу даражা ёругликсевар ўсимликларда анча юқори, сояга чидамлиларда эса паст бўлади. Масалан, айрим сояга чидамли ўсимликларда (маршанция мохид) фотосинтезнинг ёругликка тўйингтан ҳолати ёруглик 1000 лк бўлганда юз беради, ёругликсевар ўсимликларда эса 10000-40000 лк да юз беради. Кўпчилик қишлоқ хўжалик экинлари ҳам ёругликсевар ўсимликлар гуруҳига киради. Ёругликнинг максимал даражадан юқори бўлиши хлорофилларнинг ва хлорогластларнинг бузилишига сабабчи бўлиши мумкин, натижада ўсимликларнинг маҳсулдорлиги камаяди.

Энг юқори ёругликда фотосинтез жадаллиги ўсимликларнинг нафас олиш тезлигидан сезиларли даражада баланд бўлади, яъни фотосинтез учун ютилган CO_2 нинг миқдори нафас олиш жараённада ажралиб чиққан CO_2 нинг миқдоридан кўп бўлади. Ёругликнинг пасайиб бориши натижасида эса CO_2 лар ўртасидаги фарқ ҳам камайиб боради. Фотосинтез жараённада ютилган CO_2 нинг миқдори билан нафас олишдан ажралиб чиққан CO_2 нинг миқдори бир-бирига тенг бўлган ёруглик даражаси – ёругликнинг компенсация нуқтаси дейилади. Ёругликнинг компенсация нуқтаси сояга чидамли ўсимликларда қуёш ёруглигининг 1 фоизда, ёругликсевар ўсимликларда 3-5 фоизида содир бўлади.

Ёруғликтинг фотосинтездаги самарадорлигига бошқа омиллар ҳам таъсир этади. Масалан, ҳаводаги CO_2 нинг миқдори кам ва ҳарорат паст бўлганда ёруғлик жадаллигининг ошиб бориши жуда кам таъсир этади. Ҳаво таркибидаги CO_2 нинг миқдори билан ёруғликтинг 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 ўтказади ва энергияси фотокимёвий реакциялар учун тўла фойдаланилади. Спектрнинг кўк қисмидаги нурларнинг бир квантидаги 70 ккал/мол энергия бўлиб, уни қабул қиласган хлорофилл молекуласи қўзғалган ҳолатнинг юқори даражасига ўтади ва то фотокимёвий реакцияларда фойдалангунча бир қисми иссиқлик энергиясига айланниб 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 CO_2 нинг ўзаро таъсири (Б.А.Рубин, В.Ф.Гавриленко, 1977).

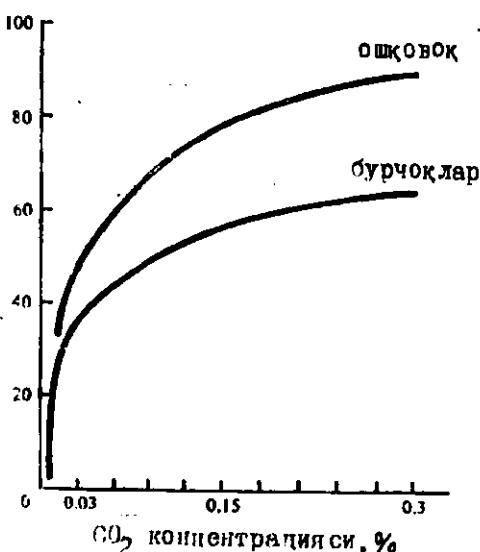
КАРБОНАТ АНГИДРИДНИНГ КОНЦЕНТРАЦИЯСИ. Фотосинтез учун энг зарур бўлган бирималардан бири CO_2 ҳисобланади. Унинг миқдори ҳаво таркибидаги 0,03 фоизни ташкил этади. Бир гектар ер устидағи 100 м ҳаво қатламида 550 кг CO_2 бўлади. Шундан бир кеча-кундуз мобайнида ўсимликлар 120 кг CO_2 ни ютади. Лекин атмосферадаги CO_2 нинг миқдори табиатда мавжуд бўлган карбонат ангидриднинг доимий миқдорини сақлаб қолади. Ҳатто атмосфера таркибидаги CO_2 нинг астасекин кўпайиш жараёнлари сезилмоқда.

Ҳаво таркибидаги CO_2 нинг миқдорини 0,03 фоиздан то 0,3 фоизгача кўпайтириш фотосинтез жадаллигини ҳам оширади (37-чизма). Ўсимликларни қўшимча CO_2 билан озиқлантириш, айниқса, иссиқхоналарда ўстириладиган қишлоқ хўжалик экинлари учун фойдалидир. Бу усул билан уларнинг ҳосилдорлигини ошириш мумкин. Аммо қўшимча CO_2 билан озиқлантириш фақат C₃ ўсимликларнинг ҳосилдорлигини оширишга кучли таъсир этади, C₄ ўсимликларига эса таъсир этмайди. Чунки C₄ ўсимликлари ўз танасида CO_2 тўғлаш ва ундан фойдаланиш хусусиятига эга.

Иссиқхоналарда ҳаво таркибидаги 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 унга 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 кенглиқда ўсадиган ўсимликлар (қарағай, арча ва бошқалар) учун - 15°C, тропик ўсимликлари учун эса 4-8°C атрофига бўлади. Кўпчилик ўсимликлар учун ҳарорат 25-35°C бўлганда энг жадал



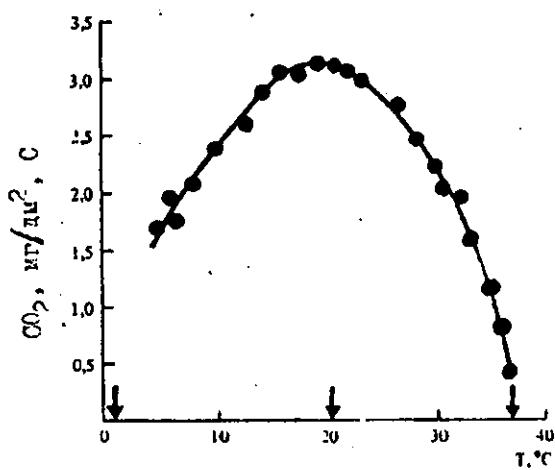
37-чизма. Фотосинтез жадаллигига CO_2 концентрациясининг таъсири (В.А. Чесноков, 1955)

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

Ҳарорат 45°C га етганда эса айрим ўсимликлар ўла бошлайди. Айрим чўл ва адирларда яшайдиган ўсимликларда 58°C да ҳам фотосинтез тўхтамай давом этади. Умуман, фотосинтез жараёнига ёргулик, CO_2 миқдори ва ҳарорат биргалиқда мураккаб алоқадорликда таъсир этади.

СУВ. Фотосинтез жараёнида сув жуда катта омилдир. Чунки сув асосий оксидатив субстрат – ҳавога ажралиб чиқадиган молекуляр кислород ва CO_2 ни ўзлаштириш учун водород манбайи бўлиб ҳисобланади. Бундан ташқари баргларнинг меъерида сув билан таъминланиши: оғизчаларнинг очилиш даражасини ва CO_2 нинг ютилишини, барча физиологик жараёнларнинг жадаллигини, ферментатив реакцияларнинг йўналишини таъминлайди.

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



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

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

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

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

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

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

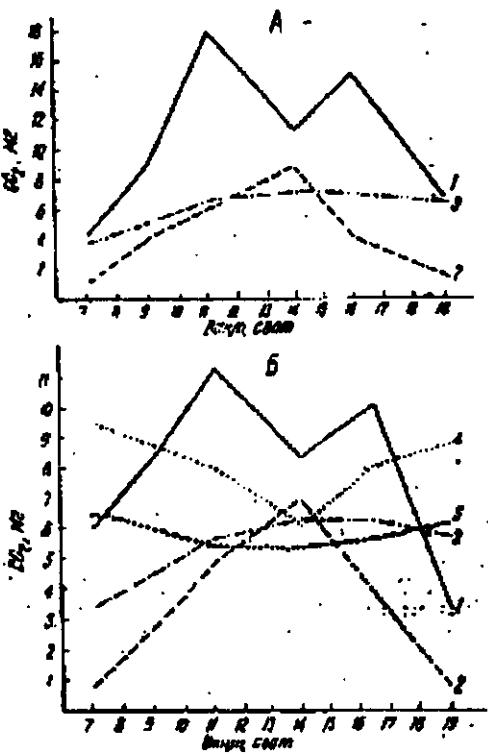
Ўсимликларнинг минерал элементлар билан таъминланиш даражаси фотосинтезнинг маҳсулдорлигини белгилайди. Уларни етарли даражада минерал элементлар билан таъминлаш ёруғлик энергиясини ютиш ва ўзлаштиришни, CO_2 миқдоридан самарали фойдаланишни ошириади. Бу эса қишлоқ ҳўжалик экинларида ҳосилдорликни кескин 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 (C_3 , ўсимликлар) кислород миқдорининг 21 фоиздан 3 фоизгача камайиши фотосинтезни жадаллаштирганлиги, ёруғликда нафас олиш жараёни кучсиз бўлган ўсимликларда (C_4 , ўсимликларда) фотосинтез ўзгармагани аниқланган.

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

3.8. ФОТОСИНТЕЗНИНГ КУНЛИК ВА МАВСУМИЙ ЖАДАЛЛИГИ

Юқорила кўриб ўтилган ташқи шароит оминалари фотосинтезга биргаликка комплекс ҳолатда таъсир этади. Айниқса, ёруғлик, ҳарорат ва сув миқдори кучли таъсир этиб, уларнинг қун давоминда ўзарини натижасида фотосинтезнинг кунлик жадаллиги тавсифланади.



39-чизма. Ёзга фотосинтезининг кундузги ўзгариши (Ю.С.Носиров, 1956):

А—гуллаш фазасида; Б—кўсаклаш фазасида; 1—фотосинтез жадаллиги; 2—ёргулик; 3—ҳарорат; 4—ҳавонинг нисбий намлиги; 5—карбонат ангиридинг концентрацияси.

Эрталаб қўёшнинг чиқа бошлашидан фотосинтез ҳам бошланади. Куннинг ўрта қисмигача фотосинтез жадаллиги ортиб боради. Чунки ёргуликнинг 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 ёргуликнинг 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 шароитига ёз кунларида кузатиш мумкин. Эрталаб ёргуликнинг бошланиши билан фотосинтез жараёни ҳам бошланиб, соат 10-11 ларда энг юқори жадалликка эришади. Чунки бу вактларда ўсимликлар энг қулай ёргулик, ҳарорат ва сув билан

таъминланган бўлиб, оғизчалар очиқ ва 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 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 кўтарила бошлайди ва кечга томон яна пасая боради (39-чизма).

Ўсимликларнинг онтогенезида ҳам фотосинтез жадаллиги ўзгаради. Кўпчилик ўсимликларда фотосинтез жадаллиги ўсишнинг бошланишидан то шоналаш-гулаш 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 туғишнинг бошланиш даврига тўғри келади. Бугасимон ва дарахтсизмон 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 сарфланадиган 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 соғ маҳсулдорлигини қўйилаги формула билан аниқлаш мумкин :

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

бу ерда, B_1 ва B_2 – тажрибанинг бошланишида ва охирида ўсимлика ҳосил бўлган қуруқ модда миқдори (Γ), L_1 ва L_2 – тажрибанинг бошланишида ва охирида ўсимлик баргининг сатҳи (m^2), T – тажриба давомидаги кунлар сони, Φ – тўпланган органик модданинг миқдори (g/m^2 бир кеча-кундуз). Бир кеча-кундуз давомида тўпланадиган органик модданинг миқдори вегетация давомида ўзгариб туради ва у жуда оз миқдордан бошлаб то $15-18\text{ g/m}^2$ гача бўлиши мумкин.

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

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 ($K_{\text{хўж.}}$) билан ифодаланади:

$$K_{\text{хўж.}} = \frac{Y_{\text{хўж.}}}{Y_{\text{биол.}}}.$$

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.

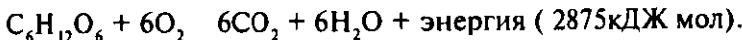
Бунинг учун эса ҳамма агротехник тадбир ва чоралар (ўғитлаш, суғориш, ерга ишлов бериш, зааркунандаларга қарши курашиш ва ҳоказолар) ўз вақтида сифатли ўтказилиши зарур.

IV БОБ

ЎСИМЛИКЛАРНИНГ НАФАС ОЛИШИ

4.1. ЎСИМЛИКЛАР ҲАЁТИДА НАФАС ОЛИШНИНГ АҲАМИЯТИ

Фотосинтез жараёнида ҳосил бўлган шакарлар ва бошқа органик моддалар ўсимлик ҳужайраларининг асосий озиқа моддалари ҳисобланади. Бу органик моддалар таркибида кўп миқдорда кимёвий энергия тўпланиб, нафас олиш жараёнида ажralиб чиқади ва ҳужайрадаги барча синтетик реакцияларни энергия билан таъминлайди. Ўсимликлар ҳужайраларида борадиган оксидатив реакциялар органик моддаларнинг кислород иштироқида анорганик моддаларга (CO_2 ва H_2O) парчаланиши ва кимёвий энергия ажralиб чиқиш жараёни *нафас олиш* дейилади. Бу жараённинг шаклий тенгламасини куйидагича кўрсатиш мумкин:



Нафас олиш муҳим физиологик жараён бўлиб, барча тирик организмларга хос хусусиятдир. Бунда углеводлар муҳим аҳамиятга эга. Бироқ углеводларнинг тирик организмларда бажарадиган вазифаси факат уларга энергия етказиб бериш билан яқунланмайди. 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 хиллигига нафас олишнинг аҳамияти катта.

Лекин ўсимликларнинг (ҳайвон ва одамларникуга ўхшашиб) маҳсус 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 иштироқида кислород ёрдамида оксидланади, сув ва CO_2 га парчаланади. Бу реакциялар тизими *биологик оксидланиш* дейилади.

Тирик организмларда борадиган нафас олиш жараёнида кислороднинг ролини дастлаб XVIII асрнинг охиirlарида француз олими А.Л.Лавуаэ илмий асосслаб берган эди. У ўзининг 1773-1783 йилларда ўтказган бир қатор тажрибаларида нафас олиш ва ёниш жараёниларининг ўхшашлигини исботлаб берди. У нафас олишда ҳам худди ёнишдагидек атмосферадан кислород ютилади ва атмосферага карбонат ангирид ажralиб чиқади, деб таъкидлади.

А.Л.Лавуазе ўз кузатишлиариға асосланиб, нафас олиш бу кислород ёрдамида органик моддаларнинг жуда ҳам секинлик билан ёнишидир, деган холосага келди. Тахминан шу вақтларда (1777) Шееле уруғлар билан ўтказган тажрибалари асосида унаётган уруғ солинган ёпик идишда кислороднинг миқдори камайиб, CO_2 нинг миқдори кўпайганини аниқлади.

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

Ўсимликларнинг нафас олишини Н.Т.Соссюр асослаб берди. У 1797-1804 йилларда биринчи марта миқдорий таҳлиллар ўтказди ва қоронгидаги ўсимликлар қанча O_2 ютса, шунча CO_2 ажратиб чиқишини исботлади. Яъни ютилган кислород билан ажралиб чиқсан 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 мuddаттагача эътиборга олинмади. Ажралиб чиқаётган CO_2 , фотосинтезда ишлатилмай қолган 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, Костищев, Варбург ва бошқалар) тажрибалари асосида ўсимликларнинг нафас олиши муҳим физиологик жараён эканлиги, асосан шу жараён натижасида ажралиб чиқсан кимёвий энергия ҳужайралардаги синтетик реакцияларни энергия билан таъминлаши мумкинлиги исботланди.

Умуман, ўсимликларнинг нафас олиши муҳим физиологик жараён бўлиб, у қоронгилек ёки ёруғликдан қатъи назар тирик ҳужайраларда доимий характерга эга. Ҳатто омборларда сақланадиган уругларда, ўсин ва ривожланиши тўхтаб, тиним олиш ҳолатига ўтган дараҳтларда (қини фаслида), тинч ҳолдаги илдиз ва илдизмеваларда, бошқа тирик ҳужайира ва тўқималарда нафас олиши тўхтамайди. Фақат унинг жадаллиги наст бўлиши мумкин. Нафас олишнинг тўхтаб қолиши организмнинг нобуд бўлиши билан якунланади.

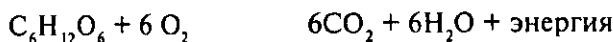
4.2. НАФАС ОЛИШ КОЭФФИЦИЕНТИ

Ўсимликларнинг нафас олиши жараёнида ажралиб чиқсан карбонат ангидриднинг ютилган кислородга бўлган нисбатига—нафас олиши коэффициенти дейилали (НК):

$$HK = \frac{\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}}{\frac{\text{O}_2}{\text{O}_2}}.$$

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:



$$HK = \frac{6\text{CO}_2}{6\text{O}_2} = 1$$

Чунки бир молекула глюкозанинг оксидланиши учун олти молекула кислород ютилади ва олти молекула карбонат ангиридр ажralиб 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:



$$HK = \frac{18\text{CO}_2}{26\text{O}_2} = 0,69$$

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:



$$HK = \frac{4\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 4$$

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, урувлар кислород кам ёки анаэроб шароитда нафас олганда (сувга ботирилиб сақлансан) ҳаводан O_2 ютилмайди, лекин CO_2 ажralиб чиқади. Бунда нафас олиш коэффициенти бирдан юқори бўлади.

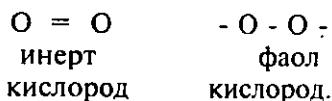
4.3. НАФАС ОЛИШ ХИМИЗМИ

Нафас олишнинг шаклий тенгламаси бу мураккаб физиологик жаённи 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.

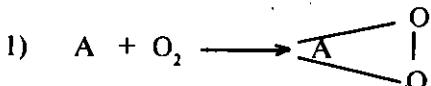
Нафас олишда органик моддаларнинг кислород ёрдамида анорганик моддаларга парчаланиши мазкур жараённинг ўзига хос хусусиятлари борлигини кўрсатади. Чунки организмдан ташқарида бу органик моддалар молекуляр кислород билан реакцияга киришмайди.

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.

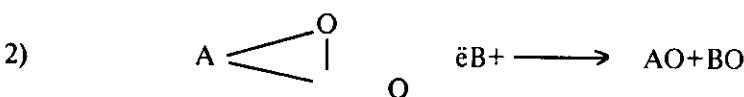
А.Н.БАХНИНГ ПЕРОКСИД НАЗАРИЯСИ. 1897 йилда А.Н.Бах биологик оксидланувчи модда (A) билан бирикиб, қўш боғдан биттаси узилади ва пероксид (AO_2) ҳосил қиласди:



Кислород осон оксидланувчи модда (A) билан бирикиб, қўш боғдан биттаси узилади ва пероксид (AO_2) ҳосил қиласди:



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

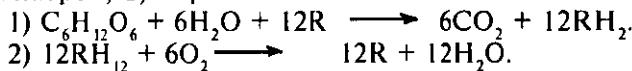


Натижада акцептор вазифасини бажарувчи оксидланувчи модда (A) яна осонлик билан ажралиб қолади. Органик модда (B) эса тўла оксидланади. А.Н.Бах кислородни фаолловчи моддаларни оксигеназалар деб атади. Оксигеназаларга ўсимликлар тўқимасида кўп тарқалган ҳар хил кимёвий бирикмалар киради. Оксигеназалардаги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

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

Хозирги вақтга келиб маълум бўлишича, А.Н.Бах назариясининг нафас олишга алоқаси йўқ. Аммо у нафас олиш жараёнининг химизими ни 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 ўтказади. Бу назария бўйича нафас олиш икки босқичдан иборат: 1) анаэроб; 2) аэроб:

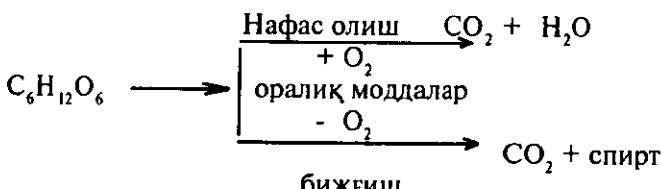


Биринчи реакция нафас олиш жараёнининг анаэроб, иккинчи реакция аэроб босқичини ифодалайди. R – раңгли нафас пигменти, RH₂ – рангсиз нафас олиш хромогени. Биринчи реакцияда редуктаза ферменти ёрдамида субстратдан водород атомлари қабул қилиниб, нафас олиш пигментига (R) ўтказилади ва нафас олиш хромогени (RH₂) ҳосил бўлади. Ҳамма CO₂ ҳам шу анаэроб жараёнда ажralиб чиқади. Иккинчи реакцияда молекуляр кислород иштирок этиб, хромогенларни (RH₂) нафас олиш пигментларигача оксидлайди ва улар яна водороднинг акцептори вазифасини бажаради. Бу реакцияларда кислород RH₂, 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.

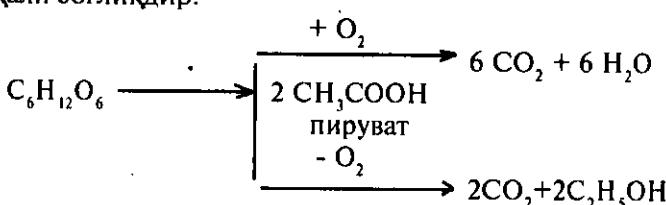
1912 йилда немис биокимёгари Г.Виланд ҳам биологик оксидланиш водороднинг ажратиб олиниши билан боғлиқ эканлигини кўрсатган эди. Нафас олишда сувнинг иштирок этиши ва кислород водороднинг охирги акцептори эканлигини 1955 йилда Б.Б.Вартапетян ва Л.А.Курсанов тажриба асосида исботладилар.

Бунинг учун улар изотоплар (O¹⁸) усулидан фойдаландилар.

НАФАС ОЛИШ ВА БИЖГИШНИНГ ЎЗАРО АЛОҚАСИ. С.П.Костищев (1910) кўрсатиши бўйича, нафас олиш ва бижгишлар бир хил жараёнлар билан шакарларнинг парчаланишидан бошланади. Кейинчалик нафас олиш CO₂ ва сувнинг, бижгиш эса CO₂ ва спиртнинг ҳосил бўлиши билан якунланади. Буни қуйидаги шаклда кўрсатиш мумкин :

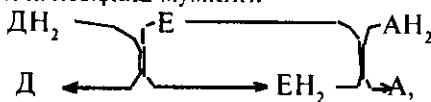


Кейинги йилларда немис биокимёгари К.Нейберг, С.П.Костичев ва бошқаларнинг илмий изланишлари асосида аниқланишича, нафас олиш ва бижгиш жараёнлари бир-бири билан оралиқ маҳсулот пироузум кислота орқали боғлиқдир.



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

ФЕРМЕНТЛАР ТИЗИМИ. Оксидланиш-қайтарилиш реакциялари учун хос бўлган асосий хусусият электронларнинг кўчишидир. Моддалар оксидланганда таркибидан электрон ажратади, қайтарилганда эса электрон биректириб 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 қўйидагича изоҳлаш мумкин:



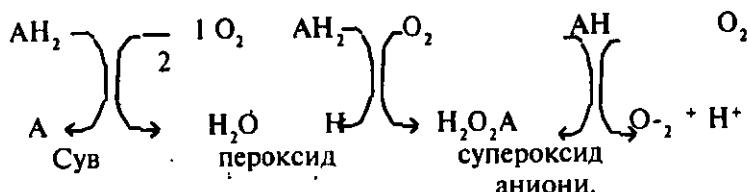
бу ерда, Д – донор электрон ва протонларини ажратади, Е – фермент ташувчилик реакциясини бажаради, А – акцептор уларни қабул қиласи.

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

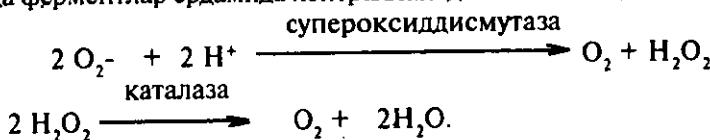
Анаэроб дегидрогеназалар – электронларни кислороддан ташқари оралиқ акцепторларга етказиб беради. Булар икки компонентли ферментлар, кофермент НАД⁺ (никотинамидадениндинуклеотид) бўлиши мумкин. Оксидланиш натижасида НАД⁺ қайтарилган НАДН ҳолатга ўгади. Бу ферментларга алкогольдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа,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

Аэроб дегидрогеназалар – электронларни ҳар хил оралиқ акцепторларга ва кислородга етказиб беради. Булар ҳам икки компонентли ферментлар бўлиб, flavопротеинлар дейилади. Буларнинг таркибига оксилдан ташқари рибофлавин (витамин В₂) ҳам киради. Икки хил кофермент мавжуд: 1) flavинмонануклеотид (ФМН); 2) flavинадениндинуклеотид (ФАД). ФМН таркибига кирувчи фермент – диметилизоаллоксазин, ФАД – сукцинатдегидрогеназа. Буларнинг акцепторлари хилонлар, 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_2^-) заарли бўлгани учун ҳужайрада ферментлар ёрдамида нейтралланади:



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

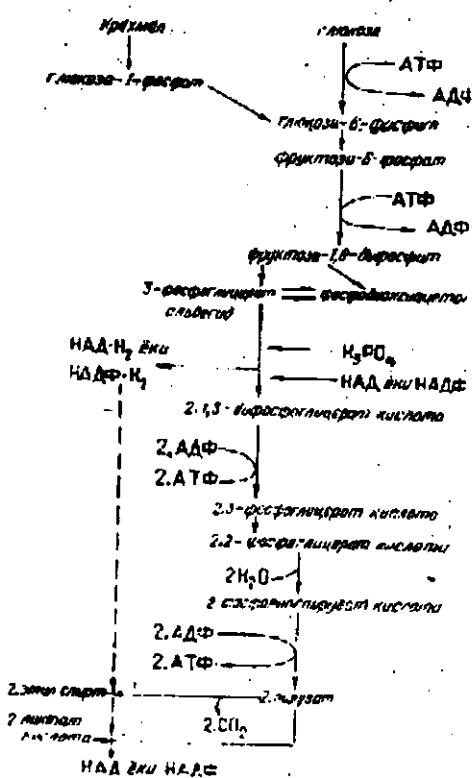
Оксигеназалар ҳам оксидазалар билан бир қаторда катта аҳамиятга эга. Бу ферментлар ёрдамида кислород фаол ҳолатга ўтади ва органик моддалар билан бирлашади.

Юқорида кўрсатилган ферментларнинг ҳаммаси митохондрияларда жойлашган бўлади. Чунки митохондриялар аэроб нафас оладиган барча ҳужайраларнинг, жумладан, ўсимликлар ҳужайрасининг цитоплазмасида жойлашган мураккаб органоидлар. Ферментлар митохондрияларнинг ички ва ташқи мембрanaларида жойлашган бўлади. Ички мембрanaда 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 пироузум кислотаси ҳосил бўлади. Гликолиз анаэроб нафас олиш ва бижғиш жараёнларининг бошланғич босқичидир.

Үсімліклар таркибидаги нафас олиш жараёнининг асосий маҳсулоты бұлган моносахаридларнинг реакция қобилияты 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 эфиirlар ҳосил қилиш йўли билан эришилади. Моносахаридларнинг фосфорли эфиirlари (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-лифосфатга айланади.



40-шында. Еңкөштүнгө шаки.

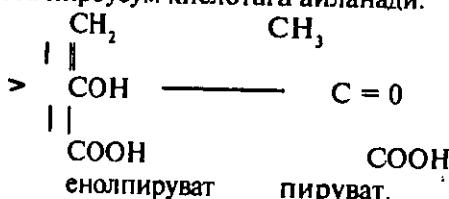
нади. Бу жараёнда фосфофрукто-киназа ферменти иштирик этади ва янә бир молекула АТФ сарфланиди (40-чизма).

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

Гликолизнинг иккинчи босқичи 3-фосфоглицерин алдегидининг оксидланаби 3-фосфоглицерат кислотага айланышдан бошланади. Бу гликолизнинг асосий реакцияларидан бири бўлиб, унда трирафсфатдегилрогеназа шигирок этади. Бу ферментнинг фаол қисмини НАД ташкил қиласди. Реакцияларда АДФ ва фосфат кислота шигирок этиб.

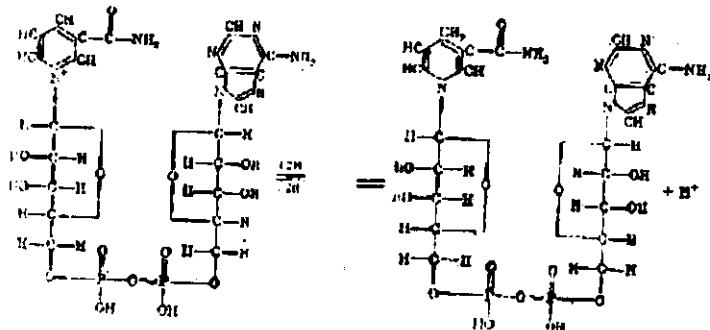
АТФ ҳосил бўлади. Реакция давомида ҳосил бўлган ацилфермент фосфоролизга учрайди ва натижада макроэргик карбоксифосфатга эга бўлган 1, 3 - дифосфоглициерат кислота ҳосил бўлади. 1, 3 - дифосфоглициерат кислота АДФ билан қайта фосфорланиб, АТФ ва 3- фосфоглициерат кислота ҳосил бўлади.

Гликолизнинг охирги босқичида 3-фосфоглициерат кислота фосфоглициерамутаза ферменти иштирокида изомерланиб, 2-фосфоглициерат кислотага айланади ва у бир молекула сувни ажратиб, фосфорилируват 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 пироузум кислотага айланади:



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

Бу реакциялар натижасида энергияга бой бўлган биримлар: 4 молекула АТФ ва 2 молекула қайтарилган НАД H_2 ҳосил бўлади. НАД ва



41-чизма. НАД ва НАД H_2 молекулаларининг
чиштимовин шакли.

НАД H_2 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, иккى молекула НАДНнинг энергияси ҳам б молекула АТФ га тенг. Шундай қилиб, гликолиз жараёнида ажралиб чиқсан умумий фойдали энергия саккиз молекула АТФ га тенг бўлади. Ҳар бир АТФ нинг энергияси 10 ккал деб ҳисобласак, у ҳолда гликолиз жараёнида ажралиб чиқсан энергиянинг умумий миқдори 80 ккал га тенг бўлади.

АЭРОБ НАФАС ОЛИШ. Нафас олишнинг аэроб босқичи – иккинчи асосий босқич саналади. Бу босқичда пироузум кислота карбонат ангидрид билан сувда тўлиқ парчаланади. Бу жараён аэроб шароитда содир бўлиб, бир қатор оралиқ моддалар, дикарбон ва трикарбон кислоталар иштирок этади. Уларнинг бир-бирига айланishi ҳалқадан иборат. Шунинг учун ҳам дикарбон ва трикарбон кислоталар цикли деб аталади. Бу реакциялар тизимини (ҳайвонлар организмида) 1937 йилда инглиз биокимёгари 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 қиласи. Бу реакцияда цитратсинтетаза ферменти иштирок этади ва бу ҳалқадаги энг муҳим маҳсулотлардан бири ҳисобланади. Шунинг учун бу жараён цитрат цикли ҳам деб аталади (42-чиизма).

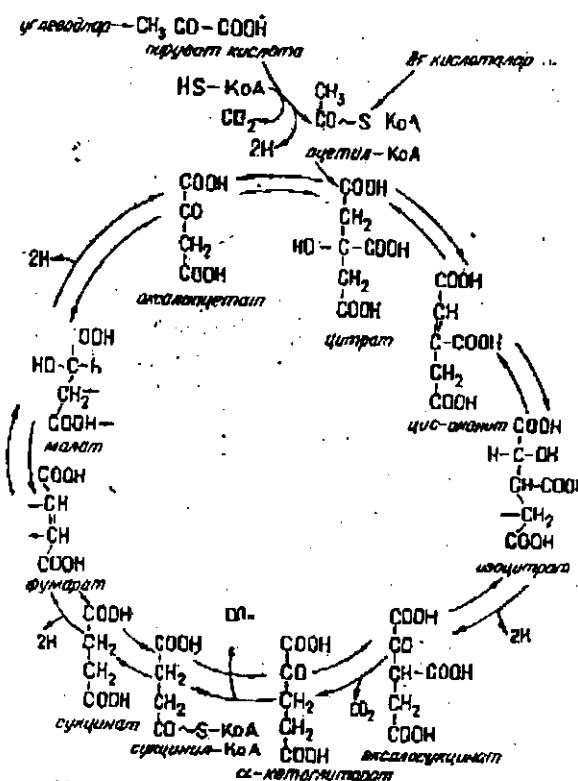
Цитрат кислота аконитаза ферменти иштирокида дегидратацияланади ва цисаконит ҳосил қиласи. Цисаконит кислота яна бир молекула сув бириктириб, изоцитрат кислотага айланади. Изоцитрат кислота дегидрагацияга учраб, оксалосукцинат кислотага айланади. Бу реакцияда изоцитрат-дегидрогеназа ферменти иштирок этади. Унинг фаол қисмини НАДФ ташкил қиласи ва у реакцияда НАДФНга қайтарилади. Тезликда оксалосукцинат кислота декарбоксилланаб, 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 (қаррабо 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, 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 жараёнда НАДНга қайтарилади.

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



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

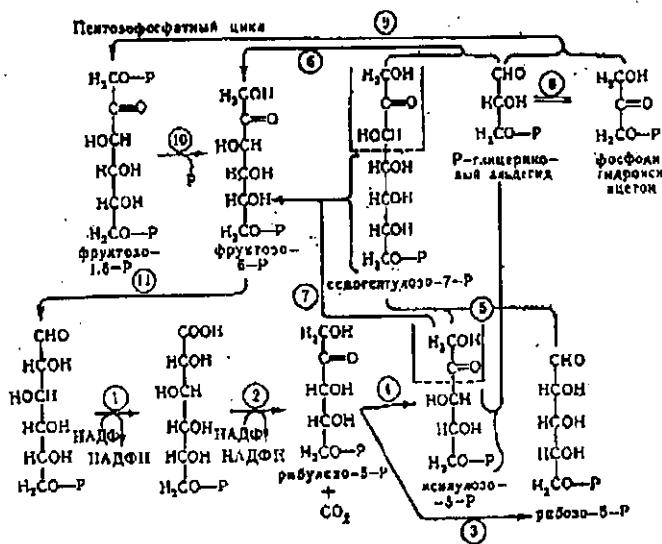
Шундай қилиб, ҳар бир циклда бир молекула пироузум кислотасидан уч молекула CO_2 ажралади, уч молекула сув иштирок этади, беш жуфт водород атомлари ажратилиди. Бу цикл ўсимликлар танасидаги модда алмашинув жараёнида катта аҳамиятга эга. У фақат углеводлар оксидланишининг якуний босқичи бўлмай, балки бошқа органик моддаларга (оксилилар, ёғлар ва бошқалар) ҳам тааллуқлидир.

Нафас олишнинг бу босқичида энергиянинг асосий қисми ажралади. Реакциялар натижасида ЗНАДН, НАДФН, ФАДН, 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 ФАДН₂ нинг энергияси икки молекула АТФ га тенг бўлса, реакция натижасида бир молекула ажралиб чиқсан АТФ билан биргаликда умумий миқдор уч молекула АТФни ташкил қиласди. Натижада бир молекула пироузум кислотанинг оксидланиши 15 молекула АТФни ҳосил қиласди. Агар бир молекула глюкозанинг гликолизи натижасида икки молекула пироузум кислота ҳосил бўлишини ҳисобга олсак, у ҳолда 30 молекула АТФ ҳосил бўлади. Бундан ташқари 8 молекула АТФ бошлангич 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 CO₂ ажралиб чиқади ва беш углеродли бирикмалар-пентозалар ҳосил бўлади. Шунинг учун ҳам бу йўл пентозафосфат (ёки аптомик) парчаланиш дейилади. Уни гексозомо-



43-чизма. Пентозафосфат цикли.

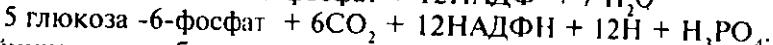
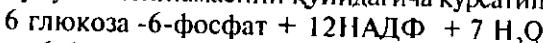
нофосфат цикли ҳам деб атайдилар. Бу йўл 1935-1938 йилларда О. Варбург, Ф. Диккене, В. А. Энгелгард ва Ф. Липман каби олимларнинг изла- нишлари натижасида очилди. Яъни ўсимликларда асосий ҳисобланадиган гликолиз ва Кребс цикли билан бир қаторда глюкозанинг яна бир муҳим йўл билан оксидланиши аниқланди.

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 қиласди. 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 декарбоксиланиш реакцияси натижасида пентозафосфат ҳосил қиласди. Реакция натижасида бир молекула 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 ксилиулоза-5-фосфатга айланади. Булардан, транскетолаза ва трансальдолаза ферментлари иштирокида седогентулоза-7-фосфат ва 3-фосфоглициерин алдегиди ҳосил бўлади. Кейин эритрозо-4-фосфат ва фруктозо-6-фосфат ҳосил бўлади. Фруктоза-6-фосфат изомерланиб, якуният маҳсулот глюкозо-6-фосфатга айланади.

Умуман, пентозафосфат йўлида олти молекула глюкоза-6-фосфат иштирок этса, унинг умумий тенгламасини қўйидагича 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 қисмida протопластидалар ва хлоропластларда содир бўлади. Нафас олишининг пентозафосфат йўли, айниқса, синтетик жараёнлар кучли бораётган ҳужайраларда фаол ҳусусиятга эга. Бундай ҳужайраларда мемброналарнинг липид компонентлари, нуклеин кислоталар, ҳужайра девори ва фенол бирикмалар фаол равишда синтезланади.

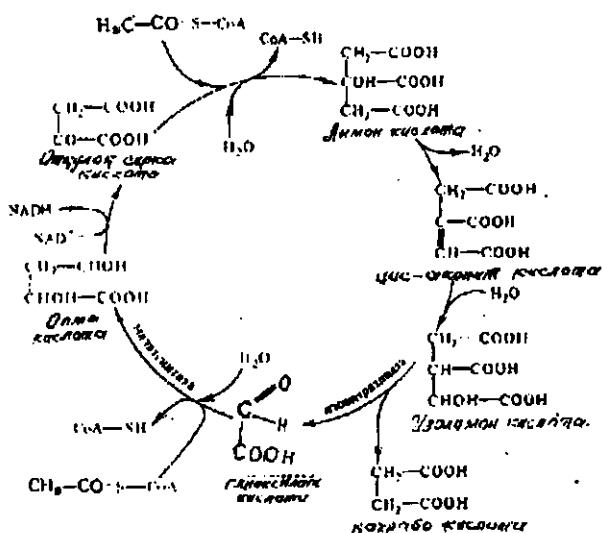
ГЛИОКСИЛАТ ЦИКЛИ. Бу цикл 1957 йилда биринчи марта Г.Л. Коненберг ва Г.А. Кребс томонидан бактериялар ва мөгор замбурургларида аниқланган эди. Кейинчалик аниқланишича, у мойли ўсимликларнинг унаётган уруғларида ва захира ёғлар, шакарларга айланиши керак бўлган органларида содир бўлар экан. Глиоксилат цикли ҳужайрадаги маҳсус 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 → а-кетоглутарат кислота → сукцинил → CoA → сукцинат кислота → фумарат кислота → малат кислота → ...

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

Күриниб 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) глиоксисомадан 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 ўсимлик-нинг 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 СО₂ 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 фоизгacha камайса ҳам ўсимликларга зарарли таъсири қўлмайди. Факат атмосферада кислород миқдори 5 фоизга тушгандан сўнггина унинг етишмаслиги сезила бошлайди. Ўсимлик тўқималаридағи 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 фоизгacha 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 бижгиш жараёнини фаоллаштиради ва натижада захира органик моддалар кўпроқ сарфланади. Оралик моддалар сифатида спирглар акралиб тўпланиб, ўсимлик илдизлари чирий бошлайди. Бу узокроқ давом этса, ўсимликларнинг усиш ва ривожланиши, ҳосиллорлиги кескин камаяди 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 олини жараёнида матбуум аҳамиятга эга. Гўқималарда у кўп миқдорда тўпланишида нафас олиш тезлиги пасаяди. Карбонат ангидриднинг тўпланиши кўпинча нишиб етилган ва қаттиқ пуст билан қонланган уруғларда содир бўлади. Кўпчилик ёввойи ўсимликларнинг қаттиқ пуст уралган уруғлари узоқ йиллар давомида ўзининг кукариши қобилиятини йўқотмайди, чунки уларнинг пусти остида тўпланиган карбонат ангидрид таъсиридан нафас олини тезлиги жуда суст бўлиб, органик молда тезла сарфланмайди. Омборларда СО₂ нинг миқдори кўп бўлганда мевалар узоқ муддатгача яхни сақланади.

ҲАРОРАТ. Ўсимликларнинг нафас олиш жараёни ҳарорат таъсирига узвий боғлиқ. Бу боғлиқлик маълум ҳарорат даражаларида Вант-Гофф қоидасига бўйсунади, яъни ҳарорат ҳар сафар 100° га кўтарилигандан нафас олиш тезлиги икки баравар ошади. Масалан, у 0° дан 20°C гача ошиб борганда реакция тезлиги ҳам 2-3 марта ошиб боради. Лекин 20°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, қарагай ва арчалар учун -25°C . Албатта, иссиқсевар ўсимликлар учун бу кўрсаткич анча юқори, айримлари учун 0°C атрофида бўлади.

Ҳарорат ошганда нафас олиш кучи ҳам ошади ва у 40°C етгунча Вант-Гофф қоидасига бўйсунади. Кўпчилик маданий ўсимликларда ҳарорат 40°C дан ошгач, нафас олиш ҳам дарҳол юқорига кўтарилади, 50°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 оқсилининг хусусиятларига боғлиқ. Нафас олишнинг мақбул ҳарорат даражаси таҳадаги модда алмашинув жараёнидаги барча биокимёвий реакциялар ва ферментларнинг фаоллиги учун ҳам анча қулайдир.

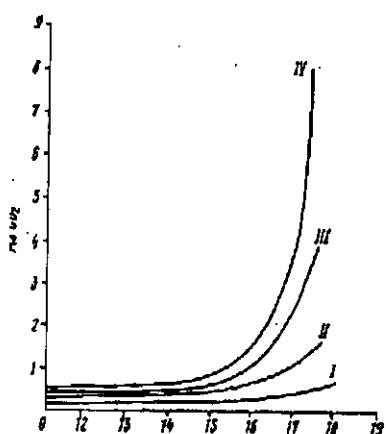
СУВ РЕЖИМИ. Нафас олиш тезлигига ҳужайраларнинг сув билан таъминланиш даражаси ҳам катта таъсири этади. Ўсимликларнинг баргларида бирданига сувнинг камайиши сабабли даставвал нафас олиш тезлашади. Кейинчалик эса сув танқислиги ортиб бориши билан нафас олиш тезлиги ҳам пасая боради. Буни уруғларда яхши кузатиш мумкин. Етилмаган уруғларда сув миқдори кўп, нафас олиш ҳам нисбатан кучлироқ бўлади. Уруғлар нишиб 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 $30-35$ фоизгacha 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 доңларни сифатли сақлаш, улардан юқори даражада фойдаланиш мумкин. Уруғлар ошиқча сувни шимиб олганда ҳам аэрация жараёни бузилиб, бижғиши бошланиши ва уруғлар нобуд бўлиши мумкин. Бундай ҳолларда уруғ қорайиб қолади ва унувчанлик қобилиятини йўқотади.

ЁРУГЛИК. Ёрглик яшил ўсимликларга таъсири этганда ҳароратнинг кўтарилиши кузатилади ва бунинг натижасида нафас олиш ҳам тезлашади. Фотосинтезга ёргликтининг таъсири натижасида эса нафас олиш жараёни учун энг зарур органик модда ҳосил бўлади. Демак, ёрглик

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

Ёруғлик таъсирини яшил бўлмаган ўсимликларда ўрганиш натижасида 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, маккажӯхорининг этиолланган баргига ёруғликнинг кўк спектр нурлари билан таъсир этганда, қоронгидаги баргларга нисбатан нафас олиш жадаллиги икки баравардан кўпроқ кўтариленган.

4.5. ДОН, МЕВА ВА САБЗАВОТЛАРНИ САҚЛАШДА НАФАС ОЛИШНИНГ АҲАМИЯТИ



45-чизма. Бугдой доңлари нафас олиши жадаллигининг намлик миқдорига ва ҳарорат даражасига болнициги (Кретович, 1972).

І-ҳарорат-0°C; ІІ-ҳарорат-10°C;
ІІІ-ҳарорат-18°C; ІV-ҳарорат-25°C.

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

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

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

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

Донларнинг таркибидағи

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 қиласди. 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°C атрофига 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°C дан -1°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 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 яшаси учун асосий мұхитлардан биридир. Сувсиз шароитда организмлар нобуд бұлади ёки анабиоз ҳолатига ўтади. Ўсимликлар танасида сувнинг миқдори 70 фоиздан то 90 фоизгача бўлиши мумкин. Бу уларнинг тур ва навларига, ёшига, яшаш мұхитига, ҳар хил органларига ва ҳатто ҳужайра органоидларига ҳам боғлиқ. Айниқса, ўсимликтининг ёш аъзоларида ва баргига 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 жараёнда сув қуйидаги вазифаларни бажаради:

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

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

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

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

Табиятда яшовчи ҳар бир ўсимлик ўзининг онтогенезида жуда кўп миқдорда сув сарфлайди (асосан, танаси орқали буғлатади). Масалан, маккаждўхори 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 олсан, шундан 1,5-2 қисми гина 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 қиласи.

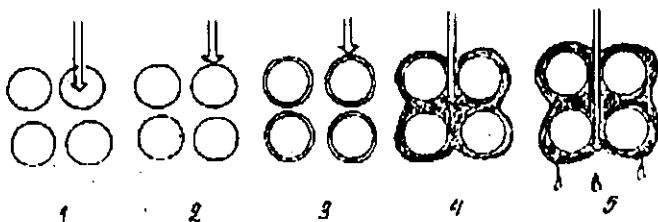
5.2. СУВНИНГ ШИМИЛИШИ ВА ҲАРАКАТИ

Барча қуруқлиқда яшовчи ўсимликларнинг танасида тўхтосиз сув алмашиниш 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 қиливчи 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 (доирачалар тупроқ доначалари):

1–кимёвий боғланган сув; 2–тигроскопик сув; 3–пардасимон сув; 4–капилляр сув; 5–гравитацион сув.

5) гравитацион сув–сув билан тўлдирилган ва ҳаракатчан йирикроқ тупроқ капиллярлари. Бундай сув яхши ўзлаштиради; 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 дона

чалари сатҳида молекуляр тортув кучлари – адсорбция билан ушланиб турди, 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 турди ва уни ўсимликлар мутлақо ўзлаштиромайди, бу тупроқ доначаларининг катта-кичилгига қараб 0,5 фоиздан (йирик қумларда) тортиб то 14 фоизгача (огир соз тупроқда) бўлиши мумкин; 1) имбибицион сув – кимёвий жиҳатдан бириккан бўлиб, тупроқ ичидаги коллоид моддалар қанча кўп бўлса, у ҳам шунча кўп бўлади. Бундай сув айниқса, торфли тупроқларда кўп ва ўзлаштирилмайди.

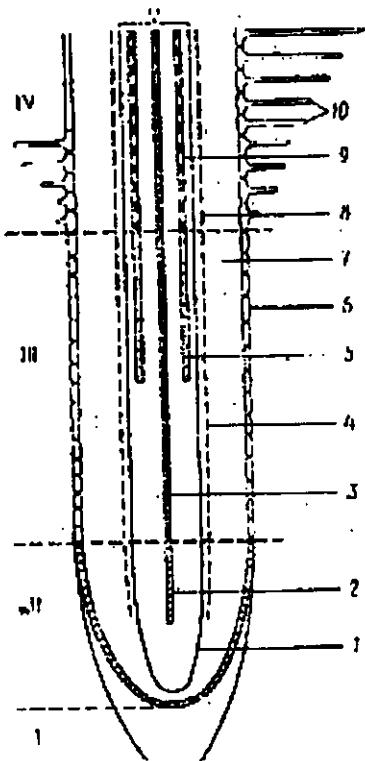
Умуман, тупроқдаги сув формалари икки гурӯҳга бўлинади: 1) эркин сув – ўсимлик томонидан осонлик билан ўзлаштириладиган сув шакллари (гравитацион, капилляр ва қисман пардасимон); 2) боғланган, яъни ўсимликлар ўзлаштиромайдиган сув шакллари (гигроскопик ва имбибицион). Тупроқдаги эркин ўзлаштириладиган сув шакллари ўргача 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 турди.

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

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 СУРИШИ. Ўсимликларнинг тўла сув билан таъминланиш жараёнида илдиз тизими асосий рол ўйнайди. Шунинг учун ҳам илдизнинг ривожланиш жадаллиги морфологик ва анатомик тузилишлари тупроқдан сув ва сувда эриган минерал элементларни сўришга мослашган. Илдизнинг энг фаол бирламчи тузилишида бир қанча тўқималарни кўриш мумкин: илдиз қини, апикал меристема, ризодерма, бирламчи пўстлоқ, эндодерма, перицикл ва ўтказувчи тўқималар (47-чизма). Илдизнинг ўсуви қисми узунлиги 1 см атрофида бўлиб, меристема (1,5–2,0 мм) ва чўзилиш (2–7 мм) қисмларини ўз ичига олади. Илдизнинг меристема қисмидаги ҳужайралар тўхтовсиз бўлиниб турди. Ҳар бир ҳужайра ўз ҳаётида 6–7 марта гача бўлинади ва илдизларнинг ўсишини таъминлайди. Ҳужайралар бўлинишдан тўхтагандан сўнг чўзилиш бошланади. Илдизнинг чўзилиш қисмida ҳужайраларнинг 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 ҳужайралардан иборат. Асосан илдиз тукчаларини ҳосил қиласди ва бунинг натижасида илдизнинг сув ва сувда эриган минерал моддаларини сўрувчи юзасини бир неча

баробар оширади. Илдизнинг тукчалар қоплаган 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:

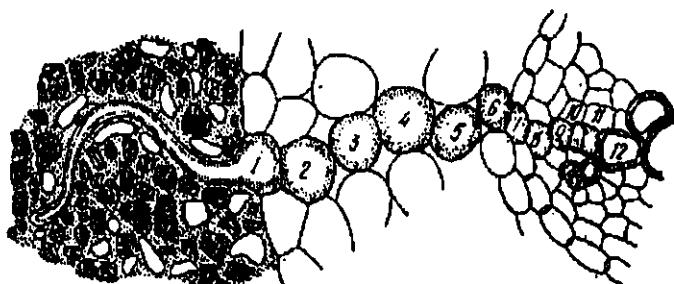
1—перицикл; 2—флоэманинг стилмаган элементлари; 3—флоэманинг стилган элементлари; 4—Каспари белбоги бўлмаган элементлари; 5—ксилеманинг стилмаган элементлари; 6—ризодерма; 7—бирламчи пўстлоқ; 8—Каспари белбогли эндодерма; 9—ксилеманинг стилган элементлари; 10—илдиз тукчалари; 11—марказий цилиндр; I—илдиз қини; II—меристема қисми; III—чўзилиш қисми; IV—тукчалик қисми.

Илдизнинг тукчалик қисмидан юқориси пассив хусусиятга эга. Чунки бирламчи пўстлоқ хужайраларининг девори қалинлашади, пўкаклашади ва ҳатто айрим хужайралар 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. Галласимонларнинг илдизи 1,5-2 м чуқурликкача етиши мумкин. Бир

тўп кузги сулининг илдизи энг қулай шароитда яхши ривожланиб, ён шоҳлари 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 m^2 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.

Мевали дараҳтлардан 5-7 шоҳчаси бўлган олма дараҳтида 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 ўйли:

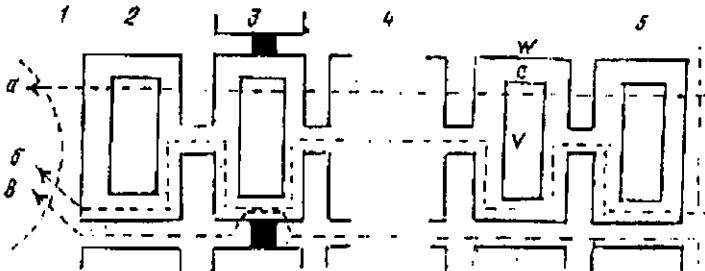
*1-илдиз тукчаси; 2,6-паренхима ҳужайралари; 7-энодерма;
8-перицикл; 9,11-марказий цилиндр паренхимаси; 12-
ўтказувчи най.*

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

Анча фаол хусусиятга эга мазкур ҳаракат механизмига фақат асри-мизнинг 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 қиласи.

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 ўйлари (Newmalt, 1976):

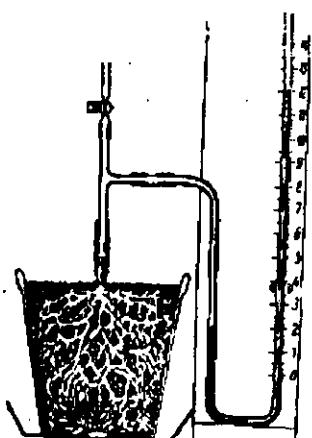
a—трансвакуоляр; б—симпласт; в—апопласт йўли, ҳужайра пўсти; с—цитоплазма, вакуола. 1—най; 2—перицикл; 3—энодерма; 4—пўст; 5—эпидермис.

— илдиз тукчалари ҳужайраларининг пўстидан бошланиб, эндодерма ҳужайраларигача давом этади. Эндодермага келган сув ўз йўналишини апопласт йўли билан давом эттиrolмайди. Чунки бу ерда пўсти жуда қалинлашган (Каспари белбоги) ва сув ўтказмайдиган ҳужайралар қавати жойлашган. Бироқ улар орасида маҳсус ўтказувчи ҳужайралар борки, улар илдизнинг ксилема ҳужайралари билан туташган. Апопласт йўли билан эндодермагача 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 қиласи. Бу босим — илдиз босимиdir. 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 калташиша 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 йиглаши деб аталади. Ажралиб чиқсан 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. Йиглаш ҳодисаси ҳам ҳамма ўсимликларда бир хил эмас. Баъзиларида

(кунгабоқар, маккажӯхори ва бошқалар) унинг борлиги жуда осон аниқланса, бошқаларида (қарағай, арча) деярли сезилмайди. Қолаверса, бу ҳодиса йил фаслларига ҳам боғлиқ, масалан, баҳорда кучли. Баъзиларида (оқ қайин, ток) кесилган пояларидан кўп эритма оқиб чиқади (51-чизма). Бу илдиз босимининг жуда юқорилигидан далолат беради. Бу даврда асосий поядан босим 10 атмосферагача етади. Танадан ажралаётган ширарни йигиб олиб, кимёвий анализ қилиш йўли билан илдизнинг функционал фаолиятини ўрганиш мумкин (52-чизма).

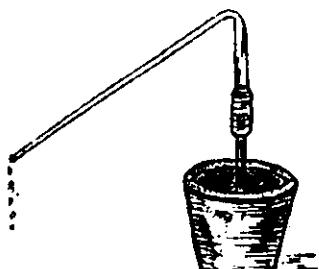


51-чизма. Оқ қайин дарахтининг танасидан оқиб чиқаётган эритмани тўплаш.

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 хусусиятлар, чунки улар кўпроқ намлиқ 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 ОМИЛЛАРИ НИНГ ТАЪСИРИ. Ҳарорат илдизнинг сувни сўриш тезлигига таъсир қиласидиган энг муҳим омиллардан биридир. Агар тупроқ ҳарорати пасая бошласа, илдизнинг сувни сўриш қобилияти ҳам сусая боради. Бу ҳодисани кузатиш учун ўсимлик ўсиб турган тувақ атрофини муз билан



52-чизма. Кесилган танадан эритманинг оқиши.



53-чизма. Арна баргидаги гуттация.

ўраб қўйиш керак. Кўп ўтмай ўсимлик сўлий бошлайди. Чунки тупроқ совиганда илдизларга жуда ҳам суст борадиган сув ўсимликдан бугланиб сарфланадиган сув миқдорини қоплай олмайди. Тувак меъёрий ҳароратга ўtkазилса, ўсимлик аввалги ҳолатига қайтади. Паст ҳароратда сувни сўриш қобилияting нинг 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 пасайди. Минерал элементларнинг ютилиши ҳам тўхтаб қолади. Бундай ҳолат узокроқ давом этса, ўсимликлар нобуд бўлиши мумкин.

Сувнинг илдизга 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 илдизларнинг 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 тупроқка яхши ишлов бериб, агротехник тадбир-чораларни тўғри қўллаш ва аэрация таъминотига эришиш илдизларнинг фаоллигини оширади.

Илдизнинг сувни сўриш ва ҳаракатга келтириш қобилиятига тупроқ эритмасининг концентрацияси ва pH даражаси ҳам таъсир этади. Илдиз ҳужайраси ширасининг концентрацияси тупроқ эритмаси концентрациясидан юқори бўлсагина сув илдизга сўрила бошлайди. Акс ҳолда илдиз 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 pH жуда паст (2-3, яъни нордон реакцияга эга) бўлган эритмаларидан кўпчилик ўсимликларнинг илдизлари сувни ўзлаштиромайди. 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 баргdir. Ўсимликлар юзасининг катталиги СО₂нинг кўп ютилиши, ёруғлик энергиясидан самарали фойдаланиш ва сув буғлатувчи юзанинг кенг бўлишини тъъминлайди. 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 оловчи 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 ўчун 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 ўртacha бир соатда кундузи 15-250 г/м², кечаси 1-20 г/м² га teng бўлади. Айрим ҳолларда бу кўрсаткич юқори бўлиши ҳам мумкин. Ўрта Осиё шароитида ёзинг транспирация жадаллиги 450-1200 г/м² гача кўтарилиши мумкин.

Сувдан унумли фойдаланиш ўсимлик организмининг энг муҳим хусусиятларидан биридир. Бу хусусият маълум миқдорда қуруқ модда ҳосил қилиш учун сарфланган сув миқдори билан белгиланади ва транспирация коэффициенти деб аталади. Яъни 1 г органик модда ҳосил қилиш учун сарфланган сувнинг миқдори—транспирация коэффициенти дейилади. Бу кўрсаткич ҳам жуда кўп омилларга боғлиқ. Масалан, ғўзанинг ҳар хил навлари ўртасида 891 дан 1040 г.гача (Итон, 1955), ғўзанинг 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 атрофифа 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 ҳаётидага ҳар томонлама катта рол ўйнайди. Масалан, ғўза қанча тез ўssa 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 буғланса, идишдаги сув ҳам шунча камая боради. Агар шохчадаги барглар кесиб ташланса, сувнинг сарфланиши ҳам тўхтайди.

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

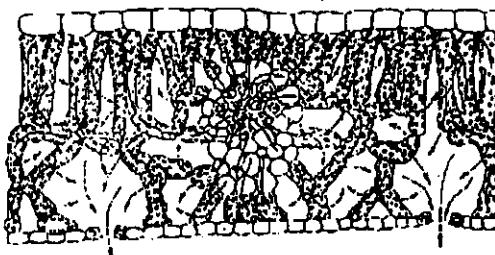
Транспирация ўсимликларни юқори ҳарорат таъсиридан саклади. Одатда транспирация туфайли ўсимлик танаси ҳарорати атмосфера ҳароратидан бир неча даражада паст бўлади. Бироқ айрим ўсимликларда юқори-роқ бўлиши ҳам мумкин. Масалан, саҳролардаги ўсимликлар баргларининг ҳарорати қўёшнинг кучли иссиқлик энергиясини ютишига қарамасдан, соядаги баргларга нисбатан 6-7° С га кўп. Бу эса ёзниг иссиқ кунларида ўсимликнинг бутун ҳаётий жараёни учун катта аҳамиятга эгадир. Айниқса, фотосинтез учун қулай шароит яратилади. Чунки оғизчаларнинг очиқлиги CO₂нинг ўзлаштирилишини фаоллаштиради. Протоплазма коллоид мицеллаларининг хлоропластлар тузилмаси ва функциялари фаолиятига сабаби 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 тўхтайди, 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 мезофилидир. У бир қатор жойлашган эпидермис ҳужайралари билан қопланган (54-чизма). Қопловчи тўқима одатда икки қаватдан иборат: устунсимон ҳужайралар баргнинг устки эпидермисининг остида ва булатсимон ҳужайралар баргнинг пастки қисмida жойлашган. Кўпчилик ўсимликларда оғизчалар баргнинг пастки эпидермисида жойлашган. Натижада булатсимон ҳужайралар орасидаги кенгроқ бўшлиқлар сув алмасиниши ва буғланиши учун қулайлик туғдиради. Барг эпидермиси аксарият ҳолда кутикула қавати ва тирик ёки ўлик тукчалар билан қопланган. Барглардаги транспирация икки босқични ўз ичига олади: 1) сувнинг барг томирларидан мезофиллга ўтиши; 2) мезофилл ҳужайраларининг деворидан буғланган сув

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

Транспирация асосан барг оғизчалари орқали идора қилинади, яъни транспирация натижасида буғланган 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 m^2 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 камлигига ёпилади. Кўпчилик ўсимликларнинг баргидаги оғизчалар ёруғлиқда очилиб, қоронгиликда ёпилиши ҳам мумкин.



54-чизма. Барг пластинкасининг транспирацияга мослашиб тузилиши (стрелкалар билан буғларнинг ажralиб чиқиши йўллари тасвириланган).

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 ҳос, 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 қуёшнинг 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 буғларининг тациқарига чиқиши тўхтайди ва ҳужайра 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 мартағача секин. Кутикуляр транспирациянинг жадаллиги кутикуланинг қалинлигига ҳам боғлик, яъни кутикуласи жуда юпқа бўлган ёш баргларда кучлироқ, кутикула қавати қалинлашган қарироқ баргларда секин бўлади. Умуман, транспирация ўсимликлар учун зарур физиологик жараёндир. Унинг жадаллиги жуда кўп ички ва ташқи омилларга боғлик.

5.4. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ СУВ МУВОЗАНАТИ

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

Лекин ёзги очиқ кунларда қоёш 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 жадаллигини 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 ёа осилиб қолади.

Сув тақчиллигини қуйидаги формула билан аниқлаш мумкин:

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

бу ерда, D—сув тақчиллиги, M—барг кесмаларининг (доирача) сувга солгунча бўлган оғирлиги, г , M₁ — барг кесмаларининг 60 дақиқа давомида сувда сақлангандан кейинги оғирлиги, г .

Сўлиган ўсимлик ўз вақтида сув билан таъминланса, у яна (меъёрий) 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 қилмаса ҳам ҳосилни камайтиради. Чунки бу пайтда фотосинтез ва ўсиш тўхтайди. Тупроқда сув миқдори камайганда эса сўлиш узоқ вақтгача давомиди.

этади. Бундай ҳолатда ҳужайралардаги сув тақчиллиги тезда тикланмайди ва ҳатто кечаси ҳам меъёрдаги 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 ҳужайралар 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. Ўззада эса шоналар, гуллар ва ёш кўсаклар кўпроқ тўкилади.

Уумман, сув тақчиллигининг зарарли таъсири ҳамма ўсимликларда бир хил эмас. Бунга чидамлилик 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 эта бўлган моддаларга антитранспирантлар дейилади.

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

Оғизчаларнинг ёпилишини таъминлайдиган моддаларга фенилмеркурацетат – $C_6H_5H_2O_2$, додесенилсуцинат – $CH_2-(CH)=CH-CH_2-COOH$ – CH_2COOH , абциз кислотаси – $C_{15}H_{20}O_4$ киради. Бу моддалар ўсимликка пуркалганда оғизчаларни ташкил қилган ҳужайраларнинг тургори камаяди ва улар ёғилади. Масалан, маккажӯхори, тамаки, топинамбур, қарагай баргларида фенилмеркурацетатнинг 10-4М эритмаси пуркалганда, оғизчалар 2 ҳафта мобайнида ёпиқ бўлган. Транспирация жадаллиги эса 50 фоизгача пасайган.

Иккинчи гуруҳ моддаларга полимерлар полизтилен, полипропилен, полистирол, поливинилхлорид кабилар киради. Булар баргларнинг устида плёнка қавати ҳосил қилади ва натижада сув буғларининг ажralиб 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 СУГОРИШНИНГ ФИЗИОЛОГИК АСОСЛАРИ

Қишлоқ хўжалик ўсимликларини сунъий сугориш юқори ҳосил олиш гаровидир. Чунки ҳосилдорлик лалмикор ерларга нисбатан 3-5 марта гача юқори бўлади. Ўсимликларни сунъий сугориш, 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 сугоришни тўғри ташкил қилиш учун сув мувозанати ва уни ташкил қилувчи асосий омилларни эътиборга олиш зарур. Бундай омилларга қўйидагилар киради: 1) ўсимлик турлари ва навлари (куроғочиликка чидамлилик даражаси, илдиз тизимининг ривожланиш хусусиятлари, ўсиш давлари); 2) ўсимликлар сони; 3) тупроқ муҳити (тупроқдаги сув миқдори, тупроқ эритмасининг осмотик босими, тупроқнинг тузилмаси ва намлик сигими); 4) иқлим омиллари (сувнинг ер устидан буғланиш натижасида сарфланиши ва транспирация, ҳаво ҳарорати ва намлиги, шамол, ёруғлик, ёғингарчилик миқдори) ва бошқалар. Айниқса, арид минтақаларда етиширилувчи маданий ўсимликларнинг сув режимини тавсифловчи физиологик жараёнларни ўрганиш ва улардан фойдаланиб сугориш сони, муддатлари ва меъёрини белгилаш муҳим аҳамиятга эга.

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

$$E = a P + W + M,$$

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

Бир марта сугориш меъёри қуйидаги формула билан аниқланади:

$$M = \frac{H}{B_n - B_o} \cdot 100,$$

бу ерда, M —бир марта сугориш меъёри, m^3/ga , H —тупроқнинг ҳажмий массаси, T/m^3 , B_n —тупроқнинг намланувчи қатлами, B_o —тупроқнинг намланувчи қатламидаги дала намлик сигими, фоиз, B_o —сугориладиган дала тупроғининг намлиги, фоиз.

Ўсимликларни бир марта сугориш меъёри уларнинг ўсиш фазалари ва бу фазаларда сувни ўзлаштириш хусусиятларидан келиб чиқиб белгиланади. Масалан, ғўза 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/ga , айрим ҳолларда 1200 m^3/ga 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) ўсимликтин ташқи кўринишига қараб белгилаш; 3) ўсимликтин 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 баргларда дастлабки сўлиш белгилари пайдо бўлиши билан фотосинтез секинлашади ва нафас олиш жадаллиги ошади.

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

Бу ўзгаришлар ўсимликтин бутун вегетациясига таъсир этади. Ўсиш ва ривожланиш сусайди, 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 усусларга нисбатан тўғрироқ эканлиги исботланди.

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

бошлашда – 16 атм., уруғлик йўнгичқа ёш майсалари – 3-5 атм., шоналаш – 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 дараҳтларнинг суюриш муддатларини белгилаш учун тавсия этилган.

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

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

5.7. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ СУВГА БЎЛГАН МУНОСАБАТИГА КЎРА ЭКОЛОГИК ГУРУХЛАРИ

Ер юзида яшайдиган барча ўсимликлар сувга бўлган муносабатига кўра асосан икки гурухга ажратилади:

1. Сувда яшайдиган ўсимликлар.
2. Куруқликда яшайдиган ўсимликлар.

1. *ГИДРОФИТЛАР*. Сувда яшовчи ўсимликлар гидрофитлар деб аталади. Улар сув ўсимликлари ҳисобланиб, бутунлай ёки бир қисми сувга ботиб яшайди. Бу гурухга барча сувтлари (сув айқтоворни, нилфия, лотос, элодея, ряска, валинерия, гиччак ва бошқалар) киради. Сув ўсимликларининг яшаш мұхити сув бўлганилиги учун ҳам ўзига хос ҳусусиятлари – ошиқча сувнинг танага киришдан сақланишига мосланганлигидир. Сув ўсимликлари сузиб юрувчи сатхининг катта бўлиши, механик тўқималарининг суст ривожланганлиги, вегетатив органларининг шилимшиқ бўлиши, қоплагич тўқималарининг суст ривожланганлиги, сузуви баргларининг устки томонида кўплаб оғизалар жойланиши, барг мезофили устунимон ва булуғимон тўқималарга ажралимаганилиги, илдиз тизимишининг жуда кучен ривожланганлиги, кўпроқ вегетатив йўл билан кўнайинши ва бошқалар билан ажралиб турадилар.

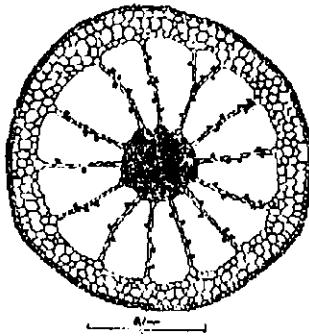
Сув қатламларида ва остила яшовчи ўсимликларда оғизалар бўлмайди. Уларга фотосинтез учун зарур бўлган (қизил) ёргалик нурларининг ҳаммаси етиб бормайди. Шунинг учун ҳам уларнинг хлорофилларидаги хлорофиллар билан биргаликда, тўлқин узунлигига қисқа 500-600 нм.га генинг бўлган нурларни қабул қиласувчи қўйимчада пигментлар – фикобилин (фикоэритрин ва фикоцианинлар) ҳам бўлатти.

Сув ўсимликларининг тўқималари жуда кўп ҳужайралараро бўшликлар бўлиб, улар газлар билан тўлиқ ва яхши аэренимани ҳосил қиласди (55-чизма). Бундай ўсимликлар ўз гавдасини сувда яхши сақлайди. Шунинг учун ҳам меҳаник тўқималари яхши ривожланмаган. Ўтказувчи наилари ҳам кам ривожланган ёки бутунлай бўлмайди. Танадаги эпидермис қавати жуда юпқа бўлиб, кутикула бўлмайди, бўлса ҳам жуда юпқа бўлиб, сув ўтказишга қаршилик қиласди. 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 ичидаги ҳамма сувни йўқотади ва нобуд бўлади. Сув ўсимликлари танасида ҳужайралараро бўшликларнинг бўлиши газ алмашув жараёнларини ҳам мўттадиллаштиради. Фотосинтез жараёнидан уларда кислород тўпланади ва нафас олиш учун сарфланади. Нафас олиш жараёнида ва айниқса, кечки (қоронғи) муддатларда кўпроқ карбонат ангирид тўпланади ва улар ёргуларда фотосинтез учун фойдаланилади.

Куруқликда яшайдиган ўсимликлар намлик шароитига мосланишига кўра учта экологик гуруҳга ажратилади : гигрофитлар, мезофитлар ва ксерофитлар.

1. ГИГРОФИТЛАР. Намлика тўла тўйинган ва сернам мухитда яшайдиган ўсимликлар гигрофитлар гуруҳига киритилади. Одатда бундай мухит дарёлар, кўллар, ботқоқликлар, сернам ўрмонлар ва соя жойларда мавжуд бўлади. Бу гуруҳга киравчи ўсимликларга : қамиш, шоли, лух, қиёқ, ингичка баргли палпоротниклар 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 қиливчи белгилар жуда кам ёки бўлмайди. Ҳужайра эпидермиси жуда юпқа ва юпқа кутикула қавати бўлади. Оғизчалари баргнинг устига жойлашган ва кўпроқ муддатда очик бўлади. Ҳужайралараро бўшликларнинг йирик бўлиши, сув буғлатувчи сатхнинг кенг бўлишини таъминлайди. Транспирация жадаллигининг юқори бўлиши танадаги эритмалар ҳаракатини тезлаштиради. Уларда маҳсус гидратодларнинг бўлиши ортиқча сувнинг суюқ томчилар ҳолида танадан чиқиб туришини таъминлайди. Бу ўсимликлар тупроқ ва ҳаво қурғоқчилиги таъсирига чидамсиз бўлади.

2. МЕЗОФИТЛАР. Бу гуруҳга киравчи ўсимликлар ўртача намлик билан таъминланган шароитда яшовчи ўсимликлар бўлиб, уларга кўпчилик маданий ва айрим ёввойи ҳолда ўсуви ўсимликлар киради. Маданий тур-



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

ларга фұза, маккажұхори, буғдой, арпа, сули, қовун, тарвуз, бодринг, помидор ва бошқалар кирса, ёввойи ҳолда үсувчиларга марваридгул, себарга, буғдойық ва бошқа күпчилик үтсимон үсимликлар 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 эпидермисида жойлашган. Транспирация жараёнида сув сарфи асосан оғизчалар орқали бошқарилади. Ҳужайра ширасининг осмотик босими 10-25 атм. атрофида бўлади.

3. КСЕРОФИТЛАР. Бу үсимликлар гуруҳига қурғоқчил иқлим шароитда яшашига мослашганлар киради. Улар тупроқ ва атмосфера қурғоқчилиги таъсирига чидамли бўлиб, сув балансини тез ўзгартирмайди. Сув жуда 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 баргидаги сув сақлай оладиган кўп йиллик үсимликлар. Уларнинг айримлари сувни поясида сақлайди (қактуслар). Сувни поясида сақловчилярнинг барглари тиканларга ёки тангачаларга айланган, баргнинг вазифасини яшил, этдор поялар бажаради.

Баргидаги 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 ёғингарчиликлар кўп бўладиган муддатларида сувни ғамлаб олади ва ундан узоқ муддат фойдаланади.

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

СКЛЕРОФИТЛАР. Бу гуруҳга киравчи үсимликлар 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 дагал, қаттиқ бўлиб (юнонча склерос—дагал, қаттиқ), қалин кутикула билан қопланган. Оғизчаларининг маҳсус чуқурчаларга жойланиши уларнинг ўзига хос белгилариданadir. Умуман, ксероморф белгилари кўп бўлиб, транспирацияни камайтиришга қаратилган эпидермиснинг юзасида ҳар хил мумсимон моддалар ажратилади. Айрим үсимликларда (палма) мумсимон моддаларнинг қалинлиги 5 м.м.гача бўлади. Қалин кутикула, мумсимон моддалар ва туклар сув буғлатишни пасайтиради. Айрим үсимликлар (қўнғирбошдошлар, чалов) баргининг устки томонида оғизчалар жойлашган. Барг қирраларидаги чуқурчаларда мотор ҳужайралар деб атади.

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

Ёз ойлари жуда иссиқ бўладиган жазирама чўлларда яшайдиган ўсимликлар (саксовул, испан дроқи, жузғун каби буталар) барглари-нинг редукцияси улар учун хусусиятидир. 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 режимига 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 қсерофильтлар кечаси, оғизчалари очиқ пайтида 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 CO_2 ажралади. Ажралган CO_2 хлоропластларга ўтади ва фотосинтез жараёнида иштирок этади (фотосинтезнинг CAM йўли). Фотосинтез жараёнида ажралиб чиқсан кислород ҳужайралараро бўшлиқларда тўпланади ва нафас олиш жараёнига сарфланади. Ўз навбатида, нафас олиш жараёнида ажралиб чиқсан CO_2 ҳам фотосинтез учун сарфланади. Фотосинтезнинг бу йўли кучли курғоқчиликка чидамли ўсимликлар – суккулентлар ва жазирама чўлларда яшайдиган ўсимликларда содир бўлади.

VI БОБ

ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ИЛДИЗ ОРҚАЛИ ОЗИҚЛANIШИ

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 ўtkазувчанлик, ҳаво ўtkазувчанлик хоссалари, таркибидаги органик моддалар ва ўсимликлар учун муҳим озиқ элементларни тўплаш қобилияти катта аҳамиятга эга.

6.1. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ИЛДИЗ ОРҚАЛИ ОЗИҚЛANIШИ ХАҚИДАГИ ТАЪЛИМОТНИНГ РИВОЖЛANIШИ

Қадимги замонлардаёқ (янги эрадан аввалги 600-500 йилларда) дех-қончилик 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 сугориб 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 холосага келади. Шу тариқа ўсимликлар озиқланишининг “сув назарияси” вужудга келади ва узоқ муддат давомида эътироф этилади.

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

Бу тушунчани XVIII асрнинг охири ва XIX асрнинг бошларидаги немис агрономи А.Тээр янада ривожлантиргди. 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, деганояни илгари сурди. А.Т.Болотов ўғитларни тупроқка солиш усувларини 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 хulosага келди.

Ўсимликлар учун минерал тузларнинг аҳамияти француз агрокимёгари Ж.Б.Бусенго (1837) ишларидаги янада аниқроқ кўрсатилди. Унинг тасдиқлашича, тоза қумда ҳам (сув, кул ва минерал тузлар солингандаги) ўсимликлар яхши ўсиши мумкин. Буни исботлаш учун у вегетацион тажрибалар ўтказади ва биринчилар қаторида ўсимликлар атмосфера азотини ўзлаштиромайди, балки бошқа элементлар қаторида илдиз орқали ўзлаштиради, деган хulosага 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 солишини 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 қонунида 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, факат 7 та элемент: азот, фосфор, олтингугурт, калий, калций, магний ва темир бўлса, ўсимликларни сувда ҳам ўстириш мумкин. Шундай қилиб, улар ўсимликларни вегетацион усуслар билан (тупроқ, сув, қум) ўстириш мумкинлигини исботладилар ва минерал озиқланиш назариясини тасдиқладилар.

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

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 факат 19 тасининг ўсимликлар учун аҳамияти катталиги, уларни бошқа элементлар билан алмаштириб бўлмаслиги аниқланган. Булар углерод, водород, кислород, азот, фосфор, олтингугурт, 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 ўсимлика СО₂, O₂ ва H₂O ҳолида қабул қилинади.

Ўсимликлар сув ва барча минерал элементларни илдиз орқали тупроқдан қабул қиласидилар. Минерал моддалар тупроқ эритмасида, чириндида, органик ва анорганик бирикмалар таркибида ва тупроқ коллоидларига адсорбцияланган ҳолатда учрайди. Ионларнинг ўзлаштирилиши факат ўсимликларга боғлиқ бўлмай, балки шу ионнинг тупроқдаги концентрацияси, 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, ёвлар, 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, ўтсиммон ўсимликларда (фоиз ҳисобида):

Донларда – 3
Илдизида – 5

Поясида – 4
Баргларыда – 15.

Ёғочсимон ўсимликларда (фоиз хисобида):

Поясида – 3 Ёғочсимон кисмиди – 1

Тана пүстлөгидә – 7 Баргларида – 11

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

Кулнинг минерал тарқиби ҳам мураккаб ҳусусиятга эга (жадвал, фоиз):

| Ұсмандылар | K ₂ O | Na ₂ | CaO | MgO | Fe ₂ O | P ₂ O | SO | Si ₂ O | Cl |
|--------------------------|------------------|-----------------|-----|------|-------------------|------------------|-----|-------------------|-----|
| Маккакүхори: Доналары | 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 уң гурұхга бүлинади: 1) макроэлементлар; 2) микроэлементлар; 3) ультрамикроэлементлар.

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

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

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

Үсімліклар танасидаги ұрға бир минерал элемент маълум физиологик функцияни бажаради.

6.3. МИНЕРАЛ ЭЛЕМЕНТЛЯРНИНГ ФИЗИОЛОГИК АХАМИЯТИ

АЗОТ. Азот ўсимликлар ҳаёти учун энг кераклы элементдир. У ҳаётий мұхим бирикмалар – оқсиллар, ферментлар, нуклеин кислоталар ва башқа бир қатор бирикмалар таркибиға киради.

Азот ўсимликлар қуруқ оғирлигининг 1-3 фоизини ташкил этади. Табиатдаги асосий азот манбасы 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 ўзлаштиромайди. Чунки молекуляр азот ўта турғун бўлиб, уни фаол ҳолга ўтказиш учун жуда катта энергия сарфлаш керак.



56-чизма. Табиятда азот айланыш шакли.



тургун ҳолат



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

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

Анаэроб азотофиксаторларга (яъни кислородсиз шароитда яшовчи) спорали бактерия Клострдиум пастерианиум (*Clostridium pasteurianum*), 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 ажralиб чиқсан энергиядан фойдаланадилар. Ҳар бир грамм сарфланган глюкоза энергияси ҳисобига Азотобактерлар 15 мг.гача ва Клострдиум эса 2-3 мг азот тўплайди.

Бундан ташқари эркин яшовчи азотофиксаторларга айрим кўк-яшил сувўтлари (*Nostoc*, *Phormidium*) ҳам киради. 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 (*Bac. radicicola*) кўрсатиш мумкин. Уларнинг мавжудлиги 1866 йилда М.С.Воронин томонидан аниқланган эди. Бу бактериялар дуккакли ўсимликларнинг илдиз тўқималарига кириб ҳаёт кечиради ва натижада туганаклар ҳосил бўлади. Туганак бактериялар кўп миқдорда азот, жумладан, ерда кўп органик азотни ҳам тўплайди.

Масалан, яхши ривожланган йўнгичқа илдизларида туганак бактериялар бир йилда гектарига 300 кг гача азот тўплаши мумкин. Умуман, 200 турға яқин ўсимликларнинг илдизида маҳсус 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 жараёнилари натижасида ўзлаштириладиган ҳолатга ўтади.

Тупроқ таркибидаги азотнинг минерал формаси аммоний тузлари (NH_4Cl , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3 ва бошқалар) ва нитрат тузлари (NaNO_3 , KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ва бошқалар) ҳолида бўлади. Бу минерал тузлар ионланиш хусусиятига эга эканлиги учун ҳам осон ўзлаштирувчи азот манбасини ташкил этади. Чунки ўсимликлар азотни тупроқдан катион - NH_4^+ ёки анион - NO_3^- ҳолатида ўзлаштиради. Бундай эркин азот тупроқларда унча кўп эмас. Масалан, энг унумдор қора тупроқларнинг бир гектарида 200 кг/га яқин ўзлаштириладиган азот мавжуд. Подзол тупроқларда эса бу кўрсаткич 3-4 марта кам.

Нитрат аниони 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 (NO_3^-) тупроқдаги миқдори ўсимликларнинг ўзлаштириш тезлигига, микробиологик жараёnlарнинг жадаллигига ва ювилиш жараёnlарига боғлиқ.

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

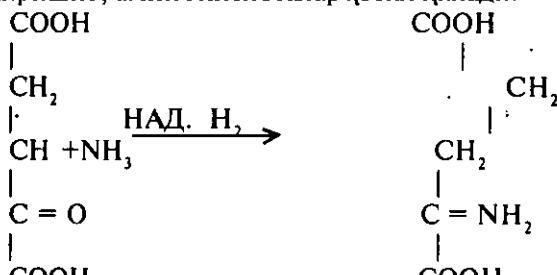


нитрат-
редуктаза нитрит-
редуктаза гидроксил-
амин редуктаза

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

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

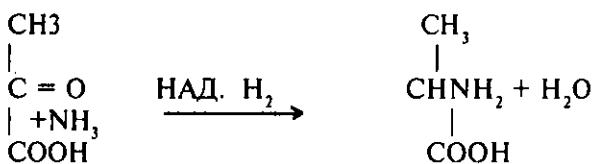
Умман, аммоний тузлари ҳолатида ўзлаштирилган ёки нитратлар-нинг қайтарилиши натижасида ҳосил бўлган амиак кетокислоталар билан реакцияга киришиб, аминокислоталар ҳосил қиласди:



кетоглутарат кислота

глютамат кислота

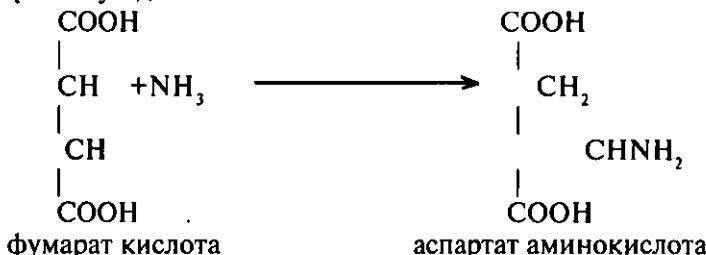
Пиуруум кислота билан аммиак ўзаро реакцияга киришиб, аланин аминокислота ҳосил бўлади:



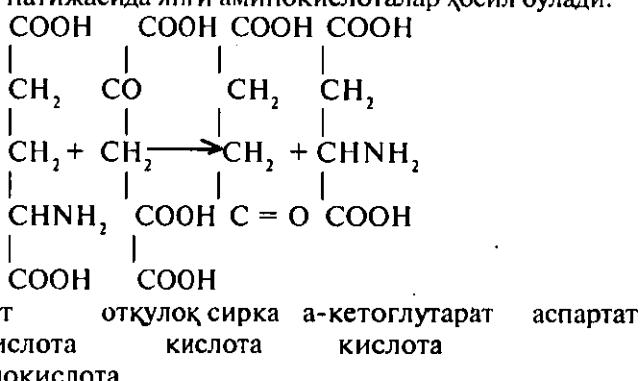
пироузум кислота

аланин аминокислота

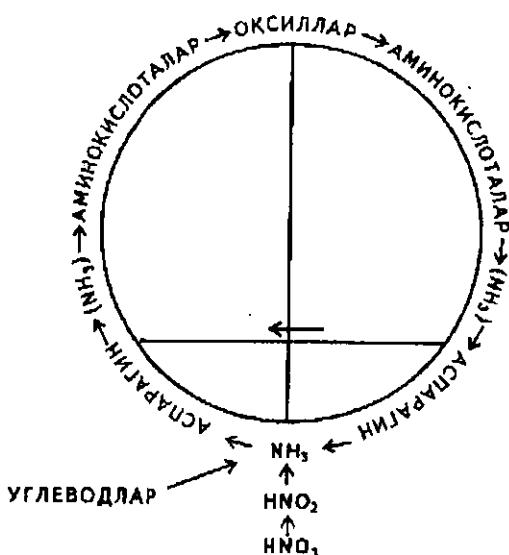
Фумарат кислота билан аммиакнинг бирикишидан аспартат аминокислота ҳосил бўлади:



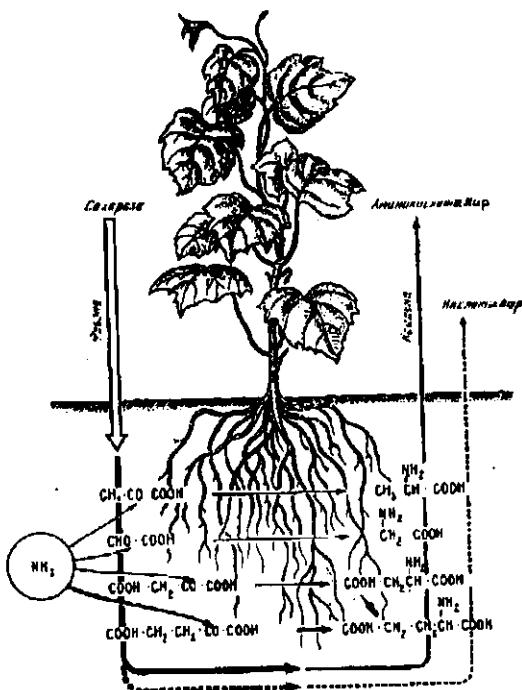
Шундай қилиб, тупроқдаги аммоний тузларидан ёки нитратларнинг қайтарилиши натижасида олинган аммиакнинг иштироқида фақат учта аминокислота: аспартат, аланин ва глутамат ҳосил бўлади. Ўсимликлардаги қолган аминокислоталар шу учта аминокислотадан қайта аминланиш натижасида ҳосил бўлади. Қайта аминланиш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



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



57-чизма. Ўсимликларда азотли моддаларнинг қайта ўзгариш шакли (Д.Н.Прянишников бўйича).



58-чизма. Илдизда азот бирикмаларининг ҳосилинг бўлиши шакли
(А.Л. Курсанов, 1976).

Ўсимликлар фақат аммоний тузлари солинган эритмада ўстирилганда NH_4^+ катиони илдизлардаёқ ўзлаштирилади ва амидларга айланади. Ҳосил бўлган амидлар илдиз шираси таркибида ўсимликларнинг ер усти қисмларига тарқалади. Дастрраб 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).

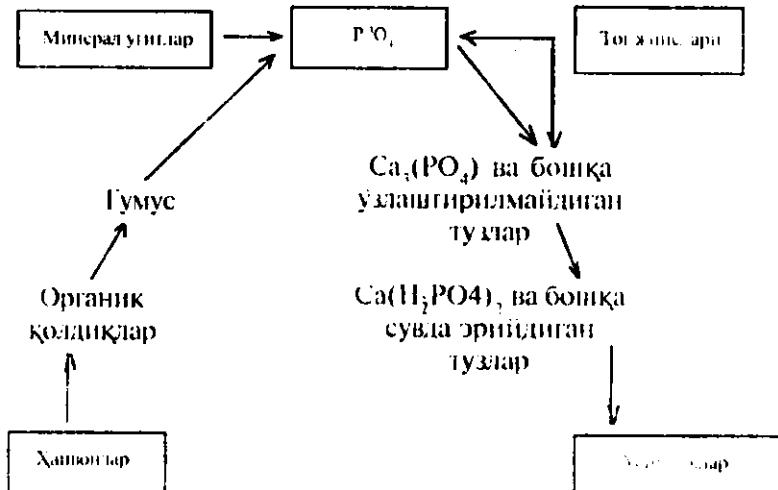
Демак, аммоний катиони гликолиз ва Кребс циклида ҳосил бўлган органик кислоталар билан илдизлардаёқ реакцияга киришади ва аминокислоталар ёки амидлар ҳолида ер усти қисмларига тарқалади. Ўсимликлар нитратлар билан озиқланганда эса қабул қилинган анион (NO_3^-) баргларда ўзлаштирилади. Бу жараёнда акцепторлик вазифасини фотосинтез ва ёруғликда нафас олишнинг бирламчи маҳсулотлари бажаради. Умуман, яшил ўсимликларда азот иштирокида ҳосил бўлган оқсили

ларнинг миқдори 80-95 фоиз, нуклеин кислоталар 10 фоиз, аминокислоталар ва амидлар 5 фоизни ташкил этади. Оқсилларнинг кўпі ферментлардан иборат бўлиб, ўсимликлардаги метаболитик жараён реакцияларининг тавсифини белгилайди. Оқсиллар захира ҳам тўпланади. Булардан ташқари азот фосфолипидлар, коэнзимлар, хлорофиллар, фитогормонлар ва бошқа бирикмаларнинг ҳам таркибиға киради. Шунинг учун азот бошқа минерал элементларга нисбатан бир неча баравар 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 кўшимча фосфор билан таъминланиши зарур.

Фосфорнинг табиатдаги асосий манбай тоғ жинслари таркибидағи апатитлар $[Ca_5(PO_4)_3]$ ва бошқалардир. Бу апатитлар суперфосфат заводларида қайта ишлаш натижасида ўзлаштириладиган фосфор ўғитларига айлантирилди. Ўсимликларга зарарли таъсир этувчи фтор ажратилиб олинади. Фосфорнинг сувда эрнїйдиган ва ўсимликлар ўзлаштиришини учун энг қулай



59-чарта. Табиатда фосфорнинг аниқланаси

бўлган 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 PO_4^{3-} аниони ҳолида қабул қиласиди. Улар айрим органик фосфор (шакарлар, фитин ва бошқалар) бирикмаларини ҳам ўзлаштириши мумкин. Натижада фосфорнинг доиравий алмашуви ҳосил бўлади (59-чиизма).

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 $^+$) каби бирикмалар, витаминлар ва бошқалар таркибига киради.

Фосфор, айниқса, хужайранинг энергетик асосини ташкил этишда жуда катта аҳамиятга эга. Эн эркин кимёвий энергия фосфор бирикмаларидаги макроэргик ($\text{C} - \text{O} \sim \text{P}$) боғлар ҳолида тирик хужайраларда тўпланади. 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), нуклеопротеиллар ва мембраннынг асосини ташкил этувчи липидларнинг таркибига кириши ҳам унинг жуда катта физиологик аҳамиятга эга эканлигини кўрсатади. Айниқса, коферментлар ва дегидрогеназа ферментлари (НАД, НАДФ, НАДФ H_2) таркибила ўсимликларнинг фотосинтези ва нафас олиш жараёнларида ишгироқи унинг ўсимликлар ҳаётига аҳамияти катта эканлигини билдиради.

Фосфатидлар протоглазманинг таркибида киради. Унинг тузилмавий шаклида иштирок этади ва ўтказувчаник хусусиятини белгилашда муҳим рол ўйнайди.

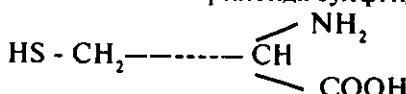
Ўсимликларда фосфорнинг асосий захира шакли фитиндир. Фитин шаклида фосфор айниқса, уруғларда кўп тўпланади. Масалан, чигитларда 2,5 фоиз фосфор бўлиши мумкин. Фитин захира модда бўлганлиги учун уруғларнинг униш жараёнида сарфланади (Валихонов, 1969). Фосфор моносахаридларнинг парчаланиш жараёнида фаол 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 алмаштиrolмайди. Ўсимликларга фосфор етмаганда тўқималардаги парчаланиш жараёнлари кучаяди. Синтез жараёнлари аксинча секинлашади ёки тўхтайди. Асосий белгилар ўсимликларнинг ташки кўринишида ҳам солир бўлади. яъни ўсиш ва ривожланиш секинлашади.

ОЛТИНГУГУРТ. Олтингугурт ўсимликлар таркибидаги асосий минерал элементлардан биридир. Кул таркибида 2-6 фоиз олтингугурт мавжуд. У тупроқларда органик бирикмалар шаклида учрайди. Сулфатлар яхши эрийди ва осон ювилиб кетади. Тупроқда анорганик фосфор асосан тузлар (CaSO_4 , MgSO_4 , Na_2SO_4 ва бошқалар) шаклида бўлиб, эритмада ионлар шаклида ёки тупроқ коллоидларига адсорбцияланган бўлади.

Олтингугурт ўсимликлар илдизи орқали, асосан - SO_4^{2-} аниони шаклида ўзлаштирилади. Олтингугуртнинг SO_4^{2-} ёки H_2S шаклари ўзлаштирилмайди ва ўсимликлар учун заҳарли саналади.

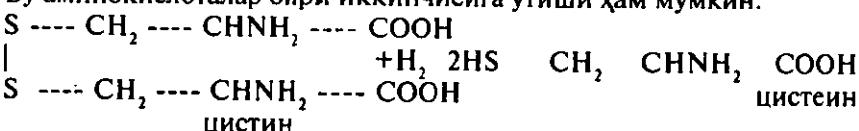
Олтингугурт ўсимликлардаги аминокислоталар таркибида сулфидрил (-SH-) ёки дисулфид (-S-S-) ҳолида учрайди. Масалан, цистеин аминокислота таркибида сулфидрил гуруҳи ҳолида бўлади:



Цистин аминокислота таркибида эса дисулфид гуруҳи ҳолида бўлади:



Бу аминокислоталар бири иккинчисига ўтиши ҳам мумкин:

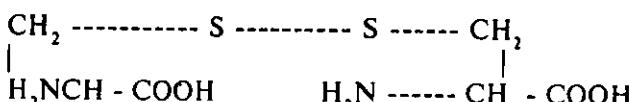


Аминокислоталарнинг бундай ўзгариши ҳужайраларнинг оксидланиш-қайтарилиш потенциалларига, протеолитик ферментлар фаолиятига таъсир этади.

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

Олтингугурт пиёз, саримсоқ ва бошқаларда бўладиган маҳсус ёғларнинг таркибига ҳам киради.

Дисулфид боғлар (-S-S-) оқсилларнинг тузилмавий асосида катта рол ўйнайди. Масалан, оқсил молекуласини ташкил қиласидан полипептид занжир таркибидаги цистеин аминокислотаси дисулфид боғлар туфайли полипептид занжирларнинг мъалум қисмида ёки улар орасида дисулфид кўприкчалар ҳосил қилиш хусусиятига эга:



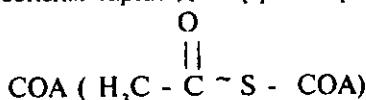
Бундай дисулфид боғлар кўп оқсиллар таркибida учрайди. Инсулин молекуласида 3 та, рибонуклеазада 4 та дисулфид боғ бор.

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

Сулфгидрил (-SH-) гуруҳ кўп ферментларнинг фаоллик даражасини ҳам тавсифлайди. Ферментларнинг фаол марказини ҳосил қилишда, албатта, полипептид занжирлардаги маълум аминокислоталар қолдиги иштирок этади. Бу аминокислоталар қолдиги ичida цистеиннинг сулфгидрил гуруҳи айниқса муҳим. Бу гуруҳ каталитик хусусиятга эга оқсиллар таркибига ҳам киради ва коферментларни бирлаштиришда катта рол ўйнайди. Каталитик фаол оқсилларга НАД, НАДН, ФАД ларнинг бирлашиши сулфгидрил гуруҳ орқали содир бўлади. Демак, ферментларнинг фаоллигини өширишда ҳам олтингугурт катта аҳамиятга эга.

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

Айниқса, ацетил коэнзим таркибда юқори энергияли боғ ҳосил қиласи.



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

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

КАЛИЙ. Калий ўсимликлар учун зарур металлар 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 ўзлаштирилладиган 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 тўпланди. Ҳужайрада калий ион шаклида бўлиб, органик моддалар таркибига кирмайди. Унинг қари органлардан ёш органларга силжиш (кўчиш) қобилияти кучли бўлиб, бунга реутилизация дейилади.

Ҳужайраларда умумий калийнинг 80 фоизга яқини вакуолаларда бўлади. У ҳужайра ширасининг асосий катион манбасини ташкил этади. Шунинг учун ҳам калий ўсимликлардан ювилиб чиқиши ҳам мумкин. Калийнинг 20 фоизи ҳужайра цитоплазмасида жойлашган ва асосан цитоплазманинг коллоид хусусиятларига кучли таъсир этади. Коллоидларнинг бўртиши учун имконият яратади ва ҳужайранинг тургор ҳолатини сақлаб туради. Ёруғликда калийнинг цитоплазма коллоидлари билан боғланиш кучи қоронгиликка нисбатан юқори бўлади. Шунинг учун ҳам кечалари калий илдиз тизими орқали ажратилиши 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 заарланади. Митохондрияларнинг ҳам мемброналар тузилмаси жароҳатланади.

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

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

Ҳозирги вақтда 60 га яқин фермент калий иштирокида фаоллашиши аниқланган.

Калий таъсирида кўп органик моддаларнинг тўпланиши фаоллашади. Буни крахмалнинг картошкага туганакларида, сахарозанинг шакар лавлагида, моносахаридларнинг мева-сабзавотларда, целлюлоза-гемицеллюлозаларнинг ҳужайра пўстида тўпланишида ва бошқаларда кўриш мумкин.

Калийнинг физик ва кимёвий хусусиятларига ўхшаш хоссаларга эга бўлган айрим бир валентли катионлар ҳужайрада 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 ҳужайрада аммоний катионининг тўпланиши унга заҳарли таъсир этиши мумкин. Натрий катионнинг тўпланиши ҳам хлоропластлар тузилмасига ва модда алмашинув жараёнинга заарли таъсир этади.

Агар калий етмай қолса, тўқималарда натрий, магний, калций, эркин аммиак ва минерал фосфатлар тўпланиши мумкин. Айниқса, аммиакнинг ортиқча тўпланиши ўсимлик тўқималари заҳарланишига олиб келади. Ўсимликларнинг ташки қўринишида ҳам ўзгаришлар бўлади. Барглар сарғайиб, қурий бошлайди. Энг юқоридаги ўсуви куртаклар ўсишдан тўхтайди ва нобуд бўлади. Умуман, калий етишмаслигини акс эттирувчи белгилар ўсишнинг сусайиши, эски баргларда томирлар оралиғида хлороз содир бўлиши, баргларнинг қизгиш-бинафшя рангга кириши ва бошқалардан иборат.

КАЛЦИЙ. Калций ўсимликларга зарур бўлган минерал элементлардан биридир. Унинг миқдори ўсимликларда ҳар хил бўлади. Дараҳтларнинг пўстлогида ва қари баргларда калций энг кўп бўлади. Ўртача бир грамм куруқ 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 моҳи); 3) нейтрал турлар – калцийга бефарқ турлар. Калций маданий ўсимликлардан дуккаклилар, кунгабоқар, картошка, карам, каноп ва бошқаларда кўп, галласимониларда, 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. Ҳужайралар қариганда калций цитоплазмадан вакуолага ўтади ва органик кислоталарнинг эримайдиган тузлари ҳолатида тўпланади. Калций ўсимликларнинг иллиз тизимиға нисбатан ер устки қисмларida кўпроқ тўпланади.

Ҳужайрада калций кўпроқ пектин моддаси билан бирлашиб жойлашди ва пўстнинг мустаҳкамлигини таъминлайди. Ҳужайранинг бошқа органоидларида хлоропластларда, митохондрияларда ва ядрода ҳам калций бўлади. Калцийнинг миқдори тупроқ турига қараб ўзгаради. Нордон реакцияга эга подзол тупроқларда кам ва нейтрал реакцияли тупроқлар да кўп бўлади. Ўрта Осиё тупроқларида калций кўп бўлганлиги учун ҳам у маҳсус 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 қултурасида) ўтказилган тажрибалар калций ёш ўсимликларга ва ёш органларга кўпроқ кераклигини кўрсатди. У етмаганда илдизлар ҳам заарлана бошлайди. Чунки калций организмдаги модда алмашинув жараёнининг турли хил функцияларини бажаради. Айниқса, калций ионининг цитоплазмадаги миқдори муҳим аҳамиятга эга. У мицеллаларнинг коллоид хусусиятларига таъсири. Бу (икки валентли катион) ўзининг протоплазмага таъсири билан кўп

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

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

Кейинги йилларда жуда катта ақамиятта эң бүлгап таркибиде калций сақловчи оқсил – калмодулин борлиги аниқланды. Бу оқсил таркибини 148 аминокислота қолдиги ташкил этади ва түрттә калций иони билан боғланган. Калмодулин оқсил бир нечта ферментларнинг фаоллигини бошқаришда иштирок этади. Бу оқсилларнинг иштирокида калцийнинг ҳужайра ичидаги миқдори бошқарилади. Калмодулин ҳужайра мембраннылари билан боғланади. Бу боғланишлар калций иштирокида анча мустаҳкам бўлади. Натижада мембранныларнинг ўтказувчанлик қобилияти барқарорлашади. Агар калций етишмаса, мембраннынг барқарорлиги бузилади, ўтказувчанлиги ошиб кетади ва мембраннынг транспорт жараёни ўзгарамади. 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 заарланади. Лекин кўпчилик тўқималарда калций кўп бўлганлиги учун ҳам бундай белгилар кам учрайди. Бундай ҳолатни асосан фақат физиологик нордон ёки шўрланган турокларда кузатиш мумкин.

НАТРИЙ. Натрий ҳам ўсимликлар танасида, айниқса, шүр тупроқларда яшовчи галофитлар таркибида күп бўлади. Чунки бундай тупроқлар натрийга бой. Маданий ўсимликлардан шакар лавлагининг натрийга анча алоқаси борлиги аниқланган. Шакар лавлаги ўстирилган ерларга бироз NaCl солинганда ҳосилдорлик ошгани ва шакарнинг миқдори 0,5-1 фоизгача кўпайгани кузатилган. 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 на-
трий жуда кўп, калий эса оз бўлади, лекин шунга қарамай, денгиз
сувўтлари таркибида натрийдан кўра калий кўпроқ. Бу ўсимликлар-
нинг 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
аниқданган. Кейинги йиллардаги изланишлар натижасининг кўрсати-
шича, хлор ҳам ўсимликлар учун зарур элемент ҳисобланади. У кар-
боксилаза ферментининг таркибига киради. Бошқа ионларнинг, ай-
ниқса, фосфор анионининг ўсимликларга қабул қилинишини тез-
лаштиради. Тупроқдаги хлорли тузлар физиологик нордон тузлар қато-
рига киради. Шунинг учун ҳам улар фосфатидлардан фосфор аниони-
ни ўзлаштиришни тезлаштиради ва ҳужайра ширасининг осмотик по-
тенциалини ҳосил қилишда иштирок этади.

Хлор ҳужайралардаги оксидатив фосфорланиш ва ёруғликда фос-
форланиш жараёнларини фаолластириш йўли билан ўсимликларнинг
энергия алмашинуви жараёнида ҳам иштирок этади. Ўсимлик илдизла-
рининг кислородни ютиши ва фотосинтез жараёнида кислород ажралиб
чиқиши ҳам хлор иштирокида фаоллашади. Умуман, ўсимликлар меъёрида
ӯсиши ва ривожланиши учун бироз бўлса ҳам хлор зарур.

КРЕМНИЙ. Турли ўсимликлarda кремний турли миқдорда учрагани
учун В.И.Вернадский уларни уч гурухга бўлади : 1) кремнеорганизмлар -
бу ўсимликлар таркибида кремний 10 фоиздан кўпроқ бўлади (диатом сув
ўтлари ва соликофлагелаталар); 2) таркибида 1-2 фоиздан кўпроқ кремний
сақловчилар (қирқбўгимлар, моҳлар, папоротниксимоилар); 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 амино-
кислоталар, оқсиллар, хлорофиллар синтезини кучайтиради.

Қишлоқ ҳўялиларни ўсимликлари (буғдоӣ, арпа, сули, шоли ва бош-
қалар) ва дарахтсимонлар тупроқдан кремнийни фаол ўзлаштиради.
Ўсимликлар танасида анорганик кремнийни органикка айлантирувчи
маҳсус фермент – силиказалар топилган. Лекин ҳозиргacha кремнийнинг
организмдаги роли тўла ўрганилмаган.

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

бўлиши мумкин. Қисқа кунли ўсимликларнинг (маккажўхори, тариқ, каноп, картошка, лавлаги, тамаки ва бошқалар) бир килограмм ҳўл баргига 300-800 мг магний бўлиши мумкин. Шундан 30-80 мг хлорофилл таркибига киради. Магний уруғларда ва ўсимликнинг ёш органларида кўпроқ учрайди.

Тупроқда магний карбонатлар шаклида, силикатлар, сулфатлар, хлоридлар таркибида, подзол тупроқларда кам ва бўз тупроқларда кўпроқ бўлади. Сувда эрийдиган ва ўзлаштириладиган магний 3-10 фоиз бўлиши мумкин. Агар тупроқда магнийнинг миқдори ҳар 100 г тупроқда 2 мг дан кам бўлса, магнийнинг етишмаслик белгилари кўрина бошлайди. Магнийни ўсимликлар (Mg^+) катиони ҳолатида ўзлаштиради.

Хужайрада магний металлоорганик бирикмалар таркибига киради. Умумий магнийнинг тахминан 10-12 фоизи хлорофилл таркибига киради. Магнийнинг бу функциясини биронта бошқа элемент алмаштиrolмайди.

Магний хужайранинг модда алмашинув жараёнида фаол иштирок этади. Бир қанча ферментларнинг (РФД - карбоксилаза) фаоллигини кучайтиради. Фотосинтез жараёнида электронлар ҳаракатини тезлаштиради ва НАДФ⁺ қайтарилиши учун керакли бўлиб ҳисобланади. Магний фосфат гурухларини 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 олтига 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, витаминлардан 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 алмашинув 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 қобигида темир миқдори анча кўп. Сув билан тўйинган, аэрация ёмон тупроқларда темир тупроқ коллоидлари билан мустаҳкам бириккан тузлар (сулфидлар, карбонатлар, фосфатлар) ҳосил қиласди. У органик моддалар билан ҳам бирикмалар ҳосил қиласди. Ўсимликлар темирни ионлар (Fe_2^+ , Fe_3^+) шаклида ўзлаштиради. Нордон тупроқларда ўзлаш

тирилиши кучли боради. Ўсимликлар баргиде оксидлар ҳолатида тўплашиб хусусиятига эга. Шунинг учун ҳам барглар тўкилганда (айниқса, хазонрезлик пайтида) тупроқ темир билан бойийди.

Дастлаб Кноп тажрибаларида ёк 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 киради ва шунинг учун фотосинтез, нафас олиш жараёнларида катта аҳамиятга эга. Азот алмашинувига ҳам таъсир кўрсатади. Темирнинг ўзлаштирилиши қийин шароитда (айниқса, оҳакли тупроқларда) хлороз пайдо бўлади. Бунда ўсимликлар баргининг томирлари яшиллигича қолиб, пластинкаси рангизланади, 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 оҳаги 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 металлардан 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 фаоллика 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 суюлтирилган кислотада эримайдиган тузлар, органик ёки анорганик бирикмаларни мисол қилиш мумкин. Уларнинг тупроқда кўп ёки оз бўлиши тупроқнинг кимёвий таркибига боғлик.

Микроэлементларнинг ўзлаштириладиган шакли сувда осон эрийдиган тузлар бўлиб, улар асосий манбани ташкил этади ва қишлоқ хўжалик ўсимликларидан юқори ҳосил олиш шароитини яратади. Чунки микроэлементлар ўсимликтаги оксидланиш-қайтарилиш, фотосинтез, азот ва углевод алмасиниш жараёнларида фаол иштирок этади. Улар ферментларнинг фаол марказига киради, ўсимликларнинг касалликларга ва ташки 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-бираидан фақат миқдор жиҳатидан фарқ қилиши аниқланди.

МАРГАНЕЦ. Дастрлаб Берtran 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 ўсимликтаги 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 ажralиб чиқиши, CO_2 нинг қайтарилишида муҳим рол ўйнайди. Бу микроэлемент ўсимликларда шакарларнинг синтез қилиниши, унинг барглардан бошقا 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. Гидрооксиламинредуктаза 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 етмагандан барг томирлари

Ўртасида сариқ дөглар ва хлороз ҳосил бўлади, фалласимонлар, картошка, лавлаги ва бошқалар тез заараланали.

Марганецнинг ўғит сифатида кўп ишлатиладиган тузи $MnSO_4$ дир. Украина шароитида бир гектар ерга 10-15 кг марганец сулфат тузи солингандан 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 Озарбайжонда 15 фоизга кўпайган.

Мис. Мис ўсимликларнинг ривожланиши учун зарур микроэлементлардан биридир. Унинг зарурлиги озиқавий 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 сулфилъяр, сулфатлар, карбонатлар шаклида, тупроқнинг органик моддалари билан боғлиқ ҳолда учрайди. Мухитнинг ишқорийлиги қанча юқори бўлса, ўсимликларга шунча кам ўтади. Ўсимликлар мисни тупроқдан катион (Cu^+) шаклида ўзлаштиради. Ўсимликтининг ёш ўсуви қисмларида ва уруғларида кўп бўлади. Масалан, гўза органларида: баргларида мис 2,5 мг/кг, поясида 1,0 мг/кг, чаногида 4,8 мг/кг, чигитида 4,2 мг/кг ва толасида 0,2 мг/кг.

Ўсимлик баргларидаги умумий миснинг 70 фоизи хлоропластларда ва ярми гластоцианин ферменти таркибида учрайди. Пластоцианин ферменти фотосинтез жараёнида электронларни ташиб вазифасини бажаради. Мис бир қатор мухим ферментлар (аскарботоксилаза, полифенолоксилаза, ортодифенилоксилаза ва триозиназалар) таркибига киради. Бу микроэлемент азот алмашинувида ҳам иштирок этади. Нигратредуктаза ферментининг таркибида ҳам бор. Хлорофиллнини синтези жараёнида мис ҳам фаол иштирок этиши аниқланган. Мис витаминларни фаоллаштиради, углевод ва оқсиллар алмашинувини кучайтиради.

Кейинги йиллардаги изланишлар ўсимликларнинг куртоқчиликка, совуққа ва иссиққа чидамлилигини оширишида ҳам миснинг аҳамияти борлигини кўрсатди.

Мис етишмаслигидан ўсимликларнинг ўсиши, гуллаши тўхтайди. Баргларда хлороз бошланади. Фалласимонларда бошоқлар ривожланмай қолади. Мевали даражаларнинг учлари қурийди. Мис ўғитлари, айниқса, ботқоқ тупроқларда яхши натижা беради. Чунки бундай тупроқларда унинг миқдори жуда оз. Ўғитлар сифатида мис сулфат 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 фалласимонларда озроқ (0,2-2,0 мг/кг) тўпланади. Ўсимликларнинг ёш қисмларида ва баргларда кўп тўпланади.

Молибден молекуляр азотнинг фиксациясини таъминловчи микроорганизмлар учун жуда зарур. Дуккакли ўсимликлар илдизидаги бактероидлардаги нитрогеназа ферментининг фаол марказига мис кирави ва бу ферментнинг фаолигини кучайтиради. Нитратларнинг ўзлаштирилиши тизимида иштирок этувчи нитратредуктаза ферментининг ҳам таркибига киради. Агар тупроқда молибденнинг миқдори жуда кам бўлса, тўқималарда нитратлар тўпланиб қолади, дуккакли ўсимликларнинг илдизида туганак бактериялар ривожланмайди. Ўсимликларнинг ўсиши издан чиқади, пояси ва барг пластинкалари деформацияланади.

Молибден ўсимлик хужайраларида аминланиш ва қайта аминланиш реакцияларида иштирок этадиган ферментлар (ксантиноксидазалар, фосфатазалар) учун ҳам зарур ҳисобланади. Аскорбин кислотанинг ҳосил бўлишида иштирок этади.

Умуман, дуккакли ўсимликларга молибден кўпроқ керак. Молибденнинг ошиқчаси ҳам заарлидир. Масалан, ем-хашаклар таркибида молибденнинг миқдори 20 мг/кг дан кўп бўлса, ҳайвонларга заарли таъсир этади.

КОБАЛТ. Кобалт тупроқда силикат ва бошқа тузлар таркибида учрайди. Хлорли сульфат ва азот тузларини ўсимликлар яхши ўзлаштирали. Бўз тупроқларда кобалт жуда оз, умумий миқдори 5 мг/кг бўлиб, ўзлаштирадиган қисми 0,6-1,0 мг/кг атрофида.

Ўсимликларда ўргача 0,00002 фоиз ёки 0,02 мг/кг қуруқ массага тенг. Бу элемент кўпроқ дуккакли ўсимликларга зарур бўлиб, туганак бактерияларни кўпайтиришни таъминлайди. В₁₂ витамини таркибида кобалт кўп учрайди. Бу витаминни фақат бактероидлар синтез қиласи. У молекуляр азотнинг фиксациясида иштирок этади. Кобалт азот ўзлаштиришга, хлорофилнинг 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, оксидилар ва силикатлар таркибида бўлади. Ўсимликларга катион (Zn^{+}) шаклида ўтади.

Рух дуккакли ва галласимонларнинг ер усти қисмларида 15-60 мг/кг қуруқ масса ҳисобида бўлади. Ўсимликларни ёш органларида кўпроқ тўпланди.

Рух ўсимликларнинг модда алмашинувида фаол иштирок этади. Гликолиз жараёнида иштирок этувчи ферментлар (гексокиназалар, снолазалар, триозофосфатдегидрогеназалар, алдолазалар) учун зарур ҳисобланади.

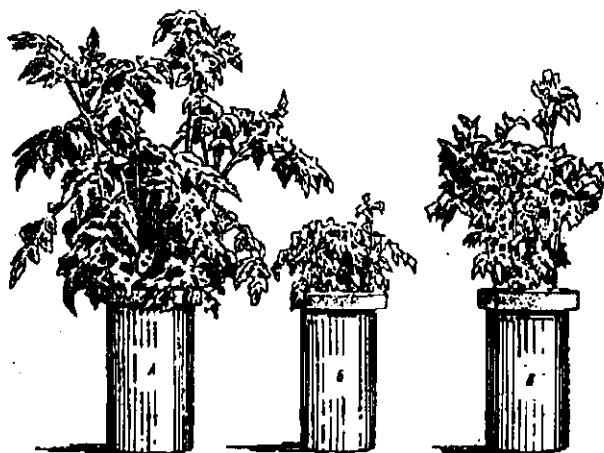
Рух карбонгидраза ферментини фаоллантиради, натижада бу фермент $H_2CO_3 + H_2O$ реакциясида иштирок этади ва CO_2 нинг фотосинтез жараёнида фойдаланилишига ёрдамлашади. Триптофан аминокислотанинг ҳосил бўлишида иштирок этади ва шу орқали оқсилиларнинг ва фитогормон — индолил сирка кислотанинг синтезида ҳам иш-

тирок этади. Ўсимликларни рух билан озиқлантириш ауксинларнинг тўки-маларда кўпайишига ва ўсишнинг фаоллашишига олиб келади (60- чизма).

Рух етмаганда ўсимликларда, айниқса, фосфор алмашинув жараёни заарланади. Ўсимликлар ўсишдан тўхтайди, баргларда хлороз бошланади, ҳосил туғиш 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 эритмә тайёрлаб) ўсимликларга пуркаш тавсия этилади.

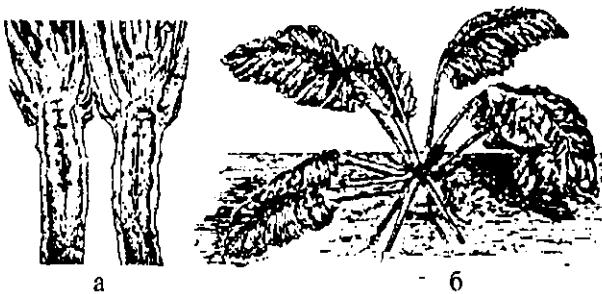
БОР. Бор жуда кўп ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиши учун зарур элемент ҳисобланади. Айниқса, зигир, рангли қарам ва қанд лавлаги ўсимликлари бор бўлмаган озуқали эритмада тез заарланади ва қуриб қолади (61-чизма). Умуман, икки паллали ўсимликлар борни бир паллалиларга нисбатан кўпроқ талаф этади.

Ўзбекистондаги бўз тупроқларда умумий миқдори 31-35 кг/мг атрофика бўлиб, ўзлаштириладиган қисми 0,3-1,2 мг/кг.га тенг.



60-чизма. Помидорларнинг ўсишига рух микроэлементининг таъсiri: A—рух билан тўла таъминланган; B—рух берилмаган; В—гуллашнинг бошланишида рух берилган.

Ўсимликларда ўртача 0,0001 ёки 0,1 мг/кг куруқ 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 микрозлементининг физиологик аҳамияти.

Бор етишмаслиги натижасида: а—рангли қарам поясининг заарланиши; б—лавлагидаги ўзак чириш касаллигининг бошланиши.

Профессор М.Я.Школьникнинг кўрсатишича, бор элементи ферментлар таркибига кирмайди. Унинг таъсири таснифий хусусиятга эга. У феноллар алмашинуvida иштирок этади. Икки палладилар тўқималарида бор стмаган тақдирда феноллар ва ауксинлар кўп тўпланиши аниқланган. Бу эса нуклеин кислоталари ва оқсилларнинг синтезини издан чиқаради. Феноллар жуда кўп тўплангандаги 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_3BO_3) ишлатиш мумкин. Унинг таркибида 17 фоиз бор бўлади. Борли чиқиндилардан фойдаланиш ҳам яхши натижада беради.

6.5. МИНЕРАЛ ЭЛЕМЕНТЛАРНИНГ ЮТИЛИШ МЕХАНИЗМИ

Фанда анча вақт ўсимлик илдизларига тупроқдан минерал моддаларнинг кириши транспирацияга тўғридан-тўғри боғлиқ, яъни транспирация қути таъсирида сувнинг ўсимлик илдизларига ва сўнгра тана орқали баргларга қараб ҳаракат қилиш жараёнида жуда суюқ тупроқ эритмаси ҳам деярлӣ ўзгармасдан ўсимлик илдизларига 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 илдизларига минерал тузлар узлуксиз сўриладиган сув билан пассив равишда киради, дейилган тушунчанинг асоссиз эканлиги аниқланди. Лекин бундан минерал тузларнинг ўзлаштирилишида транспирация оқими ҳеч қандай аҳамиятга эга эмас, деган маъно чиқмайди. Чунки илдиз хужайралари орқали трахея ва найларга ўтган минерал моддалар қислема шираси ҳолатида ўсимликнинг бошқа органларига транспирация қути орқали тақсимланади.

Илдизларнинг асосий сўрувчи қисмини ташкил этган тукчалар тупроқдан сув ва минерал элементларни ютади. Бу иккала жараён бир бирiga bogliq bўlsa 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 транспорти;
- 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 яънчланади. Ксилема найларидаги шира эса ўсимликнинг бошқа қисмларига транспирация кучи ҳамда илдиз босими ҳисобига қўгарилади ва тақсимланади.

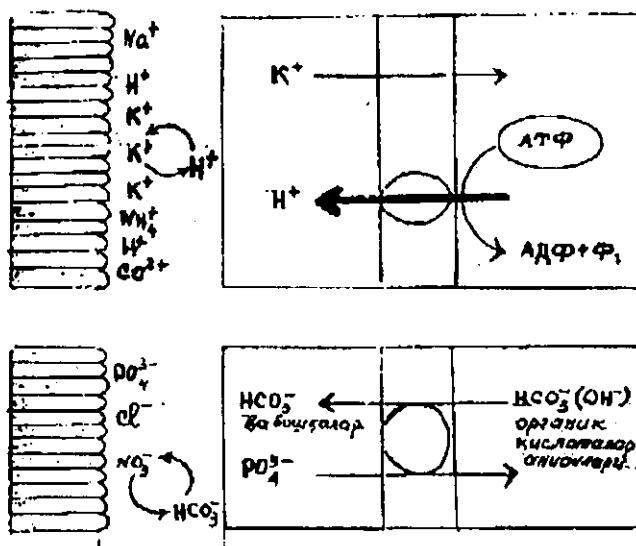
Ўсимликларнинг тўқималарида тўплантган озиқа моддаларнинг миқдори улар ўсиб турган шароитдаги миқдорига (яъни тупроқдаги) нисбатан бир неча баравар кўп. Бу ўсимликлар ҳужайрасида зарур элементларни ташлаб ютиш ва уларни тўйлай оладиган маҳсус механизмлар мавжудлигидан далолат беради.

Минерал элементларнинг ҳужайрага ютилиши даставвал, ҳужайра пўстидан бошланади ва сўнгра мембранада давом этади. Ҳужайра пўсти асосан целлюлоза, гемицеллюлоза ва пектин моддадан иборат. Пектин моддаси ўз гаркибида карбоксил турӯхларни саклайди ва катион алмашинув хусусиятига эга бўлади. Бу эса мусбат зарядланган моддаларни тўпланиш шароитини яратади. Натижада ионлар тупроқ эритмасидан ҳужайра пўстига диффузияланади. Диффузияланиш жараёни пўстдаги эркин бўшлиқлар тўлиб, ионлар концентрацияси ташқи эритманини концентрациясига тенглашгунча давом этади. Ҳужайра пўстидаги эркин бўшлиқлар ўртача 5-10 ҳажмга эга бўлиб, пўстдаги молекулаларро, плазмолемма ҳамда пўст ўртасидаги бўшлиқлар йигиндисидан иборат. Эркин бўшлиқларнинг минерал ионлар билан тўлиши оддий диффузияга асосланган. Унинг концентрацияси ташқи эритма концентрациясига бўғлиқ. Тупроқ эритмасининг концентрацияси ўзгариши эркин бўшлиқдаги элементлар миқдорига ҳам таъсир этади. Масалан, илдизлар тоза сувга солинса, эркин бўшлиқдаги ионлар сувга қайтиб чиқади. Ионларнинг пўстдаги 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 қиласиди ва у моддаларнинг адсорбцияланишида муҳим аҳамиятга эга бўлади. Илдиз тукчалари, одатда тупроқ заррачаларига маҳкам ёпишади ва шу

туфайли ўсимлик илдизларида алмашиниш реакциялари анча енгил бўлади. Цитоплазмага ўтган ионлар метаболизм жараёнида иштирок этади.

Охирги Йилларда биологик мембраналарда транспорт механизми ҳар томонлама ўрганилди ва ҳар хил омиллар асосида турлича бўлиши аниқланди (63-чизма):

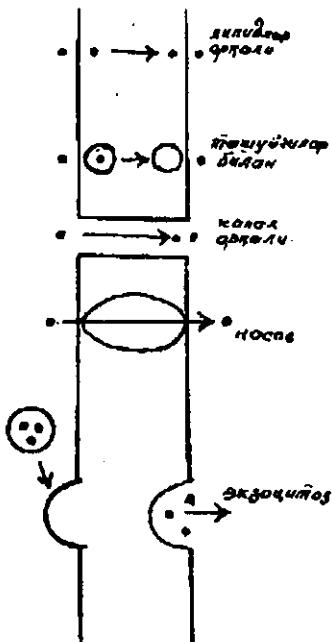
1. Агар моддалар липидларда эрувчан бўлса, у ҳолда улар мембрананинг липид фазасида оддий диффузияланади.
2. Липофил ташувчилар ёрдамида гидрофил моддаларнинг диффузияси.
3. Ион каналлари орқали оддий диффузия.
4. Моддаларни фаол ташувчилар (насослар) ёрдамида ўтказниш.



62-чизма. Тупроқ зарралари ва илдиз ҳужайралари ўртасида ионларнинг алмашинуя шакли (В.В.Полевој, 1989).

5. Моддаларни экзоцитоз ва эндоцитоз йўллари билан ўтказиш. Моддаларнинг мембраналар орқали буидай ҳаракатлари фаол ва суст хусусиятга эга бўлади (64-чизма).

Моддаларнинг (ёки ионларнинг) градиентга асосан оддий диффузияланиш йўли билан ёки ташувчилик вазифасини бажарувчи маҳсус оқсиллар иштирокида ўтишига суст транспорт (ташиш) дейилади. У ташки шароитда ионларнинг концентрацияси ҳужайрадаги миқдордан кўп бўлганда содир бўлади. Фаол транспорт моддаларнинг мембрана орқали ташилиши градиентга қараша-қарши содир бўлади. Яъни ҳужайрадаги моддаларнинг концентрацияси ташки шароитдагига нисбатан бир неча баравар кўп бўлганда

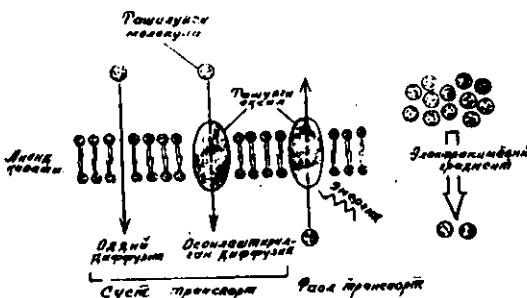


63-чизма. Мембранада ионларнинг транспорти хиллари.

ҳам ионларнинг мембрана орқали ташилиши давом этади. Бу жараён энергия (АТФ) сарфланиши билан боғлиқ. Фаол транспортга : H^+ - АТФаза, Na^+ ва K^+ - АТФаза, Ca^+ - АТФаза, анион АТФаза ион насослари мисол бўлади.

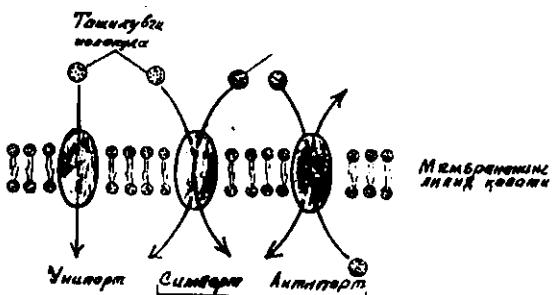
Ташувчилик вазифасини баъжарувчи оқсилилар мембранадан битта эриган мoddани ўтказса бунга унипорт дейилади. Биринчи эриган мoddанинг ўтказилиши иккинчи мoddанинг ўтказилишига ҳам боғлиқ бўлиши, яни уларнинг иккаласи ҳам бир томонга (симпорт) ёки қарама-қарши томонга (антиторт) ўтказилиши мумкин (65-чизма). Минерал элементларнинг радиал транспорти икки йўл билан содир бўлади: апопласт; симпласт.

Апопласт ҳаракат. Ҳужайранинг пўстига диффузия ва алмашинув адсорбцияси билан тўпланган ионлар эритманинг



64-чизма. Ҳужайранинг мембрана қаватида содир бўладиган суст ва фаол транспортлар.

градиенти асосида ҳаракат қиласи ва бу ҳаракат сув ёрдамида тезлашади. Пўстдан-пўстга адсорбцияланиш йўли билан ионларнинг сўрилиши



65-чизма. Ташуучи оқсиллар фасилиятининг шакли.

илдизнинг то ички эндодерма қаватигача давом этади ва цитоплазмага ўтиб, симпласт йўли билан ҳаракат қиласи. Чунки эндодермадаги Каспари белбоғи деб аталувчи суберин моддаси бўлган қалин пўст озуқа моддаларини ўтказмайди. Бу йўл қисқа бўлса ҳам илдизларнинг ташки мұхит билан алоқа сатхини кўп марта оширади.

Симпласт ҳаракат минерал моддалар транспортининг асосий йўли-дир. Яъни цитоплазмага ўтган моддалар цитоплазманиң ҳаракати ва цитоплазматик тўр каналлари орқали ҳужайрадан-ҳужайрага 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 таъсиrlари мавжудлиги аниқланган. Масалан, натрий ва калий (Na^+ , K^+) катионлари цитоплазманиң кучлироқ гидротаизацияга учрашига ва шу туфайли унинг заррачаларининг фаоллашувига ҳамда қовуш-қоқлиги камайишига сабаб бўлади. Бу цитоплазманиң кўпроқ сув билан таъминланишига олиб келади. Калий эритмасида цитоплазма тезликда қавариқ плазмолизга ўтади. Калций катиони (Ca^{++}) эса цитоплазманиң қовуш-қоқлигини оширади. Калций иони таъсирида ҳосил бўлган плазмолиз узоқ вақтгача қиррали шаклда (қалпоқчали) бўлади.

Бир ва икки валентли катионларнинг бундай ҳар хил ва ҳатто қарама-қарши физиологик таъсири антагонизм дейнлади.

Металларнинг тоза тузлари (бошқа тузлар аралашмаси бўлмаганда) ўсимликларга заҳарли таъсир этади. Фақат бошқа тузларнинг аралашмасигина озиқа сифатида ишлатилиши мумкин. XIX асрнинг охирларида ёк яхши тозаланган NaCl тузининг заҳарли таъсир этиши аниқланган эди. Бу эритмага озроқ қалций ва магний тузлари аралаштирилганда эса дарҳол натрийнинг заҳарли таъсири йўқолади.

Валентликлари ҳар хил ионлар ўргасидаги 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 оптималь комбинациялар тенглаштирилган эритма дейилади.

Бундай тенглаштирилган физиологик эритмалар ўсимликларга заҳарли таъсир этмайди, аксинча ўсиш ва ривожланишини оптимумгача кучайтиради. Денгиз сувўтлари учун денгиз суви ана шундай тенглаштирилган муҳит ҳисобланади, чунки бу сув ўзидағи 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 ТАБИЙ ТУПРОҚДАН ОЗИҚЛANIШI

Ўсимликларнинг табиий тупроқда минерал моддалар билан озиқланиши сунъий шароитга нисбатан анча мураккаб. Чунки ўсимлик табиий тупроқда турли элементлар бир-бирига яқиндан таъсир қиласидиган шароитга дуч келади. Тупроқдаги минерал тузларнинг жуда оз қисмигина сувда эриб, ўсимлик ўзлаштирадиган тупроқ эритмасини ҳосил қиласиди. Жуда кўп тузлар эса тупроқнинг коллоидларига адсорбцияланган бўлади. Маялум 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 ўрганганди 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 қисмida эриган моддалар концентрациясининг ортишига олиб келади, яъни адсорбция жараёни содир бўлади.

Тупроқ заррачалари юзасида бундай қуюқлашган концентрациянинг юзага келишига асосан тупроқ намлигига эриган электролитлар сабаб бўлади. Лекин баъзи моддаларнинг ионлари тортилмайди, аксинча, тупроқ заррачалари томонидан итарилади. Бунга айрим анионларни (Cl^- , NO_3^-) мисол қилиш мумкин. Уларни тупроқ заррачалари ўзлаштиромайди.

Физик-кимёвий ўзлаштириш қобилияти. Ўсимликларнинг минерал озиқланиши учун катта аҳамиятга эга. Бунда элементларнинг бир қисми тупроқ заррачаларининг юзасига адсорбцияланган ва қолган қисми тупроқ эритмасининг таркибида 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 эримайдиган бирикмаларга айланади. Бундай бирикмаларни ўсимликлар ўзлаштиромайди. Масалан, тупроққа калцийга бой бўлган фосфорли тузлар солинганда сувда эримайдиган калций фосфат $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ҳосил бўлади.

Биологик ўзлаштириш қобилияти. Бунда тупроқда яшовчи микроорганизмлар (бактериялар, замбуруглар 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, айниқса, 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 озиқланиш жараёнида тупроқ реакцияси ҳам катта аҳамиятга эга. Тупроқ эритмаси таркибидаги кислота ва асослар миқдори эритма реакциясини ҳосил қиласди. Тупроқ эритмасининг реакцияси H^+ ва OH^- ионларининг нисбатига асосан аниқланади. Тупроқ реакцияси pH билан, яъни эритмадаги водород ионлари концентрациясининг манфий логарифмини ўзида намоён қилувчи водород кўрсаткичи билан ифодаланади. Тупроқ реакцияси асосан уч гурухни ўз ичига олади: 1) нордон реакция - pH 7 дан кам; 2) нейтрал реакция - pH7; 3) ишқорий реакция - pH7,5 ва ундан ортиқ. Табиий шароитда бу реакциялар иқлим, она жинслар, тупроқнинг минерал ва органик таркиби, жойнинг рельефи ва бошқалар таъсирида шаклланади. Масалан, оҳак етишмаса тупроқ нордон реакцияга эга бўлади (ботқоқликларда pH 3-4 га, подзол тупроқларда 5-6 ва ҳоказо).

Таркибida $CaCO_3$, кўп тупроқлар асосан ишқорли реакцияга эга. Нордон тупроқларда, одатда, ўсимликлар озиқланиши учун қулай моддалар – азот, фосфор, калий, олтингугурт, магний, калций, молибден ва бошқалар кам бўлади, нитрификация ва азотофиксация жараёнларида иштирок этувчи микроорганизмлар ҳам яхши ривожланолмайди. Натижада ўсимликларнинг озиқланиш жараёни ҳам қийинлашади.

Кислоталарнинг нейтралловчи $CaCO_3$, билан таъминланган тупроқлар нейтрал ёки кучсиз ишқорий реакцияга эга (pH 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 озиқа моддалар билан бир қаторда гумификация ва ўсимлик ҳамда ҳайвонлар қолдигининг чала парчаланиш маҳсулотлари бўлган органик моддалар ҳам катта аҳамиятга эга. Тупроқ унумдорлигининг шаклланишида гумус катта рол ўйнайди. Унинг таркибida асосий озиқа моддалардан ташқари жуда кўп микроэлементлар мавжуд. Улар ўсимликларга ўтиб, ферментларнинг фаоллигини оширади ва бошқалар ҳам бўлади.

Тупроқнинг органик қисмида биологик фаол моддалар: витаминалар B_6 ва B_{12} , тиамин, рибофлавин, биотин, гетероауксин, гиббериллинлар ва бошқалар ҳам бўлади.

Умуман, тупроқда чиринди моддаларнинг кўп бўлиши минерал озиқланиш учун қулай шароит яратади.

6.8. ЎСИМЛИКЛАР ОНТОГЕНЕЗИДА МИНЕРАЛ ОЗИҚЛАНИШ

Ўсимликлар онтогенезида минерал моддаларни ўзлаштириш уларнинг биологик хусусиятларига боғлиқ. Ўсимликларнинг кўпчилигига асосий элементлар гуллашгача бўлган даврда ўзлаштирилади. Баҳорги ғаллалар онтогенезининг дастлабки 1,5 ойи мобайнида азот, фосфор ва калийни энг фаол ўзлаштиради. Шу вақт ичидаги 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 қиласди.

Умуман, экинларни қисқа ва узоқ муддат давомида озиқланадиган иккита катта гуруҳга бўлиш мумкин. Fўза узоқ муддат давомида озиқланадиган экинлар қаторига киради. У ердан чиқишидан тортиб то ўсув даврининг оҳиригача тупроқдан озиқ моддалар олиб туради. Лекин онтогенезида минерал моддаларнинг турларига бўлган талаб ҳам ўзгариб туради. Масалан, П.В.Протасовнинг кўрсатишича, fўзанинг 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 туғишнинг бошланишигача солиб бўлиш тавсия қилинади. Fўзани азот билан кеч озиқлантириш эса ўсуви органларнинг фаоллашишига олиб келади. Бу эса ҳосилнинг кеч этилиши, 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 ўйжалик 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 карам 60 кг

калцийни тупроқдан олиб чиқади. Бу жараён йилдан-йилга тақрорлана-верса, тупроқ унумдорлиги кескин камаяди. Уни юқори даражада сақлаш ва экинлардан мумкин қадар кўп 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, иқлимини, ўсимликларнинг биологик хусусиятларини, навларини, ўғитларнинг таркиби ва хусусиятларини ҳисобга олган ҳолда ишлаб чиқилган ўғитлаш дастуридир.

Ўғитлардан унумли фойдаланиш учун энг аввал ўсимликлар онто-генезида 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. Кўпчилик ўсимликларнинг гуллаш ва мева тугиш даврида минерал элементларга бўлганди талаб ҳам энг юқори даражада бўлади. Донларнинг етилган ёки меваларнинг пиша бошлаган даврларига келиб бу талаб кескин камаяди.

Ерни экиш олдидан тўла ўғитлаш унчалик мақсадга мувофиқ эмас, чунки ўғитдан фойдаланиш коэффициенти жуда паст бўлади. Ўсимлик ерга солинган ўғитнинг $1/3$ ёки $1/2$ қисмини ўзлаштиради, холос. Колган 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 баргларидан 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 барглар уни ўзлаштириб, ўсимликнинг бошқа органларига ўтказади. Бундай усулнинг қулиялиги 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 баргларидан озиқлантиришни зааркунандаларга ва касалликларга қарши кураш билан бирга олиб бориш мумкин. Умуман, юқори ҳосил олишда ялпи кимёлаштиришнинг аҳамияти катта.

Барча ўгитлар минерал ва органик турларга бўлинади. Минерал ўгитларга: азотли, фосфорли, калийли ва микроўгитлар; органик ўгитларга: гўнглар, ҳайвон қолдиқлари, торф ва бошқалар киради. Ўгитлар оддий ва мураккаб бўлиши мумкин. Таркибida ўсимликларнинг озиқланиши учун зарур битта элемент бўлган ўгит оддий ўгит дейилади. Масалан, азотли, фосфорли, калийли ва бошқа ўгитлар. Таркибida иккита ва ундан кўп озиқа элементи бўлган ўгитлар мураккаб ёки комплекс ўгитлар дейилади. Масалан, калий натрий тузи KNO_3 , аммофос $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ ва бошқалар.

Ўгит сифатида ишлатиладиган тузлар тупроқ эритмасидаги реакция хусусиятлари асосида уч гуруҳга бўлинади: 1) физиологик нордон; 2) физиологик ишқорий; 3) физиологик нейтрал.

Хар хил тузлар, уларнинг анион ва катионлари ўсимликларга бир хил тезликда сўрилмайди. Айрим тузларнинг катионлари, бошқа тузларнинг эса анионлари тез сўрилиши натижасида қолган ион эритмада тўпланди ва маълум реакцияни ҳосил қилишга сабаб бўлади. Масалан, аммоний сулфат (NH_4S O₄) тузининг катиони (NH_4^+) тез ўзлаштирилади, аниони эса (SO_4^{2-}) тупроқда тўпланиб, эритма реакциясини кислоталик томонга ўзгартиради. Шунинг учун ҳам бундай тузлар физиологик нордон тузлар дейилади. Натрий NaNO_3 тузининг аниони (NO_3^-) тез ўзлаштирилади, катиони (Na^+) эса тупроқда тўпланиб, эритманинг реакциясини ишқорий томонга ўзгартиради. Шунинг учун ҳам бундай тузларга физиологик ишқорий тузлар дейилади. Аммоний - NH_4NO_3 тузининг катиони (NH_4^+) ва аниони NO_3^- деярли бир хил ўзлаштирилади. Бундай тузлар физиологик нейтрал тузлар дейилади.

Ўгитларнинг самарадорлигини ошириш мақсадида тузларнинг реакцияларини ва тупроқнинг pH даражасини, экинларнинг pH даражасига муносабатларини ҳисобга олиш катта аҳамиятга эга бўлади.

АЗОТЛИ ЎГИТЛАР. Барча азотли ўгитлар тўртта гуруҳга бўлинади: 1) нитратли; 2) аммонийли; 3) аммонийли-нитратли; 4) мочевина.

Нитратли ўгитлар таркибida азот нитрат аниони (NO_3^-) шаклида бўлади. Энг муҳим тузлари – NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ физиологик ишқорий реакцияга, нордон тупроқларда юқори самарадорликка эга. Нитрат шаклдаги азотли ўгитлар тупроқ қатлами бўйлаб тез тарқалади.

Шунинг учун ҳам кўп ишлатиладиган селитра аммоний нитрат ўгитини қузги шудгор қилишда тупроққа солиш тавсия қилинади. Чунки тез ювилиб кетади. Қузги шудгорлашда солиш учун азотнинг сувда секин эрийдиган калций цианамид каби шаклларидан фойдаланиш мумкин. Азот ўгитларидан 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 амиак ўғитлари таркибида азот асосан катион (NH_4^+ , NH_3^+ , шаклида бўлади. Энг муҳим ўғитлари аммоний сулфат (NH_4SO_4) суюқ, сувсиз амиак (таркибида 82,2 фоиз азоти бор) ва амиакли сув (NH_4OH амиакнинг 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 амиакли селитра – NH_4NO_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 (NH_4NO_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 тўпроқнинг чукӯр қатламларига тушади ёки ювилиб кетади. Бундан ташқари уларнинг маълум миқдори денитрификацияга учрайди, яъни тупроқ микроорганизмлари томонидан молекуляр азотга айланниб, ҳавога учеб кетади. Шунинг учун ҳам уларга нитрификация ингибиторларини қўшганда азот ўғитларининг самарадорлиги ошади.

ФОСФОРЛИ ЎҒИТЛАР. Фосфор ўғитлари уч гуруҳга бўлинади:

1) эрийдиган; 2) сувда эrimайдиган, кучсиз кислоталарда эрийдиган; 3) сувда эrimайдиган 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 ҳаракатчалиги 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 донадор ёки амиаклаштирилган қилиб тайёрланади. Чунки суперфосфатнинг бу шакли юқори самарадорликка эга. Фосфор билан амиак қўшилиб аммофос ҳосил қиласи. Аммофос мураккаб ўғит ҳисобланади. Чунки унинг таркибида фосфор (48-60 фоиз), азот (11 фоиз) бўлади.

Фосфорнинг сувда эrimайдиган, 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 эримайдиган ва кучсиз кислоталарда ёмон эрийдиган ўғитларига фосфорит ва суяк уни киради.

Фосфор ўғитларининг самарадорлиги жуда кўп омилларга, жумладан, тупроқлардаги фосфорнинг миқдори, бошқа озиқа моддаларнинг нисбати ва ҳоказоларга боғлиқ бўлади. Тупроқда фосфор кўпайиб кетгандага эса фосфорли ўғитларнинг самарадорлиги камаяди.

КАЛИЙЛИ ЎГИТЛАР. Ўсимликлар тупроқ таркибидаги калийни бошқа кул элементларига нисбатан анча яхшироқ ўзлаштиради. Шунинг учун ҳам калийли ўғитларнинг аҳамияти катта. Калий ўғити сифатида асосан калий (KCl) қўлланилади. Унинг таркибида 52 фоиз соф калий бўлиб, сувда яхши эрийди. 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 эрийди. Калий нитрат (KNO_3) таркибида соф модда (K_2O) 45-46 фоиз ва 13 фоиз азот бўлади. Сувда яхши эрийди.

Калий ўғитларининг ҳаммаси физиологик нордон тузлар ҳисобланади. Шунинг учун ҳам бу тузлар нордон тупроқларда ишлатилганда кўшимча оҳаклаш самарадорликни оширади. Калий ўғитлари азот ва фосфор ўғитлари билан биргаликда ишлатилганда самарадорлиги юқори бўлади.

МИКРОЎГИТЛАР. 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 ўрганилған. 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) тупроқса солиш;
- 2) суюлтирилган эритмасини ўсимликларга пуркаш;
- 3) уруғларни экишдан олдин микроўғит билан таъминлани.

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

$ZnSO_4$ 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 ишлатилиди, тез ўзлаштирилади ҳамда экологик тоза ҳисобланади. Масалан, гўзанинг гуллаш фазасида бор кислотасининг (H_3BO_3) 0,01-0,02 фоиз ва рух сульфат ($ZnSO_4$) тузининг 0,02-0,05 фоизли эритмалари билан пуркалганда гулларнинг чангланиш жараёни фаоллашади, ўсимликларнинг сувсизликка ва иссиқликка чидамлилиги ортади.

Ургуни экишдан олдин микроўғитлар билан таъминлаш ҳам қўшимча усуллар қаторига киради. Бу усул айниқса, ивитилиб экиладиган уруғлар учун қулай. Масалан, чигит тоза сув ўрнига мис сульфат ($CuSO_4$) тузининг 0,001-0,005 фоиз эритмасида ивитилиб экилганда, чигитларнинг униш кучи ортиши ва ёш ниҳолларнинг баҳорги ҳароратнинг қисқа муддатли пасайишига чидамли бўлиши аниқланган.

БАКТЕРИАЛ ЎҒИТЛАР. Бу ўғитлар тупроқнинг биологик фаоллигини сақлашга мўлжалланган бўлиб, асосини қўйидаги 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 граммида 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 натижада беради.

Азотоген ёки азотобактерин – азотобактериндан тайёрланган препаратидир. Азотобактерин бактериал ўғит заводларида тайёрланади. Уни ишлатиш учун экишга мўлжалланган уруғлар соя ва тоза ерга тўкилади. Бир килограмм уруғ I 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 озиқада бактерияларни кўпайтириш йўли билан тайёрланади. Препаратнинг бир граммида 100 млн.гача бактерия бўлади. Препарат уруғларга аралаштириб экилади. Нейтрал реакцияга эга бўлган тупроқларда яхши натижা беради. Бир гектар ерда бир йил давомида 300-500 кг гача азот тўплаши мумкин.

МАҲАЛЛИЙ ЎГИТЛАР. Маҳаллий ўгитлар ичida гўнг асосий ўринни эгаллайди. Унинг таркибида ўсимлик учун зарур ҳисобланган азот, фосфор, калий, калций, олтингугурт, магний ва барча микроэлементлар ҳам бор.

Гўнг экинларга озиқ бўлишидан ташқари, ундаги органик моддалар тупроқ тузиљмасини яхшилаб, унумдорлигини оширади. Гўнг солинган ерларда тупроқнинг ғоваклиги ошади, сув ўtkазувчанлиги 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 ёса унинг қовушқоқлик хусусияти яхшиланади (Э.Т.Шайхов ва бошқалар, 1990).

Гўнг ерга солинган минерал ўгитларнинг самарадорлигини оширишда ҳам муҳим омил ҳисобланади. Шунинг учун минерал ўгитларни органик ўгитлар билан аралаштириб солиш тавсия қилинади. Айниқса, у тупроқда секин эрийдиган фосфорли ўгитларнинг эрувчанлигини кучайтириб, ўсимлик осон ўзлаштирадиган ҳолга келтиради.

Гўнг ерларни кузги шудгорлаш олдидан маҳсус машиналарда сочилади. Бунда ҳар гектар ерга ўрта ҳисобда 20-25 т дан солиш тавсия қилинади.

Парранда ахлати, ипак қурти чиқиндиси ва ғумбаклари энг кучли ўгитлардан ҳисоблангани учун гўзанинг ўсиш даврида минерал ўгитлар билан аралаштириб бериш тавсия қилинади.

КЎКАТ ЎГИТЛАР. Бир ерда сурункасига бир неча йилгача бир хил ўсимлик ўстиравериш натижасида тупроқда чиринди моддалар камайиб кетиб, унинг физик хусусиятлари ёмонлашади ва бу ўсимлик ҳосилининг камайишига сабаб бўлади. Масалан, бедағоядан чиққан ерларда 4-5 йилдан кейин пахта ҳосили кескин камая боради. Бундай ҳолларда тупроқ унумдорлигини ошириш мақсадида органик ва минерал ўгитлар меъёрини ошириш билан бир қаторда, кўкат ўгитлардан фойдаланиш энг яхши самара беради. Кўкат ўгитлар тупроқни чириндига бойитади, унинг физик хусусиятларини яхшилайди.

Кўкат ўгит 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, тупроқга аралаштирилиб юборилади ва ер бироз тингандан сўнг чигит экилади. Кўкат ўғит учун экилган экинларни кўкламда молларга едириб, кейин ангизини ҳайдаш мумкин, шундай қилинганда ҳам тупроқда тўпланган органик моддалар фўзанинг 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 солищдан мақсад ёш ниҳолларни минерал элементлар билан озиқлантиришдан иборат. Чунки ерни ҳайдаш олдидан солинган ўғитлар тупроқнинг чукур қатламига тушганлиги сабабли ёш ўсимлик ундан фойдалана олмайди. Бу муддатда асосан яхши эрийдиган ва осон ўзлаштириладиган ўғитлардан оз миқдорда фойдаланилади. Фўзалар билан ўтказилган тажрибаларнинг кўрсатишича, ўғитни ўғитлагич ўрнатилган маҳсус сеялкада тупроқ бетидан 12-15 см чукурликка 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 ривожланишининг энг муҳим фазаларida минерал озиқланиши қучайтириш 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 муҳтоҷ 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. Тажри-баларгага суянган ҳолда кўриш мумкинки, гўза униши фазаларида элементларга бўлған 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 қуидаги меъёрдан ошмаслигига эътибор берилади : картошкада ҳўл 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 куриб қолиши ва табиатнинг ифлосланишига сабаб бўлиши мумкин.

VII БОБ

ЎСИМЛИКЛАРДА МОДДАЛАР ТРАНСПОРТИ

Ўсимликлар танасида содир бўлаётган ҳаётий жараёнларнинг энг муҳим кўрсаткичларидан бири моддаларнинг ҳаракатидир (транспорти). 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 дараражасини 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-чиズма).

Оқим йўналишлари икки хил: яқин ва узоқ масофали хусусиятга эга. Яқин масофали транспорт ҳужайра ва тўқималарда бўлиб, асосан уч йўл орқали амалга ошади. Симгласт 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 қиласди (айниқса, дараҳтларда).

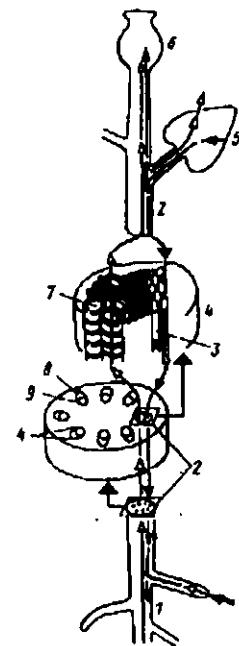
Яқин ва узоқ масофали транспортларда вақт, энергия сарфланади. А.Л. Курсановнинг (1976) кўрсатишича, органик моддаларнинг ҳаракатланиши бир неча босқичлардан ташкил топган. Дастребки босқичда хлоропластларда фотосинтез жараёнида ҳосил бўлган органик моддалар – содда бирикмалар фосфоглицерин кислотаси (ФГК), фосфоглицерин алдегиди (ФГА), фосфодиоксиацетони (ФДА) ёки сувда эрийдиган шакарлар хлоропласт мембраниси орқали цитоплазмага ўтади. Содда органик бирикмаларнинг хлоропластлардан цитоплазмага ўтиши ҳужайра ичидаги йўл бўлиб, яқин масофали ҳаракатидир (67-чиズма).

Иккинчи босқичда цитоплазмага ўтган содда углеводлардан фруктоза-дифосфат ва фруктозафосфат-глюказа-фосфат ҳосил бўлади. Бу моддаларнинг бир қисми ҳужайра метаболизми (нафас олиш ва бошқа жараёнилар) 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 ўтасида жойлашган.

Учинчи босқичда оралиқ ҳужайралар органик моддаларни қабул қилиб, уларни флоэма найларига ўтказади. Бу жараёнда оралиқ ҳужайралар насос функциясини бажаради ва АТФ молекуласининг энергияси сарфланади.

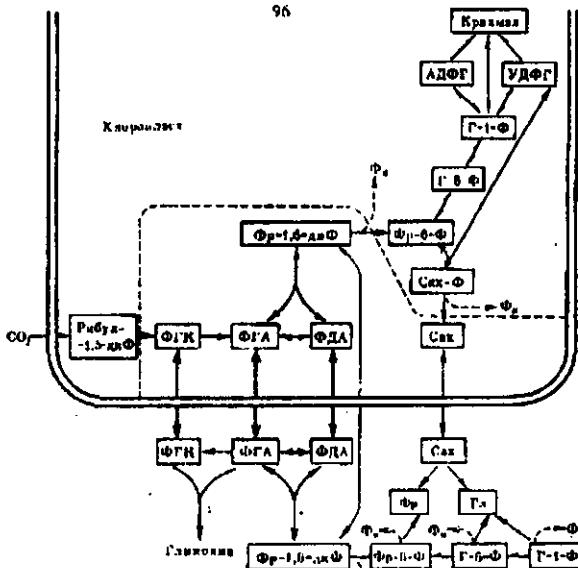
Якуний босқичда (тўртинчи босқич) флоэма элементларига ўтган органик моддалар узоқ масофали транспорт воситасида ўсимликнинг ҳамма тирик тўқималари ва органларига йўналади. Элаксимон найларнинг атрофида жойлашган, оралиқ ҳужайраларгача глюкоза ҳолатида етиб келган моддалар сахарозага ўзгаради. Элаксимон найларда органик моддалар асосан сахароза ҳолатида ҳаракат қиласи. 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 ўсуви тўқима ва органлари барглар, илдиз ва пояларнинг меристема тўқималари, ёш генератив органлар органик моддаларни фаол радишида ўзига тортади. Бу органлар захиралари ва вояга етган, ўсишдан тўхтаган барглардан ҳам ассимиляторларни сўриб олади. Моддаларнинг ҳаракатланиш тезлиги ҳарорат, сув режими, минерал озиқланиши, фотосинтез, нафас олиш ва бошқаларга боғлиқ ҳолда ўзгаради. Ҳароратнинг пасайиши, тўқималарда сув тақчиллигининг рўёбга келиши, нафас олиш жадаллигининг (кислород етмаслик, заҳарли 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 стрелкалр) ва юқоридан пастга (қора стрелкалр) ҳаракати шаклий радишида тасвириланган:

1-илдиз; 2-поя; 3-элаксимон найлар; 4-ўтказувчи бойлам; 5-барг; 6-мева; 7-най; 8-флоэма; 9-қислема.



67-чизма. Углеводларнинг хлоропластларда ҳосил бўлиши ва ҳужайра цитоплазмасига чиқиши (Курсанов, 1973): Рибул-1,5-диф-рибулозо-1,5 дифосфат; ФГК-фотоглициерин кислотаси; ФГА-фосфоглициерин алдегиди; ФДА-фосфодиоксиациетон; АДФГ-аденозиндифосфатглюказа; УДФГ-уридин-дифосфатглюказа; Г-1-Ф-глюкозо-1-фосфат; Г-6-Ф-глюкозо-6-фосфат; Фр-1,6-диф-фруктозо-1,6-дифосфат, зо-6-фосфат; Фр-1,6-диф-фруктозо-1,6-дифосфат; ФР-6-фруктозо-фосфат; Сах-Ф-сахарозафосфат; Сах-сахароза; Фр-фруктоза; Гл-глюказа; Фи-анорганик фосфор.

ниши ҳам сустлашади. 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 сустлашади, айниқса, ёш генератив органлар (гунча 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 ҳәётий реакцияларнинг натижаси ҳисобланади, бу жараёнлар бир-бирига узвий боғлиқ бўлиб, факат ўсиш асосида ривожланиш ва ривожланиш асосида ўсиш тавсифланади. Натижада иккаласи ўсимликнинг ҳәётий циклини белгилайди. Бироқ айни вақтда ўсиш ва ривожланиш бир-биридан фарқ ҳам қиласди.

Ўсиш – бу ўсимликлар бўйи ва эни тобора ортиб, умумий массанинг ошишидир. Бундай ўсиш орқасига қайтмайди. Чунки янгидан-янги хужайралар, тўқималар ва органлар вужудга келиб, протоплазма ва унданги органоидлар (хлорогластлар, митохондриялар ва бошқалар) тўхтовориз шаклланиб туради.

Ривожланиш – ўсимликнинг ҳәётий циклини (онтогенезини) тавсифловчи ёшлиқ, вояга этиш, кўпайиш, қариш ва ўлиш арафаларидағи 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 ташки 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 тъминланишига, умуман, ассимиляция ва диссимиляцияда иштирок этувчи барча жараёнлар йигиндисига боғлиқ бўлади.

8.1. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЎСИШИ

Ўсиш – ўсимлик ҳәётининг фаоллик даражасини кўрсатувчи энг муҳим жараёнлардан биридир. Чунки бу жараён ўсимлик танасидаги барча физиологик ва биокимёвий реакциялар натижасида содир бўлиб, янгидан-янги хужайраларнинг, органларнинг ҳосил бўлиши ва уларнинг умумий қуруқ массасининг ортиб бориши билан тавсифланади.

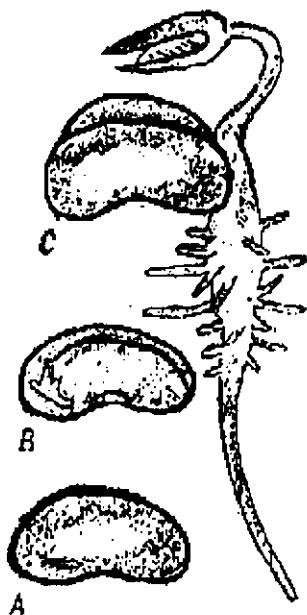
Ўсимликларнинг ўсиши ҳайвонлардан фарқли равишда бутун онтогенезида давом қиласди ва янгидан-янги органлар ҳосил бўлади. Шунинг учун юз йиллик ва минг йиллик дарахтларда ҳам ёш, бир неча кунлик органларнинг борлигини кўриш мумкин.

УРУГЛАРНИНГ УНИШИ. Ўсиш асосан уругларнинг униш жараёнида бошланади. Уруғда асосан учта мұхим қисм мавжуд:

- 1) уруғни қоплаб туратын жаңынан анықталған қорыттың көбінде;
- 2) бошланғич мұртакдан иборат эмбрионал қисм (баргча, илдизча ва поянинг дастлабки қисми);
- 3) ғамлаб құйиладын моддаларнинг түпланиш жойи.

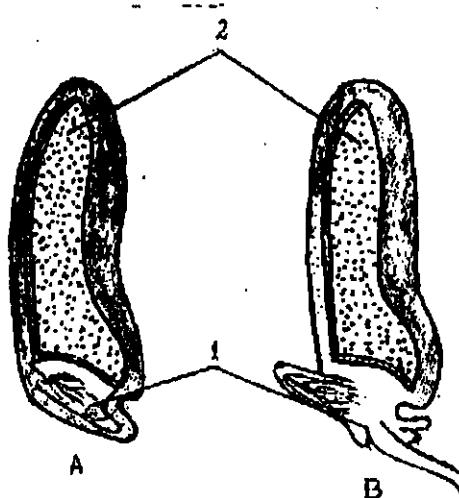
Ғамлаб құйиладын моддаларнинг түпланиш жойи үсімлік турига қараб ҳар хил бўлиши мумкин. Қўпчилик иккى паллали үсімлікларда бу вазифани мұртакдаги уруғбаргчалар бажаради. Моддалар түпланиши натижасида уларнинг ҳажми жуда катталашиб, уруғни деярли тўлдиради. Уруғдаги мұртакнинг бошқа қисмлари бу вақтда уруғ барглари билан қобиқ ўртасида жойлашган бўлади. Буни ловия уруғида кузатиш мумкин (68-чизма). Бир паллали үсімлікларнинг уруғида ғамлаб құйиладын моддалар асосан эндоспермида жойлашган бўлади. Эндосперм уруғнинг деярли ҳаммасини тўлдириб туратын бир турдаги паренхиматик тўқимадан иборат, мұртак эса бир четга сурилган бўлади. Масалан, буғдой донидаги буни яхши кўриш мумкин (69-чизма).

Уруғнинг униши, сувни шимиб олиб бўтиши, эмбрионал тўқималарнинг ўса бошлаши қобиқ ёрилишига боғлиқ. Ўсиш жараёнида ферментлар иштирокида мураккаб органик моддаларнинг (оксиллар, полисахаридлар, ёғлар) оддий моддаларга (аминокислоталар, моносахаридлар, ёғ кислоталар ва бошқалар) парчаланиши содир бўлади. Бунинг ҳисобига мұртакнинг ўсиши бошланади. Ғамлаб қўйилган моддалардан бўшаган уруғлар аста-секин буришиб куриб қолади. Мұртакдан ўсиб чиққан уруғбаргчалар ва илдизчалар мустақил озиқлана бошлайди. Уруғбарглар ер устига чиққандан кейин ящил 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:
A-устки томонидан кўриниши;
B-уруг баргининг ички томонидан кўриниши;
C-эмбрионал қисмларининг ўсиши.

Шундай қилиб, муртакнинг ўсиши янги органларнинг ҳосил бўлиши ва бошлангич органлар (илдизчалар ва уруғбаргчалар) ҳажмининг ошишига боғлиқ. Бу жараённинг асосини ҳужайраларнинг бўлиниши ва меристема тўқималарининг кўпайиши ташкил этади.



69-чизма. Бундай донининг бўйига кесилган томонидан кўриниши:
A—унишга қадар кўриниши; B—униб чиқа бошлаган пайтдаги
кўриниши; 1—муртак; 2—эндосперм.

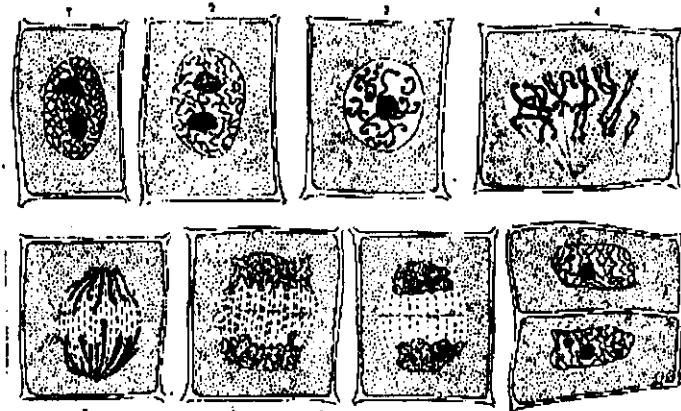
ХУЖАЙРАЛарНИНГ ЎСИШ ФАЗАЛАРИ. Ўсимликнинг ўсиши уни ташкил қиласидаган ҳужайраларнинг кўпайиши ва ўсишидан иборат.

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 тўпланади. Интерфазада муҳим жараён – хромосомаларнинг қайта жуфтланиши боради.

Митознинг биринчи фазаси профаза бўлиб, унда ядро йириклишади. Ҳужайрадаги органоидлар ядродан узоклашади. Интерфазадаги ёзилган ҳолатдаги хромосома иплари спиралланиб йўғонлашади. Профаза охирида ядро мембранныи 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 тўплланган эндоплазматик тўр мембранныи бажаради.



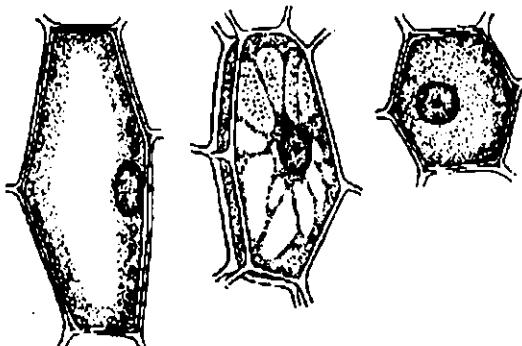
70-чизма. Хужайраларнинг митоз йўли билан бўлиниши (ниёз илдизининг учки қисми):

1—тинч ҳолатдаги ядро; 2, 3—профаза; 4—метафаза; 5—анафаза; 6—тенофаза; 7—хужайрада ҳосил бўлган иккита ёш ядро; 8—иккита ёш хужайра.

Митознинг кейинги фазаси – метафазада хромосомаларнинг спираллашиши энг юқори даражага етади ва анча қисқаради. Улар хужайранинг ўрта қисмida 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 микронайчалардан 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.

Тенофаза хромосомалар қутбларга ажралгандан сўнг бошланади. Голжи пупфакчалари иштирокида ажраттич парда ҳосил бўла бошлайди. Голжи пупфакчаларининг мембранныи эса янги ҳосил бўладиган пўстнинг асосини ташкил қиласиган хужайра гластилинкасининг икки томонидаги глаэмомелемаси билан тулашиб кетади. Бўлинишдан вужудга келиган икки ёш хужайра орасида шундай пўст ҳосил бўлиши цитокенез дейилади. Тенофазада хромосома спираллари тўла ёзилиб, оптик микроскопда кўриб бўлмайдиган даражада ингичкаланиб қолади. Ядро мемранаси ҳосил бўлади. Ядрочалар кўринади. Бу ерда хромосомалар бир донадан хроматидга эга бўлади. Даастлабки ядро тикланади. Умуман, митоз циклида ҳосил бўлган икки ёш хужайраларда она хужайранинг барча моддалари тўғри тақсимланган бўлади.



71-чизма. Ҳужайраларнинг ўсиш цикли (онтогенези).

Бўлиниш натижасида вужудга келган ёш ҳужайралар цитоплазма компонентларининг синтези асосида ўса бошлайди. Ҳужайраларнинг ўсиш цикли (онтогенези) ҳам бир қанча фазалардан иборат:

1) эмбрионал; 2) чўзилиш; 3) дифференциалланиш; 4) қариш ва ўлиш (71-чизма).

Эмбрионал – ўсишнинг бошлангич 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 ҳужайралар анча майдада, пўстлари жуда юпқа бўлиб, ўртасида йирик ядрога эга протоплазма билан тўлган бўлади. Вакуолалари бўлмайди. Ҳужайранинг эмбрионал фазасида массанинг кўпайиши асосий жараён ҳисобланади. Лекин ҳужайранинг катталиги деярли ўзгармайди, чунки янги ҳужайра она ҳужайра ҳажмига етгандага дарҳол бўлина бошлайди. Эмбрионал фазага ўсиш конусларидан ташқари, ҳосил қилувчи тўқималар, поя ва илдизнинг энига ўсишини таъминловчи меристема тўқимасининг ҳужайралари ҳам киради. Чунки бу меристема ҳужайралари ҳам тўхтовсиз бўлиниш ва ёш ҳужайралар ҳосил қилиш қобилиятига эга. Бу ёш ҳужайраларнинг биттаси меристема ҳолида сақланади, иккинчиси эса дифференциалланиш босқичига ўтади.

Бетўхтов ўсадиган органларда эмбрионал тўқима ҳужайраларининг бўлинниб туришига қарамасдан, унинг умумий сони ўзгармайди. Бундай бўлиннишнинг сабаби шундаки, ўсиш нуқтасининг остиқ қисмидаги эмбрионал ҳужайралар чўзилиш фазаси деб аталаған ўсишнинг навбатдаги босқичига ўтади. Бу даврда протоплазмада вакуолалар ҳосил бўлади ва улар қўшила бориб, ҳужайраларнинг ичидаги битта катта марказий вакуола ҳосил қилади. Ҳужайранинг умумий ҳажми жуда катталашади. Ҳужайрадаги протоплазманинг миқдори ҳамда қуруқ модданинг оғирлиги ҳам ортади. Ҳужайра пўстида целлюлоза, гемицеллюлоза ва пектин моддаларининг кўпайиши натижасида пўсти йирикли-

шади. Умуман, бу фазада ҳужайраларнинг ҳажми ўсиш натижасида, бир неча юз марта ошади. Бу фаза фақат ўсимлик ҳужайраларида мавжуд ва у ўсимликнинг ва органларининг йириклишига асосий сабабчидир. Ҳужайраларнинг бундай катталашиши 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.

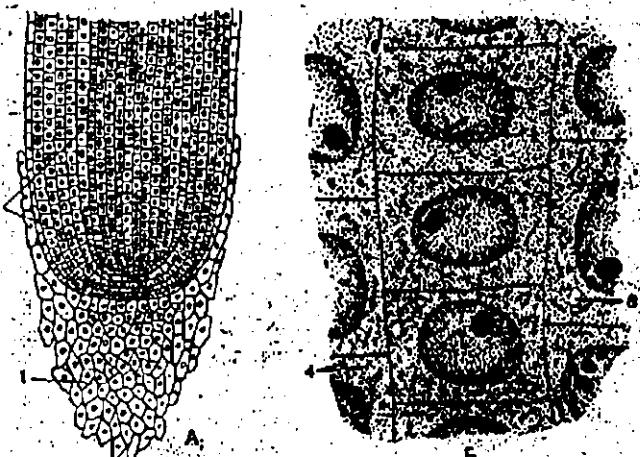
Чўзилиш фазасининг охирида ҳужайра пўстида лигнин моддасининг тўпланиши кучаяди, фенол бирикмалари каби ингибиторлар ва абсиз кислотаси тўпланади, пероксидаза ва ИСК оксидазалар фаоллиги ортади, ауксинлар миқдори камаяди.

Ҳужайраларнинг дифференциалланиши улар ўргасидаги сифатий янги белгиларнинг ҳосил бўлиши билан тавсифланади. Ҳар бир ҳужайра маҳсус вазифани бажарувчи тўқималар гуруҳига ажralади: 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 охирги 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 оксидланшининг кучайиши, цитоплазмада липид томчиларининг кўпайиши, бошқа деструктив жараёнлар кузатилади. Қаришнинг охирги босқичларида ҳужайрадаги хлоропластлар ва хлорофилл молекулалари парчаланади, митохондриялар, ядро ва ядрочалар ҳам ўзларининг тузилмавий шаклини сақлаб қололмайди. Ҳужайраларга фитогормонлар (ауксинлар, цитокиниллар, гибереллинлар), органик моддалар киришининг секинланиши ва этилен, абсиз кислотанинг тўпланиши қариш жараёнини янада тезлаштиради.

Мембраналарнинг танлаб ўтказувчанлик қобилиятининг йўқолиши, ҳужайранинг моддаларни ютиш ва сақлаб қолиш хусусиятининг тамом бўлиши ўлиш билан якунланади.

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 йигиндисидан иборат. Ўсимликларнинг ўсиши эмбрионал тўқималарда – меристемада содир бўлади, чунки у ерда ҳамма ҳужайра бўлиниш хусусиятига эга. Поя ва илдизларнинг бўйига ўсишини тъминловчи, меристема уларнинг учки қисмларида жойлашган бўлади (72-чизма). Илдизларнинг ўсиши уларнинг учиди, 1 см

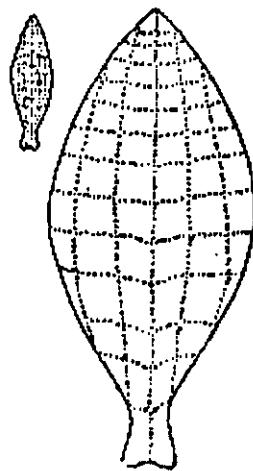


72-чизма. Пиёз илдизининг учки қисми:
A—умумий кўриниши; B—меристематик хужайралар; C—илдиз қини;
2—бўлиниш ҳудуди; 3—вакуола; 4—хондриосомалар.

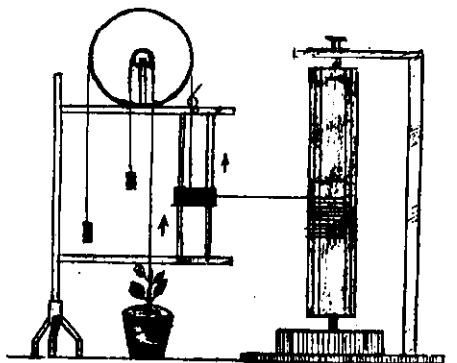
дан ошмайдиган жуда калта қисмida содир бўлади. Бу қисми одатда, илдиз қини билан муҳофаза қилинади. Пояларнинг ўсувчи қисми илдизга нисбатан анча узун, 2-30 см.гача бўлади. Поя ва илдизлар бутун онтогенези давомида ўсади. Масалан, дараҳтлар бир неча юз ва минг йилларгача ҳам ўсади.

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 хужайраларининг бўлиниши ва ўсиши натижасида ксилема ва флоэма элементлари пайдо бўлади. Ксилема элементлари флоэмага нисбатан анча кўп бўлади. Аксарият бир паллали ўсимликларнинг баргидаги ўсиш ҳудуди баргаларнинг тубида жойлашган бўлади ва шу асосда ўса бошлайди. Лекин кўлчилик икки паллали ўсимликлар баргининг ўсиши бундан фарқ қиласди. Бу баргларнинг бутун юзасидаги хужайралар маълум давргача ўсиш қобилиятига эга бўладилар (73-чизма). Баргларнинг ўсиши доимий хусусиятга эга эмас, яъни улар тез вақтда муайян катталика етиб, ўсишдан тўхтайдилар.



73-чизма. Тамаки баргининг ўсиш шакли.



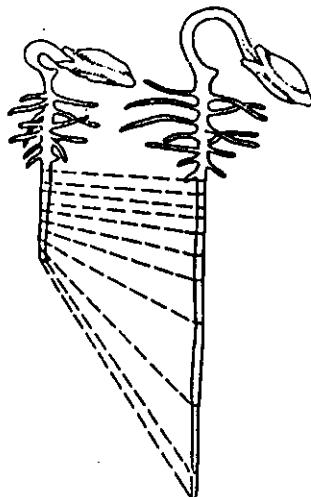
74-чизма. Ауксанограф.

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 боргандилиги учун бу усуслдан бир кечакундузда бир марта фойдаланиш мумкин. Қисқа вақт ичидаги ўсишни аниқлаш зарур бўлиб қолган ҳолда горизонтал микроскоплардан фойдаланиш мумкин. Бунинг учун горизонтал микроскоп ўсуви органнинг учига (поя ёки илдиз) тўғрилаб кўйилади ва унинг узунлиги ёки қалинлиги окуляр микрометр ёрдамида ($0,01$ мм аниқлик билан) аниқланади. Олинган натижалар асосида ўсимликнинг қанча ўрганлиги ёки йўғонлашганлиги ҳисоблаб чиқлади.

Ўсишнинг тезлигини маҳсус асбоб – ауксанографдан фойдаланиб аниқлаш ҳам яхши натижа беради (74-чизма). Бу асбоб ёрдамида ўсимликнинг ўсиш тезлиги курум босган қофозга чизиб борилади.

Ауксанограф ёрдамида ўсиш тезлигини ҳар ярим ёки бир соат ичидаги аниқлаб бориш мумкин. Лекин бу усул кам фойдаланилади. Чунки ўсимликнинг ўсиш нуқтасига бойланган ип бироз чўзилиши натижасида ўсиш тезлигини анча нотўри кўрсатиши ва ўсиш нуқ-



75-чизма. Ошқовоқ илдизининг ўсиши.

тасини заарлаши мумкин. Кейинги йилларда ўсишнинг боришини аниқлашда тобора кўпроқ фотография усулидан фойдаланилмоқда. Бу усулнинг афзаллиги шундаки, ўсувчи аъзога мутлақо тегмасдан ва зарарлантирмасдан ўлчаш мумкин.

Ўсимликнинг ўсишини унинг оғирлиги ошиб боришига қараб ҳам аниқлаш мумкин. Бунинг учун ўсимлик тупроқдан ажратиб олиниб, 105°C да маҳсус шкафларда куритилгач, 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-чиизма).

Ўсимликларнинг вегетацияси давомида ҳамма вақт ҳам ўсиш тезлиги бир меъерда 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 (K) қуидаги формула билан ҳисоблаш мумкин:

$$K = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1},$$

бу ерда, K – ўсиш тезлиги, см, кеча-кундуз ёки соат ҳисобида, W_1 ва W_2 – маълум вақт ичидаги ўсимликнинг дастлабки ва охирги 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 озиқланиш ва бошқалар талаб этилади.

ҲАРОРАТ. Ўсимликларнинг ўсишига энг фаол таъсир этадиган омиллардан бири ҳароратdir. Кўпчилик ўсимликларнинг ўсиш тезлиги ҳарорат О дан 35° гача ўзгарганда Вант-Гофф қонунига бўйсунади. Лекин ҳарорат 35-40° С дан ошгандан кейин ўсиш тезлиги ҳам пасаяди. Умуман,

ўсишга нисбатан ҳам ҳароратнинг учта қардинал нуқтаси бор: минимал (энг паст), оптималь мақбул, максимал (энг юқори). Бу нуқталар дараҷаси ўсимликларнинг турларига боғлиқ.

Қуйидаги жадвалда айрим ўсимликлар уруғларининг униб чиқиши учун ҳарорат даражалари келтирилган (0°C):

| Ўсимликларнинг номи | Минимал | Оптималь | Максимал |
|---------------------|---------|----------|----------|
| Арпа, сули, бугдой | 0 - 5 | 25 - 31 | 31 - 37 |
| Кунгабоқар | 5 - 10 | 31 - 37 | 37 - 44 |
| Маккажұхори | 5 - 10 | 37 - 44 | 44 - 50 |
| Ошқовоқ | 10 - 15 | 37 - 44 | 44 - 50 |
| Қовун, | 15 - 18 | 31 - 37 | 45 - 50 |
| Бодринг | 10 - 12 | 25 - 35 | 40 - 46 |
| Ғүза | | | |

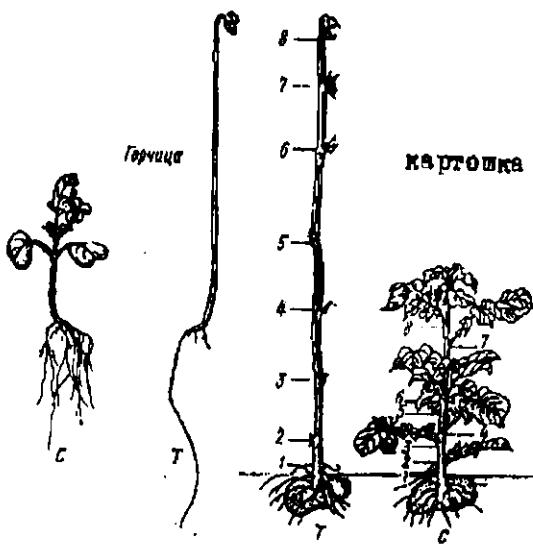
Ҳароратнинг минимал ва максимал нуқталарida ўсиш энг паст дараҷада бўлади ёки тўхтайди, лекин нобуд бўлмайди. Ўсишнинг тўхтаб қолиши узоққа чўзилганда ўсимлиқ касалликка чалиниши ёки астасекин нобуд бўлиши мумкин. Мақбул ҳарорат даражаси ўсишнинг энг фаол бўлишини таъминлайди.

Ўсимликлар ҳароратга бўлган муносабатлари асосида бир неча гурӯҳга бўлинади: 1) иссиқсевар ўсимликлар – минимал ҳарорат даражаси 10°C дан юқори, мақбул $30\text{-}40^{\circ}\text{C}$ атрофида; 2) совуққа чидамли ўсимликлар – минимал ҳарорат 0 дан то 5°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 ўсимлиқ олиш деган гап эмас. Аксинча, кўп органик моддалар сарф қилиниши натижасида ўсимликлар кучсиз бўлиб қолиши мумкин. Шунинг учун ҳам ўсишни таъминловчи соғ физиологик оптимум ўсимликтин ўсиш ва ривожланишини энг бақувват ўсимлиқ олинишини таъминловчи гармоник оптимумдан фарқ қиласи. Бу ҳарорат даражаси физиологик жараёнларнинг бир текисда фаолланиши учун шароит яратади.

ЁРУГЛИК. Ўсимликлар ёргуларда ҳам, қоронгида ҳам ўсади. Лекин қоронгида ўсан ўсимликлар ўзларининг меъёрий шаклларини анча ўзгартирадилар. Яшил ранг йўқолади. Булар этиолланган ўсимликлар дейилади. Этиолланган ўсимликлар меъёрий ўсимликлардан асосан, пояларининг ҳаддан ташқари чўзишиши ва барг пластинкаларининг эса аксинча, ривожланмай қолиши билан фарқ қиласи. Этиолланган ўсимликларнинг бўғин оралиqlари узун бўлади. Механик тўқималари яхши ривожланмайди, хужайралараро бўшликлар катта бўлади, барглар ривожланмай қолади (76-чизма).

Ёргуларда ўсан ўсимликлар қоронгида ўсан ўсимликларга нисбатан паст бўйли ҳам ихчам тузилишга эга. Ҳамма физиологик жараёнлари бир меъёрда содир бўлади. Ёргулар таъсирида хужайраларнинг чўзишиш фазаси тезлашади ва қисқа муддат ичидан хужайраларнинг дифференцияланиш фазаси бошланади. Органик моддаларнинг син-



76-чизма. Ёруғикда ва қоронгилікда ўсган горчица (чапда) ва картошка (үнда) ўсимликлари.

тез жараёни фаоллашади, натижада янги ҳужайралар, тұқималар ва органларнинг ҳосил бўлиши учун шароит яратилади. Бундай ўсимликларда генератив органларнинг ҳосил бўлиши тезлашади.

Ўсимликлар қоронгидаги ўстирилганда органик моддалар тўпланмайди. Синтезга қараганда гидролиз жараёни устунлик қиласи ва модда алмашинув жараёни бузилади. Бундай ўсимликларда янги аъзолар ва тұқималар ҳосил бўлмайди.

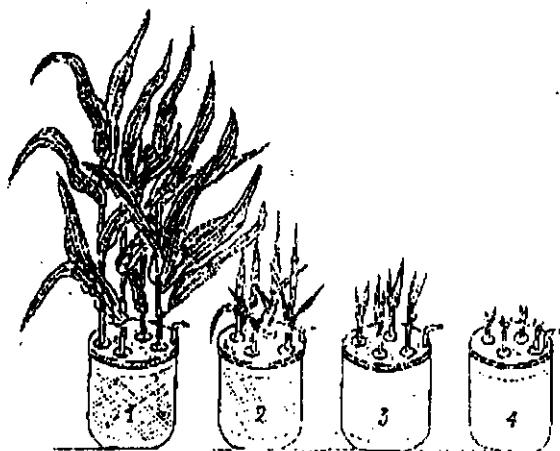
Ўсимликларнинг ўсишига ёруғикнинг спектрал таркиби ҳам фаол таъсир этади. Масалан, қизил нурлар (730-800 нм) таъсирида ҳужайраларнинг бўлиниши секинлашади. Лекин чўзилиш жараёни фаоллашиши натижасида ўсимликтин ўсиши тезлашади. Кўк-бинафша (яъни қисқа тўлқинли) нурлар таъсир этганда ҳужайраларнинг бўлиниш 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 таъминланishiiga боғлиқ.

ГАЗЛАРНИНГ МИҚДОРИ. Ҳаво таркиби, айниқса, кислород ва карбонат ангиридинг миқдори ҳам ўсишига таъсир этади. Аммо ҳаво таркибидаги кислород икки мартағача камайтирилса ҳам ўсимликларнинг ўсишига таъсир этмайди. Тупроқ таркибидаги кислороднинг камайиб кетиши эса илдизларнинг ўсишига таъсир этиши мумкин.

Бу албатта, ўсимлик турларига ҳам боғлиқ. Тупроқда илдизларнинг фаол ўсиши учун помидорга – 16, сулига – 8, сояга – 6 ва шолига – 3 кислород кераклиги аниқланган.

Ўсиш тезлигига сезиларли даражада карбонат ангидрид миқдори ҳам таъсир этади. Ҳаво таркибидаги CO_2 кўпайганда хужайра пўстининг чўзи-лувчанлиги ортади ва қисқа муддатга тўқималарнинг ўсиши тезлашади. Бу хужайра 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. Хужайранинг, айниқса, цитоплазманинг меъёрий 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. Эриттамда озиқ моддаларнинг ҳаммаси бўлган ва айрим элементлари бўлмаган сув культурасида маккажӯхори ўсимликларнинг ўстирилиши:

1—озиқ моддаларнинг ҳаммаси бўлган эритма; 2—темирсиз;
3—калийсиз; 4—азотсиз.

эга. Уруғлар экиш олдидан намланганда, ўз оирилгининг 50 гача сувни шимиб олади ва фаол ўсиш бошланади.

Ўсимликларнинг илдизтизими ҳам намлик шароитида яхши ўсади. Яъни тупроқ эритмасининг осмотик босими 1-1,5 МПа дан юқори бўлмагандан илдизлар сув билан яхши таъминланади. Тупроқда сув миқдори жуда кам бўлганда хужайраларнинг чўзилиш фазаси тез ўтади ва натижада хужайралар кичик бўлади, поя ва илдизлар қисқаради, баргларнинг ҳажми ҳам камаяди. Сувнинг кам бўлиши ҳосилдорликнинг ҳам кескин пасайишига олиб келади.

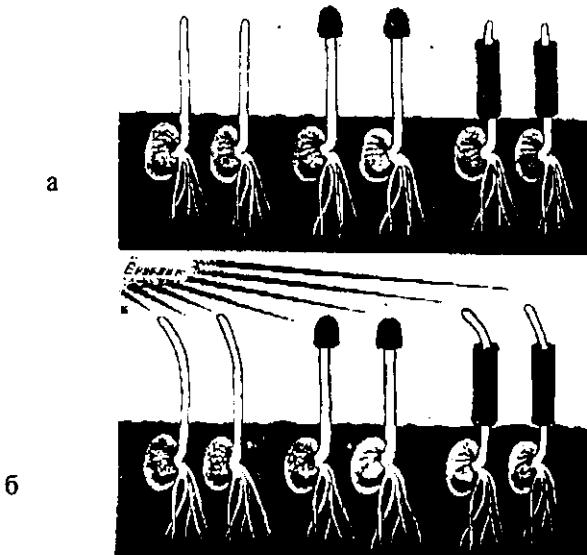
МИНЕРАЛ ОЗИҚЛАНИШ. Ўсимликларнинг минерал озиқланиши ҳам ўсиш жараённида катта аҳамиятга эга. Зарур элементларнинг биронтасини чиқариб ташлаш, аввало ўсишнинг тўхташига, кейинчалик эса нобуд бўлишига олиб келади (77-чизма). Аммо минерал элементларнинг кўп бўлиши

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 пишицининг кечикишига олиб келади. Азотнинг юқори концентрацияси ҳужайраларнинг дифференциация фазасини кечикитиради 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 органилар ўргасидаги ўзаро алоқа амалга ошади ҳамда ўсимликларнинг ўсиш жараёни тартибга солинади.



78-чизма. Ч.Дарвин тажрибаси.

a – коронгида ўсан майсалар; *b* – ёруғлик бир томондан таъсир этган масофалар.

Фитогормонлар ҳақидағи 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, цитокиниллар, абсцизинлар, этилен ва бошқалар мавжудлиги аниқланди. Фитогормонларни 1938 йилда Бойсен-Йенсен ва 1963 йилда Э.Синнот “ўстирувчи модда-

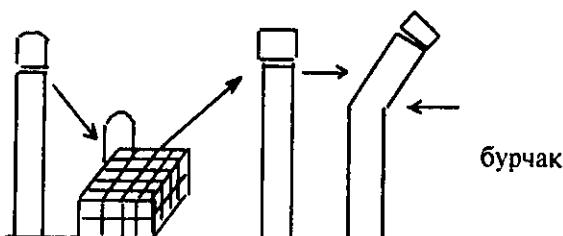
лар" деб аташни таклиф этадилар. Кейинги йилларда улар қўпроқ " ўсимлик гормонлари", "фитогормонлар" деб юритиля бошланди.

Бу бирикмалар ўсимликларнинг ёш баргларида, поя ва илдизларнинг ўсуви қисмларида ҳосил бўлади ва кейин ўсиш жараёнлари фаол жойларга қўчирилади. Улар ўз таъсирларини жуда оз миқдорда амалга оширади, яъни ўсимлик танасидаги бир қанча реакцияларда иштирок этади ва уларни бошқаради.

АУКСИНЛАР. Ўсимликлар пояси ва илдизнинг учки (апикал) қисмида ҳосил бўладиган бир гурӯҳ моддалар ауксинлар дейилади. Улар асосан индол табиатли кимёвий моддалар ҳисобланади. Бундай моддаларнинг мавжудлиги тўғрисида биринчى марта 1880 йилда Ч.Дарвин фикр юритган.

У ўсимликлар ҳаракатининг (тропизмлар) механизмини ўрганиш мақсадида этиолланган 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 хуносага 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 уни кесилган асосий пояга ўрнатилиади. Бунда ўсиш яна тикланганлигини кузатиш мумкин. Чунки кесмадаги ўстирув моддалар агар-агар пластинкасига шимилган бўлиб, пластинка асосий пояга қўйилганда бу моддалар тирик хужайраларга ўтади.



79 - чизма. Вент тажрибаси.



Ауксин
концентрацияси

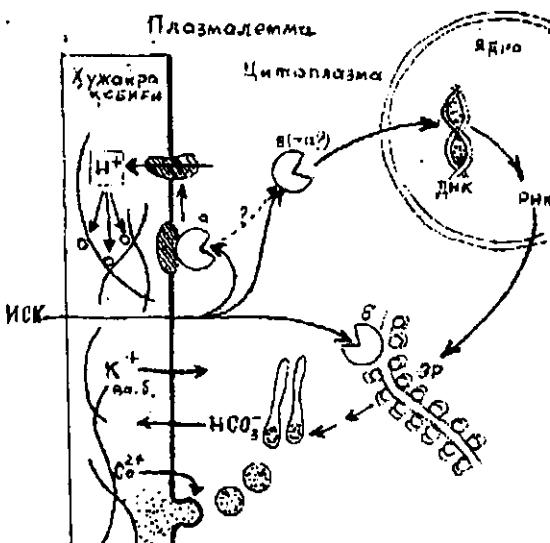


CH_3COOH илдизларнинг учки ўсуви қисмларида ҳосил бўлади ва бошқа органларга қўчира олади.

1935 йилда Ф.Кегел бу ўсимликларда (кенг тарқалган) модда индолил -3-сирка кислота эканлигини аниқлади ва бу гуруҳ бирикмаларига ауксинлар деб ном берди.

Ауксин юнонча “аухапо” – ўсиш маъносини билдиради. Бирикма кўпинча гетероауксин ($C_{10}H_8O_2$) деб аталади. Ўсимликлар пояси ва кислота ўсишига фақат эркин ҳолдаги ауксинлар таъсир этади. Богланган ауксинларнинг физиологик табииати аниқланган эмас.

Ауксинлар ўсимликлардаги муҳим физиологик жараёнларда иштирок этади. Улар ҳужайраларнинг бўлининш 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 тортиб олиш, қариш жараёнларини кечикитириш, мембрана-



80-чизма. Ҳужайра фаолиятига ауксинлар таъсирининг шаклий тасвири
(В.В.Полевои, 1986).

ларнинг фаоллигига таъсир этиш ва умуман, ҳужайраларнинг сўриш қобилиятини ошириш каби хусусиятларга эга.

Ўсиш нуқталарида ауксинлар пояларнинг, илдизларнинг ва баргларнинг 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 йўнайди.

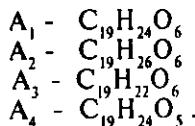
1926 йилда япон олимни Е.Куросава шолининг ҳаддан ташқари тез ўсиб кетишига шолида паразит ҳолда яшайдиган гибберелла замбуруғининг танасидан ажраладиган моддалар сабабчи эканлигини аниқлади.

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 олимни Б.Кросс аниқлади. Шу йилдан бошлаб, аввало, АҚШ ва Англияда, кейинчалик бошқа мамлакатларда гиббереллинлардан қишлоқ хўжалигига фойдаланила бошланди. Ҳозирги вақтда гиббереллинларнинг 60 дан ошиқ хили борлиги аниқланган. Буларнинг ичидаги ёнг кўп ўрганилганлари:



81-чизма. Ўсимлик танасида фитогормонлар ҳосил бўладиган асосий жойлар.



A_3 – гиббереллин кислотаси бошқаларига нисбатан фаол хусусиятга эга бўлганлиги учун қўпроқ ишлатилади. Гиббереллинлар асосан баргларда синтезланади (81-чизма).

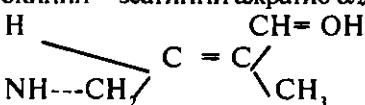
Ёруслик уларнинг синтез жараёнини кучайтиради. Ҳосил бўлган гиббереллинлар флоэма ва ксилема оқими билан ўсимлик танасининг бошқа қисмларига тафқалади. Улар асосан ўсимликларнинг ер ўстки қисмидаги меристема ҳужайраларида тўпланади ва ҳужайраларнинг бўлиниш, чўзилиш фазаларида фаол иштирок этади. Гиббереллинлар, айниқса, ўсимликлар поясининг (паст бўйли шаклларини ҳам)

бўйига ўсишини, гуллаш ва мева туғиш жараёнларини тезлаштиради (82-чизма). Лекин илдизларнинг ўсишига деярли таъсир этмайди.

Гиббереллинларнинг ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланишига таъсири уларнинг ўсимликлар организмида содир бўладиган модда алмашинувига таъсири билан узвий боғлиқдир. Улар таъсиридан фотосинтез жараёни жадаллашади. Нуклеин кислоталари, оқсиллар ва мемброналар таркибида кирувчи фосфолипидларнинг синтези фаоллашади. Бу жараёнларда иштирок этадиган ферментларнинг фаолиги ҳам ошади. Умуман, гиббереллин кучли физиологик фаолиятга эга бўлган бирикмалар ҳисобланади.

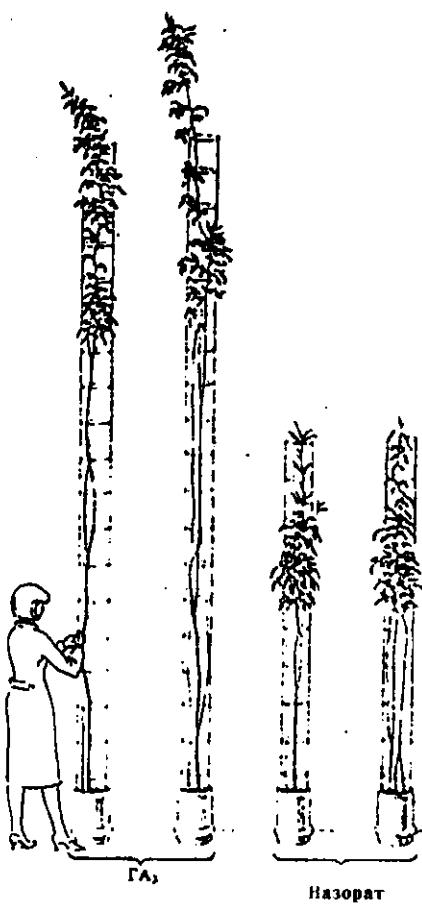
ЦИТОКИНИНЛАР. Бу гурӯхга кирувчи фитогормонлар асосан ҳужайраларнинг бўлинишини фаоллаштиради. Шунинг учун ҳам улар цитокинилар деб ном олди. Уларни 1955 йилда биринчи марта К.Миллер ва Ф.Скуг селд спермасидан ажратиб олдилар. Бу бирикмалар кристалл ҳолда ажратиб олин-

гандан кейин улар 6-фурфуриламинопурин (кетин) эканлиги аниқланди ($C_{10}H_9N_5O$). Кейинчалик кинетин табиий цитонинлар гуруҳига кирмаслиги аниқланди. 1964 йилда Летам макка-жӯхорининг хом донидан табиий цитокинин – зеатинни ажратиб олди:



зеатин

Табиий цитокининлар илдизда ҳосил бўлиб, ўсимлик ксилема ширасининг оқими билан юқорига кўтарилади. Цитокининлар ўсимликлар ҳужайрасининг бўлинини жадаллаштириш билан бир қаторда бошқа жараёнларда ҳам фаол иштирок этади. Улар ўсишдан тўхтаган ва қари баргларда модда алмашинув жараёнини фаоллаштиради, яъни тез қаришдан сақлайди, сарғайиб қолган баргларни қайтадан яшил рангга киритиш хусусиятига эга (А.Л.Курсанов, О.Н.Кулаева). Буларнинг таъсирида баргларда оқсил, нуклеин кислоталари ва хлорофиллининг миқдори ортади. О.Н.Кулаеванинг (1982) кўрсатишича, цитокинин таъсиридан ҳамма шаклдаги РНКларнинг синтези тезлашади. Айниқса, цитокининнинг специфик оқсиллар (рецептор-оқсиллар) билан ҳосил қилган комплекси таъсиридан РНК-полимеразалар ва ядродаги хроматинларнинг фаоллиги ошади. Ўсимликнинг кинетин тўплаган жойларига бошқа органдардан органик моддаларнинг оқиб келиши тезлашади. Цитокининларнинг таъсири бошқа фитогормонлар билан биргаликда кучлироқ бўлади. Масалан, цитокининлар иштирокида дифференциаллашган ҳужайралар яна қайтадан бўлинини мумкин. Цитокининларнинг K^+ , Ca^+ ва H^+ ионлар транспортини фаоллаштиради, деган маълумотлар ҳам бор.

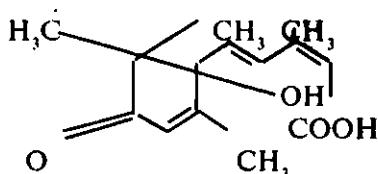


82-чизма. Нашанинг ўсишига гиббереллинларнинг таъсири.

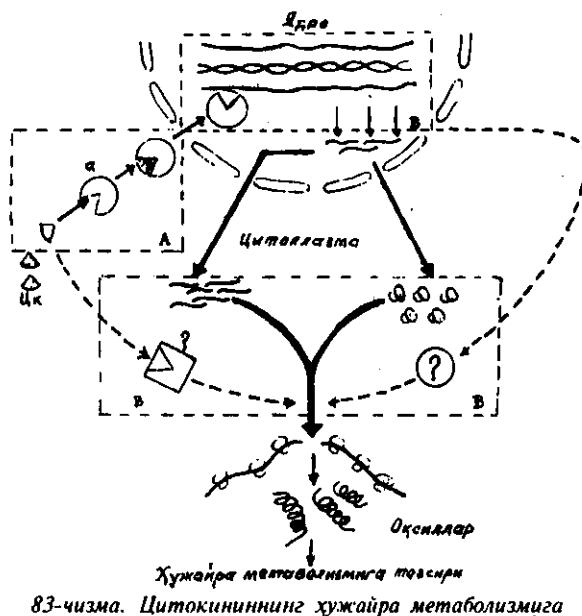
цифик оқсиллар (рецептор-оқсиллар) билан ҳосил қилган комплекси таъсиридан РНК-полимеразалар ва ядродаги хроматинларнинг фаоллиги ошади. Ўсимликнинг кинетин тўплаган жойларига бошқа органдардан органик моддаларнинг оқиб келиши тезлашади. Цитокининларнинг таъсири бошқа фитогормонлар билан биргаликда кучлироқ бўлади. Масалан, цитокининлар иштирокида дифференциаллашган ҳужайралар яна қайтадан бўлинини мумкин. Цитокининларнинг K^+ , Ca^+ ва H^+ ионлар транспортини фаоллаштиради, деган маълумотлар ҳам бор.

АБСЦИЗИНЛАР. Бу бирикмалар биринчи марта 1961 йилда В.Люва Х. Карнс томонидан гўззанинг пишган кўсакларидан кристалл ҳолда ажратиб олинган. Унга абсцизин (инглизча – abscissoн – ажралиш, тўкилиш) деб ном берганлар, чунки бу моддалар баргларнинг тўкилишини тезлаштиради.

1963 йилда Францияда ўстирувчи моддалар бўйича ўтказилган Халқаро конференцияда абсцизинларнинг мавжудлиги тўла тасдиқланди 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 микдорда таъсир этади. Шунинг учун ҳам абсциз кислотаси ўсишни тўхтатувчи гормонлар деб аталган ($C_{15}H_{20}O_4$).



Абсцизинлар фенолли ингибиторларга нисбатан жуда кучсиз концентрацияларда ҳам таъсир этади. Улар ўсимликнинг ўсишини сусайтиришида, уруғларнинг унишини тұхтатишида, ҳом мева ва баргларнинг тұқилишида, 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 нокурай 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, цитокинилар 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 ҳартомонлама ўрганиб, у меваларнинг пишишида иштироқ этадиган гормон, деган фикрни илгари сурди.

Этилен меваларнинг пишишини, мева, баргларнинг тұқилишини тезлаштиради, поя ҳамда илдиzlарнинг ўсишини тұхтатади. Ҳужайраларнинг бўлиниш ва чўзилиш фазаларини сусайтиради, умуман қараш жараёнини жадаллаштиради. Чунки у асосан қариётган баргларда ва меваларда кўп синтезланади.

8.4. ФИЗИОЛОГИК ФАОЛ СУНЬИЙ МОДДАЛАР

Қышлоқ ҳўжалигига физиологик фаол моддаларнинг сунъий шаклларидан фойдаланиш йилдан-йилга ошмоқда. Улар асосан бир неча йўналишда: ўсиш ва ривожланишни тезлаштириш; ўсишни тұхтатиши ва пишишини тезлатиш; бегона ўтларга қарши курашишда ишлатилади.

Ўсиш ва ривожланишни тезлаштириш жараённада қўлланиладиган моддалардан бири гетероауксиндир ($\text{C}_{10}\text{H}_9\text{O}_2\text{N}$). У қаламчаларнинг илдиз чиқарыш қобилиятини кучайтиради. Мевали дараҳтлар 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 дараҳтлари кўчатларининг морфологик пастки қисми 12-24 соат давомида гетероауксиннинг 0,005-0,02 фоиз эритмасига ботирилиб қўйилади.

Гиббереллинишар қышлоқ ҳўжалигига 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 бўлимидағи цитология ва генетика институтида гиббереллинларнинг янги бирикмаси

ишлаб чиқилди ва унга “гипберсерб” деб ном берилди. Бу бириманинг таркиби анча мураккаб бўлиб, унга барча табиий гипбереллинлар киради. Гипбереллин кислотасидан (A_3) анча фаол ва олиниши арzon ҳисобланади. Ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланишини тезлаштиради. Самародорлиги гипбереллин кислотасидан юқори туради. Масалан, помидорларга гуллаш фазасининг бошланишида гипбереллиннинг 0,005-0,0075 эритмаси пуркалганда ҳосилдорлик 15-20 ц.га ошган.

Гипбереллинларнинг самародорлиги, айниқса, уруғсиз меваларда, узумчилиқда, каноп, тамаки, помидор ва бошқаларда анча юқори бўлади.

Гипбереллин кислотаси таъсир эттирилган узумнинг кичик шингиллари жуда йириклишиб кетади. Бу асосан майдага меваларнинг ўсиши фаоллашиши натижасида содир бўлади.

Энди йигиштирилиб олинган картошка туганакларига гипбереллин кислотасининг паст концентрацияли эритмаси (1-2 мг/л) таъсир эттирилганда уларнинг ўсиши тезлашади. Бу усуслдан картошка иккинчи марта экиласидиган жанубий ҳудудларда фойдаланиш катта аҳамиятга эга.

Физиологик фаол сунъий мөддадар сабзавотчиликда ва мевачиликда ёш мева тугунларининг ва хом меваларнинг тўқилиб 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 (хлорхолин-хлорид, 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 ога. Энг фаол ўсиш, секин ўсиш ва тиним даврлари ритмик равишида нағбатлашиб туради. Бундай ритмик даврийлик йил фаслларининг алмашиниб туриши билан бօғлиқ. Фақат доим нам ва ҳарорати кам ўзгарадиган троғик ерларда ўсимликлар бутун йил давомида тўхтовсиз ўса олади. Фасллар асосида иқлим шароити ўзгарадиган барча ерларда ўсимликлар куздан бошлаб, асосан қишидан ўсишдан тўхтайди, баргларни тўқади, ҳатто ёш повдларидан ҳам ажралади, яъни тиним ҳолатига ўтади. Тиним ҳолатида барча ҳаётий жараёнлар тўла тўхтамайди, балки фаол молда алмашинув жараёни жуда секинлашади. Тиним ҳолатига ўтган дарахтлар, буталар, кўп йиллик ўтлар, туганаклар, илдизпоялар, уруғлар ва умуман тирик хужайраларга эга бўлган ўсимлик органлари ва бутун ўсимликларда нафас олиш тўхтамайди. Фақат нафас олиш жадаллиги жула паст бўлади.

Ўсимликлардаги икки хил тинимлик яхши ўрганилган: мажбурий тинимлик; физиологик тинимлик.

Мажбурий тинимликнинг асосий сабабчиси ташқи шароит омиллариридир. Яъни ўсиш учун зарур шароитнинг йўқлиги сабабли ўсимлик тинимлик ҳолатига ўтишга мажбур бўлади. Мажбурий тинимлик даврийлиги айниқса, дараҳтлар, мевали дараҳтларда 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 дараҳтларнинг 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 маҳсус органлари – илдиз туганаклар, пиёзбошлар, илдиз поялар ҳолатида ўтказадилар. Ёзниг жазира маисицларини ҳам шу ҳолатда ўтказишлари мумкин. Уруглар ҳам сувнинг миқдори кам бўлғанда ўзгаришнинг тинчлик ҳолатини сақлайди. Агар улар етарли сув билан таъминланса, фаол ўсиш бошланади.

Физиологик тинимлик ўсимликтининг 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 фитогормонларнинг баланси (ИАК, цитокинилар, гибереллинлар ва АБК) орқали тинимлик бошқарилади. Тинимлик ҳолатида АБКнинг миқдори кўп, аксинча тинимликтан чиққанда эса гибереллин ва цитокиниларнинг 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 йигиштириб олинган уруглари маълум вақт ўтмагунча унмайди. Буни уларнинг йигиштириб олингандан кейинги тинимлик даври ёки пишиб етилиш муддати билан изоҳлаш мумкин. Бу давр ўсимликлар турларига боғлиқ. Масалан, буглой донларида 2 ҳафтадан 2 ойгача, чигитда бир ой, гиолосларда 150-160 кун ва ҳоказо бўлади.

Тинимлик ҳолатининг хусусиятларини ўрганиш натижасида уларни бошқариш усувларини ишлаб чиқиш ва бундан самарали фойдаланиш мумкин.

Уругларни экиш олдидан қиздириш усули билан тинимлик даврини қисқартирса бўлади. Эфиризация ва иссиқ ванналар усули ҳам яхши натижада беради. Масалан, сирен буталари ёпиқ илишда бир-икки кечакундуз давомида эфир буғларида сақлансан, тинимликтан чиқиб, тез ўса бошлайди ва гуллайди. Ўсимликтининг ер усти қисми 30-350 мм. гача иситилган сувга туширилиб, 9-12 соат тутилади. Шундан сўнг ўсимлик ўсиш учун қулай

шароитта кўчирилади. Эндигина йигиштириб олинган картошка туганларини қайта экиш учун уларни 30 минут мобайнида 0,00025-0,0005 физли гиббереллин ва 2 тиомочевина эритмаларида ивитиш етарли.

Мевали дараҳтларнинг уруғларини тезроқ тинимликдан чиқариш учун стаификация усулидан фойдаланилади. Бунда олми, нок, шафтоти, ўрик каби боғдорчиллик дараҳтларининг уруғлари нам қумга кўмилиб, совукроқ жойда (+ 5° га яқин) сақланади. Натижада уруғларнинг тинимлик даври баҳорга чиқиши билан тамом бўлади ва улар бир текис униб чиқади.

Уруғлар таркибидаги табиий ингибитор абсизин кислоганинг (АБК) миқдорини ўзгартириш усули билан ҳам тинимликни бошқариш мумкин. Масалан, тисса дараҳтининг тинимликлаги уруғ АБК ни ювуб чиқарадиган озиқа эритмасида ивитилса, уруғлар уна бошланади. Аксинча, ювилган уруғлар АБК ёрин масида ивитилса, улар яна гинимликка ўтади ва унмайди.

Айрим вақтларда ҳосил сифатини яхши сақлаш учун тинимликни узайтириш ҳам зарур бўлиб қолади. Қишида сақланадиган картошка эрта баҳордан уна бошлайди ва захира озиқа моддаларни кўп сарфлайди. Бунинг олдини олиш учун 0,5 фоиз гидрол эритмасини пуркаш тавсия этилади. Бундай картошканалар 5 ойгача яхши сақланади.

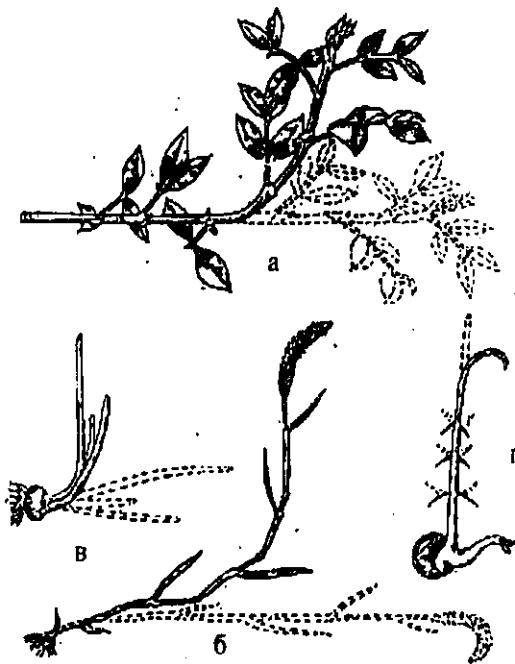
Шундай қилиб, маҳсус усуllibардан фойдаланиб, уруғлар ва ўсимлик органларининг тинимлик даврини бошқариш мумкин. Бу жаравёнларнинг физиологик асосларини ўрганиш қишлоқ хўжалигига катта аҳамиятга эга.

8.6. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ҲАРАКАТЛАРИ

Ўсимликларнинг ўсуви органилари ташқи таъсир натижасида эгилиши, ётиб қолниши ва янгидан яна тик бўлиб ўсиши мумкин. Бу улардаги ҳаракатлар натижасидадир. Ўшиш ҳаракатлари бир неча хил бўлади: тропизмлар, настик ҳаракатлар, нутация ҳаракатлари ва бошқалар.

ТРОПИЗМЛАР. Тропизм ҳаракатини ўсимликларга бир томонлама таъсир қиласидаган ташқи шароит омиллари вужудга келтиради. Тропизм юонча сўз бўлиб, “tropos” – бурилиш маъносини билдиради. Табиатда тропизм ҳаракатларига кўплаб мисол келтириш мумкин. Уларнинг асосий сабаби шундаки, поя, илдиз ва барг ўсуви қисмларининг бир томонидаги хўжайралар тезроқ чўзилади ва ўсади. Хўжайраларнинг бундай тез ўсишига фитогормонлар (ИСК, АБК) сабаб бўлади. Бу ўстирувчи моддалар иштирокида ўсуви органнинг тезроқ ўсган томони ташқарига қараб қуббасимон бўлиб чиқади, ўшиш секинлашган томони ичига қараб букилади ва ўсимлик органи ўшиш секинлашган томонга эгилади. Тропизмлар мусбат ва манфий бўлади. Таъсир этувчи манбага қараб ўйналиган 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 поядга 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 ўсуви органлари яна тик бўлиб ўсади. Бу уларнинг ўсиш жараёнининг хусуси



84-чизма. Манфий (A-Б) ва мусбат геотропизм эгилшилар.
а–бурчоқ; б–галладошлар пояси; в–пиёзнинг ёш пояси; г–нўхат майсасининг илдизи.

сиятларидан келиб чиқади. Масалан, нўхат ўсимтасини олиб горизонтал ҳолатга қўйсан, бир неча соатдан сўнг унинг пояси юқорига, илдизи пастга қараб эгилади. Агар илдизчаларнинг устига туш билан бир-биридан маълум узоқликда белгилар қўйсан, у ҳолда илдизнинг қайси жойи энг кўп чўзилса, шу жойнинг энг кўп пастга томон эгилганлигини кўрамиз. 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 сақлади. Шунинг учун ҳам улар горизонтал ҳолатга тушиши билан бўғимнинг пастки томони юқорига 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 учидаги 1-2 мм жойида тўпланади. Ч.Дарвин (1880) ўз тажрибаларида учи кесилган илдиzinинг горизонтал ўсиб, ернинг тортиш кучини сезиш қобилиятини йўқотганligини аниқлаган.

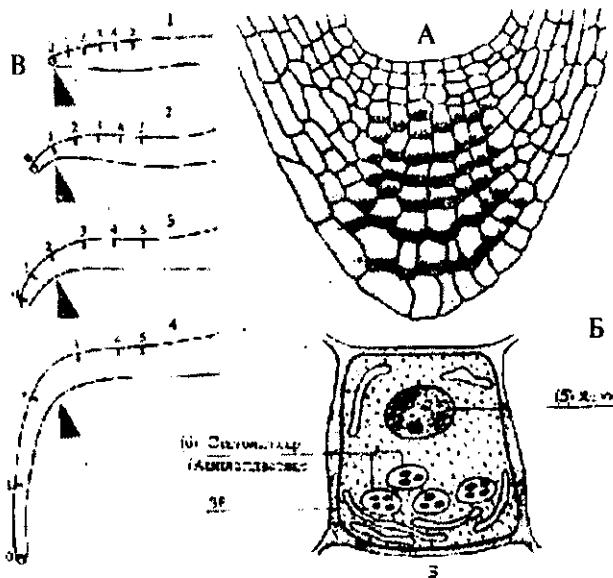
Ўсимлик ерѓинг тортиш кучи йўналишини қандай сезганлигини аниқлаш муҳим аҳамиятга эга. Кейинги йилларда бу жарабён механизмини ўрганиш соҳасида бир қанча ишлар қилинди. Айниқса, ўсиш гормонлари ҳақидаги таълимот бу масалани ҳал қилишда анча ёрдам берди. Бунда турли органларнинг геотропик сезиш ҳудудйнинг ўсиш гормони тайёрловчи ҳудуди билан тўғри келиш факти муҳим аҳамиятга эга бўлади. Тажрибаларда – индолил сирка кислотасининг (ИСК) ҳаракатини ўрганиш натижасида унинг геотропизмга ҳам алоқаси борлиги аниқланди. Бу гормон қаерда кўп тўпланса, ўша ердаги ҳужайраларнинг ўсиши тезлашади.

Илдизларда синтезланадиган абсцисин кислота (АБК) – ингибиторнинг микдори ҳам катта аҳамиятга эга. Бу бирикмалар тўпланган ҳужайраларнинг ўсиши жуда секинлашади. Илдизлар горизонтал жойлаштирилганда, АБК ўсуви қисмининг пастки ҳужайраларида тўпланади ва уларнинг ўсишини сусайтиради. Натижада ўсуви 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 яқинроқ жойда сақланса, ўсимликлар ёруғлик тушган томонга эгилади. Ёруғлик манбаидан тескари томонга қараб эгилиш манфий фототропизм дейилади. Барг пластинкасининг қуёш нурларига пер-

пендикуляр равишида жойланиш қобилияти диафототропизм дейилади. Умуман, дарзовентрал тузилишга эга бўлган органлар, яъни устки ва остики томонларининг тузилиши фарқ қиласидиган (барглар) органлар – диафототропизмга, радиал тузилишдаги ўқ органлар эса мусбат ёки манфий фототропизмга эга бўладилар.



85-чизма. Илдизнинг геотропик реакцияси:

A–илдиз қинидаги статоцитлар;

B–статоцитларнинг тузилиши; *B*–илдизларнинг геотропик эгилиши; 1–илдизнинг бошлангич 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 меъерида ёруғликда мусбат хусусиятга эга бўлса, мусбат эгилишлар манфий эгилишларга айланади.

Ўсимлик ҳәтида фототропизм катта аҳамиятга эга. Чунки ўсимликлар ва уларнинг барглари ёруғлик энергиясидан яхшироқ фойдаланиш учун энг қулай ҳолатда жойлашади. Фототропик ҳаракатлар умуман дарахтларнинг соясида, уй ичидаги ёруғлик сийрак бўлган жойларда очиқ жойларга нисбатан яхшироқ сезилади. Фототропизм хлорофиллнинг бўлишига боғлиқ эмас. Аксинча, хлорофилли ўсимликлар (коронгида ўстирилган) яшил ўсимликка нисбатан кўпроқ сезир бўладилар. Шунинг учун ҳам, одатда аниқ фототропик тажрибалар учун коронгида ўсанг ўсимликлар ишлатилади. Бундай тажрибалар қоронги қутиларда ва хо-

наларда олиб борилади. Ёруглик бир томондаги кичкина тешик орқали киради. Бундай тажрибаларда ўсган ўсимликлар ёруглик тушадиган тешик томонга эгилади. Агар ўсимликнинг ўсиш нуқтасини қора қофоз билан ёки бошқа қалпоқча билан ёпиб, kleоптил қисмини бутунлай қопласак, пояда ёруглик томонга эгилиш бўлмайди. Аксинча, поянинг пастки қисмини очиқ қолдирсак, ўсимлик бутунлай ёритилгандек эгилади. Демак, ёругликни 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 ҳужайраларнинг ўсиши жадалроқ бўлади ва поя эгилади.

Ёруглик спектрининг ҳамма нурлари ҳам бир хил фототропик таъсир қиласвермайди. Унинг қизил нурлари энг оз таъсир этади ва қисқа тўлқинли нурлар томонига ортиб боради. Спектрининг кўк ранги (465 нм) қисмida энг юқори фототропик сезигирлик бўлади, кейин спектрининг кўк-бинафша ранги қисмida пасая бошлайди.

Ўсимликларда кимёвий моддаларнинг таъсири натижасида содир бўладиган ҳаракат ҳемотропизм дейилади. Бу ҳодиса организмларга йўналтиришга ёрдам беради. Ҳемотропизм мусбат ва манфий бўлиши мумкин. Мусбат ҳемотропизм асосан турли озиқа моддалари таъсирида вужудга келади. Чунки илдизлар улар томонга ўсади. Манфий ҳемотропизм кислоталар, ишқорлар ва бошқа ҳар хил заҳарли моддалар таъсирида вужудга келади. Бу хусусиятлар илдизлар учун катта аҳамиятта эга. Ҳемотропизм туфайли илдизлар тупроқдаги органик ва аниорганик ўғитларга томон ўсади ва улардан яхши фойдаланади. Илдизлар нокулай кимёвий таркибга эга бўлган тупроқ қатламидан қочади.

Ўсимликларда муҳитнинг намлиги таъсир қилиши натижасида содир бўлган ҳаракати гидротропизм дейилади. Бу ҳаракат кўпроқ илдизларда бўлади. Нам тупроқ ичиди нотекис тарқалган вақтда илдизлар намлироқ жойларга йўналади. Ҳатто очиқ ҳавода ҳам илдизларнинг намланган сатҳлар томонга қараб эгилганликларини кузатиш мумкин. Гидротропик сезигирлик ҳам илдизнинг ичиди бўлади.

Ўсимликларда ҳарорат таъсири натижасида содир бўладиган ҳаракат термотропизм дейилади. Бунда ҳароратнинг нотекис тарқалиши натижасида илдизларнинг 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 со-вуқроқ томонга эгилади (манфий термотропизм). Ҳарорат даражалари ўсимлик турларига боғлиқ. Масалан, ҳарорат нўхатлар учун 32°C

ва маккажӯхори учун 38°C дан кам бўлганда мусбат эгилишлар, ундан ошганда манфий эгилишлар содир бўлади.

НАСТИК ҲАРАКАТЛАР. Бутун ўсимликка баравар таъсир қиласидан қўзгатувчилар (ҳарорат, ёргулик ва бошқалар) воситаси билан бўладиган ҳаракатлар – настик ҳаракатлар дейилади.

Кун билан туннинг алмашиниши 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 алмасиб 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-чиизма. Ловия барғи: а – кундузи; б – кечаси.

Никтинастик ҳаракатнинг содир бўлишига ёргулик ёки ҳароратнинг ўзгариб туриши сабаб бўлади (фотонастия ёки термонастия). Термонастик ҳаракатга лола гулининг очилишини мисол қилиш мумкин. Яъни ёпиқ ҳолдаги гулларни иссиқ жойга киргазиши билан тезда очила бошлиди.

Баъзи гуллар (нилуфар, қоқи ва бошқалар) фақат ёргуликда очилади. Булар фотонастияга мисол бўлади. Кўп ўсимликларнинг барглари ҳам кечаси осилиб, вертикал ҳолатга, кулидузи эса горизонтал ҳолатга ўтади (86-чиизма).

Ўсимликлар ҳар хил тебранишларга ҳам жавоб қайтаришади. Бунга сейсмонастик ҳаракатлар дейилади. Буни бўтакўз гулида кўриш мумкин. Гулнинг оталик ипларига тегиши билан улар дарҳол қисқаради. Натижада оналикни ўраб олган чангдонлар пастга қараб эгилади. Зирк ўсимлигининг оталик иплари алоҳида ёстиқчаларга тегиб қолган вақтда уларнинг асослари тез эгилиб, чангдоилар оналик тумшикчасига урилади. Бу ҳаракатлар ўсимликларнинг чангланиш жараёнига боғлиқ.

Сейсмонастик ҳаракатларга уятчан мимоза (*Mimosa pudica*) жуда яхши мисол бўлади. Агар мимозанинг баргига озгира тегилса у дарҳол осилиб қолади (87-чизма). Бу ҳаракатланиш механизми бўғинларнинг устки ва пастки ярмида тургор ҳолатининг ўзгариб туриши натижасида содир бўлади. Титраш вақтида бўғинларнинг пастки ярмида протоплазманинг ўтказувчалиги бирданига ортади ва шунгача таранг бўлиб турган ҳужайра пўсти протоплазманинг қаршилигига учрамаганлиги сабабли қисқариб, ҳужайра шираси сувнинг бир қисмини ҳужайра оралиқларига чиқаради. Натижада тургор ҳолати пасаяди, аммо бўғинларнинг устки ҳужайралари тургор ҳолатида қолганлигидан, у бўғинни пастга қараб эгади ва шу сабабли барглар ҳам пастга эгилади. Бироз вақт ўтгандан кейин суюқлик қайтадан шимилади ва бўғин тўғрилануб қолади.

Умуман, ўсимликларда бундай ҳаракатнинг мавжудлиги ҳимоя вазифасини бажаради. Тропик ўрмонларда бўладиган тўхтовсиз бир неча кеча-кундуз давомидаги ённингарчиликдан заарланмасдан сақланиши мумкин. Сейсмонастик ҳаракатлар ҳашаротхўр ўсимликларда ҳам кузатилади. Уларнинг ҳам ҳаракат механизми ҳужайраларни ташки таъсиrot натижасида ўз тургор ҳолатирини ўнгартриш қобилиятига асосланган.

НУТАЦИЯ ҲАРАКАТЛАРИ. Табиатда бошқа ўсимликларнинг танасига ўралиб ёки чирмашиб ўсувчи ўтсимон ўсимликлар мавжуд. Бундай ҳаракатга нутация ҳаракати дейилади. Бу гуруҳга кирувчи ўсимликларнинг ўсиш нуқталаридағи доиравий ҳаракат поя ички ва ташки томонларининг бир меъёrlа ўсмаганлиги натижасида содир бўлади. Айниқса, доиравий нутация чирмашиб ўсувчи ўсимликларнинг (печак ўтлар, зарпечак, лианалар ва бошқалар) пояларила яхши ҳаракатланали. Бу ўсимликларнинг бир марта айланиш узунлиги 2 дан то 12 соатгача давом этиши мумкин. Кўлчилик лианалар чапга, яъни ўсиш нуқталари соат стрелкасига қарама-қарши ўсади. Бошқа гуруҳлари эса ўнгта – 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 чирмасиб, энг юқори қисмгача кўтариладилар.

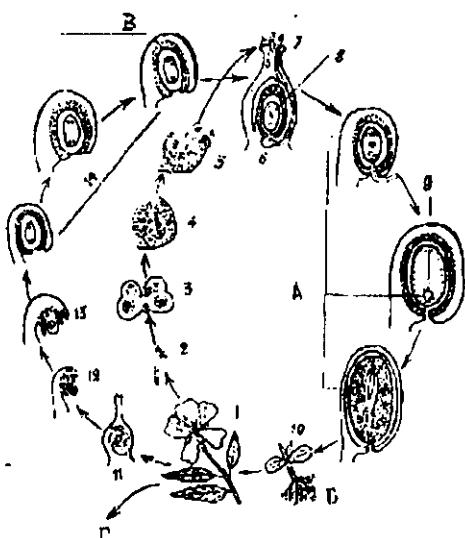


87-чизма. Мимозанинг шохи:
чал томонда – иккита очик барг; ўнг
томонда қўзғалиш натижасида
осилтан ва ёнигтан барг.

8.7. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ РИВОЖЛАНИШ БОСҚИЧЛАРИ

Ўсимликларнинг ҳаётйи цикли (онтогенези) тухум ҳужайранинг уругланиши ва зиготанинг ҳосил бўлишидан бошланади ва то табиий ўлишигача давом этиб, мустақил ривожланиш жараёнларини ўз ичига олади. Ҳаёт циклининг бошланиши асосан вегетатив органларнинг ўсиш жараёнилари билан тавсифланади. Кейин вояга етиш, кўпайиш, охираша қариш ва ўлиш билан якунланади. Умуман, бу циклнинг асосини ўсиш ва ривожланиш ташкил этади. Ўсимликтарнинг 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 яратишdir. Ривожланиш жараёнида эса ўсимликлар танасида биринкетин кечадиган сифатий ўзгаришлар содир бўлади.

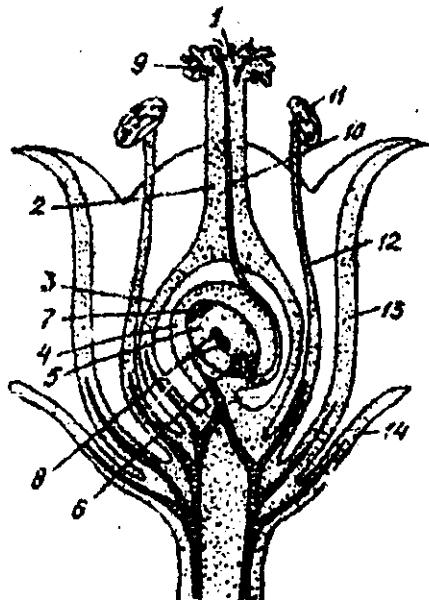
Олий ўсимликларнинг ҳаёт циклини тўрт босқичга бўлиш мумкин:
 1) эмбрионал; 2) ювенил (ёшлик); 3) репродуктив (вояга етиш ва кўпайиш); 4) қариллик (ёки табиий ўлим).



88-чизма. Ёпикуруни ўсимликлар онтогенезининг босқичлари:
 А—эмбрионал; Б—ювенил; В—вояга етиш ва кўпайиш; Г—қариш; 1—гул;
 2—чанглаги; 3—микроспора (чанг)нинг оналии ҳужайрали чандони; 4—
 микроспоралар тетрадаси (тўртлиги); 5—чанг доначалари; 6—стилган мевачи
 (уругчи); 7—чангланиш; 8—муртак халтаси; 9—ёш муртак; 10—майса;
 11—стилмаган мевачи; 12—тўрт мегаспорали (макроспоралар) уруг муртак; 13—бир
 мегаспорали уруг муртак; 14—муртак халтасининг ривожланиши;

ЭМБРИОНАЛ БОСҚИЧ. Онтогенезнинг эмбрионал босқичи зиготадан бошлаб то урганинг пишишигача бўлған даврда муртакнинг ривожланиш жараёнларини ўз ичига олади (88-чизма).

Барча ёпикуругли ўсимликларда ургуланиш жараёни олдидан чангланиш бўлади. Яъни чанглар оналиқ тумшуқасига тушади ва тумшуқчадан ажралиб чиқсан 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 ург куртакчаси ёки муртак халтачасига етгач



88-чизма. Ёпикуругли ўсимликлар гулнинч тузилиши:

- 1—тумшуқча;
- 2—устунча;
- 3—тугунча;
- 4—уруг куртак;
- 5—муртак қончаси;
- 6—тукум ҳужайра;
- 7—антіпардалар;
- 8—иккита қутбний маглалар;
- 9—гумшукчада унієттан чанг донатаси;
- 10—чанг найи;
- 11—чангдон;
- 12—чангчи нипи;
- 13—гуттој;
- 14—гузкоса.

очилади ва унлаги иккина сперманинг бигтаси түхум ҳужайра ядроси билан, иккинчиси муртак халтасинин иккимамчи ядроси билан қўшилиб ургуланиди (бу ҳодиса йирик цитолог олим С.Т.Навашин томонидан очилган). Ургуланган ҳужайраларнинг бўлинниш жараёни бошланади. Айни вақтда ург куртакчасида ва гулнинг боинқа бўлакчаларида бир қанча боинқа ўзиарипшлар ҳам юз беради. Ург куртак пардалари ўсиб ург қобигини, тугунча деворчалари эса ўсиб мева қаватини ҳосил қиласади. Мева қаватини ҳосил қилинша кўпинча гул тагзиги ҳам қисман иштирок этади. Гулнинг боинқа қисмлари тўқишиб кетади (89-чизма).

Ургуланиш жараёни тугагандан кейин зиготада РНКнинг синтези тезлашади ва тўплана бошлайди. Эндоспермининг ривожланиши учун ИСК ва цитокинин керак бўлади. Улар урганинг нущеллус қисмидан оқиб келали. Бу оқим доимий хусусиятга эга. Муртакнинг ривожланиши би-

лан бир қаторда ҳужайраларда ИСКнинг концентрацияси ҳам ошиб боради ва цитокинилар тўхтосиз оқиб келаверади.

Уруғ муртагининг ривожланиши ва дифференциацияси бирин-кетин бориб, бир неча гуруҳ дастлабки органларни ҳосил қилувчи ҳужайралар шаклланади (поя, илдиз, уруғбаргчалар) ва прокамбий пайдо бўлади. Шу билан бир вақтда уруғда захира моддалар ҳам тўплана бошлайди. Бу моддалар уругга асосан сувда яхши эрийдиган бирикмалар (шакарлар, аминокислоталар, ёғ кислоталари) ҳолида оқиб келади ва у ерда сувда бутунлай эримайдиган бирикмалар (крахмал, ёғлар, оқсиллар) ҳолатида тўпландади.

Уруғлар ривожланишининг бу босқичи жуда фаол хусусиятга эга бўлиб, ИСК цитокинилар 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 камая бошлайди. Тўла пишган уруғларда сувнинг миқдори жуда кам бўлади. Шу билан биргаликда ауксинилар, цитокинилар, гиббереллинларнинг ҳам миқдори камаяди. Абсиз кислотанинг миқдори эса аксинча кўпаяди.

Шундай қилиб, уруғда муртакнинг ривожланиш жараёнлари фитогормонлар иштирокида содир бўлади. Дастлаб фитогормонлар эндосперм ва бошқа тўқималардан оқиб кела бошлайди, кейинчалик улар ўзлари фитогормонларни синтезлайди ва ҳатто ауксиниларни атрофга ҳам чиқаради. Пишган уруғларда эса бу жараён тўхтайди.

ЮВЕНИЛ БОСҚИЧ. Бу ўсимликларнинг ёшлик босқичи ҳисобланади. Уруғларнинг унишидан бошлаб то ўсимликларда репродуктив органлар ҳосил қилиш қобилиятининг пайдо бўлишигача давом этади. Ювенил босқичда ўсимликларнинг вегетатив органлари (поя, новдадар, илдиз тизими ва барглар) тўла шаклланади. Ўсимликлар асосан вегетатив масса тўплаш билан тавсифланади. Бу босқичда ўсимликларда жинсий кўпайиш қобилияти бўлмайди.

Уруғларнинг униш жараёнлари юқорида кўрсатилган эди. Уруғ муртагидан ўсиб чиқсан илдизчаларда фитогормонларнинг (гибберелин, цитокинилар) синтези бошланади. Синтезланган фитогормонларнинг бир қисми пояга ўтказила бошланади. Натижада ёш илдизлар тупроқдан озиқлана бошлайдилар. Фитогормонлар билан таъминланган гипокотилнинг (асосан икки паллалиларнинг уруғида) ёки мезокотилнинг (ғаллаларда) чўзилиши натижасида поя ўсади. Ер устигача чиқсан, этиолланган поячада эпикотил (биринчи ҳақиқий бўғим оралиғи) ва баргларнинг ўсиши жадаллашади. Ёш ўсимликлар хлорофиллнинг ҳосил бўлиши натижасида яшил рангта киради ва автотроф озиқланишга ўтади. Ўсимликларнинг атмосферадан ва тупроқдан озиқланиши ва ўсиш жараёнларининг фаолланиши натижасида ўсимликлар тўла шаклланади ва вегетатив масса кўп миқдорда тўпландади.

Ювенил даврнинг давоми ўсимлик турларига боғлиқ. Бу одатда бир неча ҳафтадан (бир йиллик ўсимликлар) то ўнлаб йилларгача (дарахтлар) давом этиши мумкин. Бу даврда ўсимликларнинг илдиз ҳосил қилиш қобилияти кучли бўлади ва ундан бодорчилика фойдаланилади. Чунки қаламчаларда ауксинларнинг миқдори кўп бўлади. Бу даврнинг охирига келиб, ўсимликларда репродуктив органлар ҳосил қилиш қобилияти вужудга келади.

ВОЯГА ЕТИЛИШ ВА КЎПЛАЙИШ 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 қиласди.

Ҳаётида бир марта гуллаб мева тугувчи ўсимликлар монокарпик дейилади. Буларга барча бир йиллик ўсимликлар, айрим икки йилликлар (сабзи, қарам, пиёз) киради. Кўп йиллик ўсимликларнинг ичидаги ҳам монокарпиклар бор. Масалан, бамбук 20-30 йил яшаб, бир марта гуллайди ва меваси етилгандан кейин қурийди. 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 чўлларида 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 дараҳтлар ҳам шулар жумласига киради.

Ўсимликларнинг гуллаш босқичига ўтиши мураккаб жараёнлардан иборат бўлиб, ички ва ташқи омилларга боғлиқ. Экологик омиллардан ҳарорат (яровизация), кечакундуз, ёргулик ва қоронгилик даврларининг алмашиб таъсири этиши (фотопериодизм) ёки эндоген омиллар ўсимликларнинг гуллаш жараёнида муҳим аҳамиятга эга бўлади.

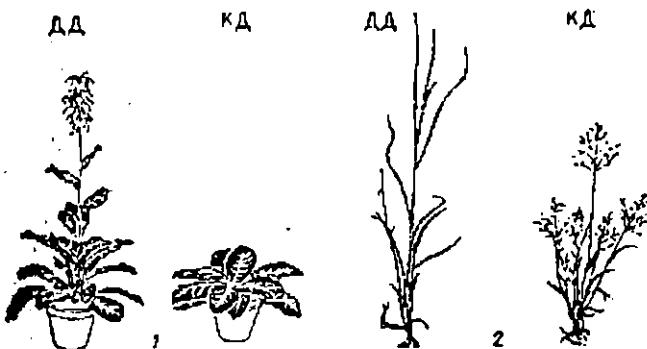
Яровизация, яъни паст ҳароратнинг таъсири асосан кузги ўсимликлар учун зарур ҳисобланади. Бундай зарурат бўлмаган ўсимликлар баҳорилар дейилади. Яровизация, одатда 1-3 ойгача давом этиб, энг самарадор ҳарорат 0° дан 7°C гача ҳисобланади. Иссиқевар ўсимликларда эса $10-13^{\circ}\text{C}$ бўлиши мумкин. Шу омилнинг таъсири асосан бўлинуб кўпайиш жараёнидаги фаол ҳужайраларда содир бўлади (муртакда, поядга ва барглардаги апикал меристемаларда). Бу жараёнларнинг физиологик табииати ҳозиргача гўла ўрганилмаган. Лекин айрим ўсимликларнинг тўқималарида яровизация натижасида кўпайиш аниқланган. Айрим ўсимликлар яровизациясиз гуллайди, бошқаларининг эса гуллаш вақти паст ҳарорат таъсири этганда анча тезлашади.

Биринчи марта фотопериодизм тушунчасини америкалик олимлар У.Гарнер ва Г.А.Аллард (1920-1923) киритдилар. Кечакундуз ёргулик даврининг узун ёки қисқа бўлиши ҳам ўсимликларнинг гуллаш тезлигига фаол таъсири этади. Бу таъсири ўсимлик турларига боғлиқ бўлиб, улар узун кунлик (ДД), қисқа кунлик (КД) ва нейтрал гуруҳларга бўлинади. Узун

кунлик (яни кеча-кундузнинг ёруғлик даври қоронгиликка нисбатан узун бўлади) ўсимликларга асосан галлалар, кунгабоқар, лавлаги ва бошқаларни мисол қилиш мумкин. Бу ўсимликлар кечакундузнинг ёруғлик даври қанча узун бўлса, шунча тез гуллаш босқичига ўтади (90-чизма). Қисқа кунлик ўсимликларга – шоли, қаноп, маккажӯхори, гўза, тамаки ва бошқалар киради. Бу ўсимликлар кечакундузнинг 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 қиласди. 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. Чайлаҳян “ўсимликлар ривожланишининг гормонал назарияси”ни таклиф этди. Бу назарияда қулаг фоторегуляцияда ўсимликларнинг баргларида гуллаш гормони – флориген ҳосил бўлади ва у гуллашга ўтишини таъминлайди, деб тушунтирилади.



90-чизма. Узун кунлик тамаки (1) ва қисқа кунлик тариқ (2) ўсимликларига узун кун (ДД) ва қисқа куннинг (КД) таъсiri.

Кейинчалик узун кунлик ўсимликларга гиббереллин эритмаси пуркалганда уларнинг гуллаши анча тезлашгани аниқланди (А.Ланг, 1956). 1958 йилда М.Х.Чайлаҳян флориген биокомпонентлардан иборат деган гипотезасини илгари сурди. Бу гипотеза бўйича гуллаш гормонлари гиббереллин ва антезинлардан иборат деб тушунтирилади. Кейинчалик М.Х.Чайлаҳян (1978) бу гипотезани тажриба орқали исботлади (91-чизма). Ўсимликларнинг гуллаш жараёни бошланиши учун баргларда маълум миқдорда гиббереллинлар ва антезинларнинг тўпланиши шарт эканлигини кўрсатди. Узун кунлик ўсимликларнинг баргига 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 таъсирида кўпроқ антезинларни тўплайди ва ўсимликларнинг гуллашини тезлаштиради. Нейтрал ўсимликларда эса гиббереллинлар ва антезинлар бир меъёрда тўпланиб боради ва барг тўқималарида маълум миқдорда тўпллангандан 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 ўсимлика (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 тариқ ўсимликларининг гуллашига гиббереллиннинг таъсири (Чайлахян, 1988):

a-рудбеки қисқа кунда: 1-гиббереллин пуркалган; 2-назорат; *b*-тариқ 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 бироз 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.

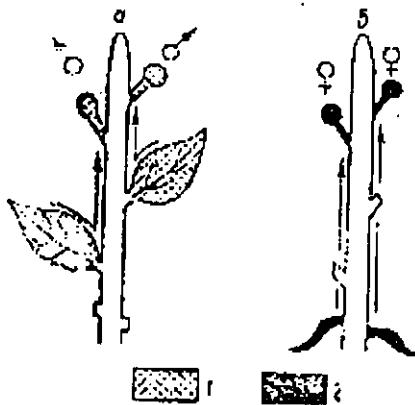
И чки ва ташқи омилларнинг таъсири натижасида ўсимликлар жинсий хусусиятларининг бундай ўзгариши асосан фитогормонлар синтезига боғлиқ эканлиги кўрсатилмоқда. 1977-1982 йилларда М.Х. Чайлахян ўз ходимлари билан ўтказган тажрибаларида бу тушунчани тасдиқлади. Агар ўсимликнинг илдизлари кесиб ташланса, цитокинилар синтези тўхтайди (чунки цитокинилар илдизда синтезланади) ва кўпроқ гиббереллинлар тўпланади (чунки гиббереллинлар баргларда синтезланади). Бундай ўсимликларда эркаклик хусусиятлари ва гуллари кўп ҳосил бўлади (92-чизма). Баргларни кесиб ташлаш эса аксинча самарадорликка эга. Яъни ургочи гуллар кўпаяди. Шунинг учун ҳам шаҳрларда ўсадиган эркак теракларнинг ҳар йили шохларини кесиш баргларининг камайишига, натижада ургочи гуллар ҳосил бўлишига ва парлар миқдорининг камайиб кетишига сабаб бўлади.

Умуман, ўсимликларнинг илдиз тизими цитокиниларни синтез қилиб, ўсимликларнинг ургочилик хусусиятларини бошқаради. Барглари эса гиббереллинларни синтез қилиб, эркаклик хусусиятларини жадаллаштиради. Ташқи шароит омилларнинг 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 тўхтайди. Уларнинг ҳаётийлик даражаси тўхтовсиз пасая боради ва табиий ўлим билан якунланади. Ўсимликларнинг ҳаётийлик давоми уларнинг турларига боғлиқ. Масалан, эфемер ўсимликлар 2-4 ҳафта, ток 80-100 йил, қарагайлар 500 йил, эман (дуб) 1500 йил ва чинорлар 1000-2000 йил, секвойялар 5000 йил ва ҳоказо яшайди.

Қариш ва ўлиш ўсимликлар онтогенезининг охири босқичи бўлиб, у айрим органларга – барглар, новдалар, мевалар ва бошқа қисмларига ҳам тааллуқlidir. 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

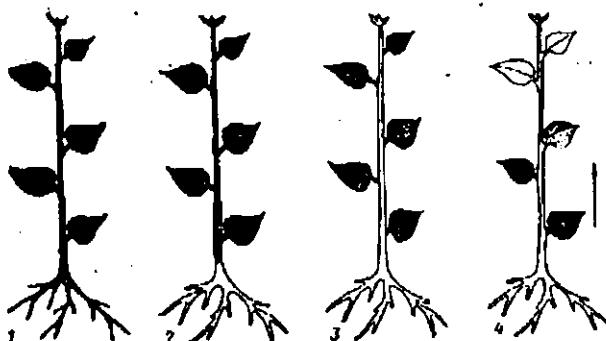


92-чизма. Ўсимлик авзоларининг фитогормонлар синтези ва жинси шаклланишдаги роли (Чайлахян, Хрянин, 1982).

ни сақлаб қолади (2). Күпчилик дарахтларнинг барглари кузда қарыйди ва тўқилади (3). Қариш жараёнида баргларда хлорофиллар, оқсиллар ва нуклеин кислоталарининг миқдори кескин камаяди. Фотосинтез жадаллиги пасая боради ва тўхтайди. Ферментларнинг синтетик қобилияти тўхтайди ва гидролитик фаолияти жадаллашади. Тўкилиш олдидан 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 минособатлар бузила бошлидиди. Илдиз тизимининг кучи, ксилема оқимининг жадаллиги, органик моддалар билан таъминланиш жараёnlари пасяди. Айниқса, илдиз ва поя ўртасидаги муносабат катта аҳамиятга эга. Фотосинтез жараёниниң секинлашиши ёки тўхтаб қолиши илдизларнинг зааррланишига сабаб бўла-



93-чизма. Ўсимликларнинг қариш хиллари:

1—ўсимликлар тўла ўлади; 2—фақат ер устки қисми нобуд бўлади; 3—ҳамма барглар бир вақтда қарыйди ва тўқилади; 4—баргларнинг тўкилиши пастдан бошланади.

ди. Бу эса ўз навбатида минерал моддалар ва цитокиниларнинг 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, қарыйди 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, илдизлар) ҳосил бўлиб туради. Аммо бу организмнинг олдинги ҳолатига тўла қайтиши эмас. Ўсимликнинг мустақил ривожланиши унинг циклик ёшаришига қарамасдан, орқага қайтмайдиган жараёндир. Биологик қариш жараёни ҳар бир тирик организмга хос хусусиятдир. Ҳужайра ҳар бир бўлиниш вақтида қисман ёшаради, лекин уларда ҳам ёшига доир узлуксиз ўзгаришлар бўлиб туради ва натижада қаришнинг дастлабки циклик хусусияти намоён бўлади. Қариш жадаллигига жуда кўп омиллар таъсир этади. Тинч ҳолатидаги ва фаол бўлиниш 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 дараҳтларнинг айрим шохлари қирқиб олинганда, тинч куртакларидан ўсиб чиқсан янги новдаларда ёшлик белгилари бўлади. Мева дараҳтларининг 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 чиқилаётган давргача ўтган муддатга айтилади. Шу органнинг умумий ёши унинг хусусий ёши билан шу органнинг ҳосил бўлиш вақтигacha ўтган она организмининг 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 баргининг ёши катта бўлади.

Қариш ва ёшариш жараёнларининг тезлиги ташқи шароит омилларининг таъсирига анча боғлиқ. Бунда ёшаришни тезлаштирадиган омиллар қаришни секинлаштиради ва аксинча. Масалан, азотли ўғитлар қаришни секинлаштиради, аксинча, фосфорли ўғитлар қаришни тезлатади. Қанд лавлагига берилган азот ўғитлари ўсиш жараёнини кучайтиради ва шакар тўплаш жараёнини кечикитиради. 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 ҳолатда узоқроқ сақлаш мумкин. Мевали дараҳтларни 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 кечәётган физиологик ва биокимёвий жараёнларнинг жадаллигига таъсир этади. Айниқса, сув етишмаслиги, 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 зарурӣ ҳисобланади. Ноқулай омилларнинг қисқа ёки узоқ муддатли таъсирига мослашмаган ўсимликларнинг метаболитик жарайёнлари кучли зарарланади ва улар нобуд бўлишлари мумкин.

Ноқулай омиллар таъсирида организмда пайдо бўладиган носпецифик ўзгаришлар йигиндиси стресс бўлиб, бу ўзгаришларни рўёбга келтирадиган кучли таъсир этувчи омиллар стрессорлар дейилади. Ўсимликлар танасида стрессни рўёбга келтирувчи омилларни уча асосий гурӯхга ажратиш мумкин:

1. Физик – сув етишмаслиги ёки ортиқлиги, ёруғлик ва ҳароратларнинг ўзгариши, радиофаол нурлар ва механик таъсиrlар.

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 чидамлилик даражаси ҳам то пишиб 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 носпектифик жараёнларга қўйидагиларни кўрсатиш мумкин:

1. Мемброналар ўтказувчанилиги 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, носпектифик ўзгаришлар билан бир қаторда специфик ўзгаришлар ҳам пайдо бўлади (улар ҳақида кейинги маълум бир омилларнинг таъсирини изоҳлашда тўхтаймиз).

Стрессорлар таъсирида умумий оқсиллар синтезининг кучсизлашниши билан бир қаторда маҳсус стресс-оқсилларнинг синтезланиши қизиқарли саналади. Масалан, маккажӯхорида бундай оқсиллар ҳарорат 45°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.

Нокулай 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 сақлади. Пролин тўпланганда, осмотик фаол органик модда бўлганлиги учун хужайрада сувни сақлашда ҳам хизмат қилади.

Умуман, ўсимликлар нокулай муҳитда яшаганда уларнинг танасида этилен ва АБК миқдори кўпаяди, модда алмашинув жараёни пасаяди, ўсиш ва ривожланиш сустлашади, қариш жараёнлари тезлашади, тўқи-маларда 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 заарли 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. Иssiқ ва қуруқ шамол (гармсел) эсганда вужудга келадиган атмосфера қурғоқчилиги ўсимликлар учун янада ҳавфлироқ. 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 ўсимлиқда узоқ вақтгача сув танқислиги ва сўлиш ҳолати давом этади. Сув балансининг узоқ вақтгача бузилиб қолиши ўсимлиқда физиологик жараёнларнинг ўзгаришига ҳам сабаб бўлади. Сувсилик натижасида протоплазманинг коллоид ва кимёвий хусусиятлари заарланади. Оқсиллар синтези кескин пасаяди. Чунки информацион РНК ипларини узувчи аденоzinтрифосфатаза фаоллашади, полисомалар парчалана бошлайди.

Ўсимликнинг сўлиши меъёрий модда алмашинувининг, ҳужайраларда 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 қўйидагилар сабаб бўлади: 1) оғизчаларнинг ёпилиши натижасида CO_2 нинг етишмаслиги; 2) хлоропластлар тузилмасининг бузилиши; 3) хлорофилл синтезининг тўхташи; 4) ёргулікда фосфорланиш жараёнида электронлар транспортининг бузилиши; 5) фотокимёвий реакциялар ва CO_2 ўзлаштирилишининг бузилиши; 6) ассимилятор транспортининг тўхташи ва бошқалар. Шунинг учун кургоқчилик ўсимликларнинг ўсишига салбий таъсир этади ёки тўхтатади. Уларнинг умумий барг сатҳини камайтиради, бу эса ўсимликларда органик модда ҳосил бўлишини сусайтиради ва ҳосилни камайтиради. Сувсилик 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 кучяди ва ҳосилдорлик кескин камаяди. Ўзбекистонда, одатда ҳароратнинг энг юқори, ҳаво намлигининг энг паст ва тупроқ қургоқчилиги содир бўладиган вақтга фўзанинг 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 чидамлилик ўсимлик турларига боғлиқ. Масалан, ёргулексевар 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 чидамлилик даражаси уларга яшаш мұхитининг таъсири натижасыда, эволюция давомида яратылған. Қурғоқчиликда яшовчи, қурғоқчиликка чидамли ўсимликларнинг морфологик, анатомик түзилиши ва физиологик - биокимёвий ҳусусиятлари сув би-лан яхши таъминланған ўсимликлардан кескин фарқ қиласы.

Суви кам шароитда ҳаёт кечирудук ва қурғоқчиликка чидамли ўсимликлар ксерофитлар дейилиб, уларнинг сув билан таъминланған шароитда яшовчи ўсимликлардан фарқ қылувчи белгилариға 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 кичикилигидир (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 қилганинг кўрсатади. П.А.Генкел чиниқтиришни уруғнинг унаётган пайтида ўтказишни тавсия этди. Бу усул бўйича уруғ эндиғина унаётган вақтда бир мартадан уч мартағача қуритилади. Унинг маълумотлариға 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 микрозлементлар (бор, рух, мис, алюминий ва бошқалар) таъсиридан ўсимликларнинг қурғоқчиликка чидамлилиги анча ошганлиги кўрсатилған. Аммо азот кўпроқ қўлланилганда, аксинча, чидамлилик пасайгани таъкидланади.

Қурғоқчилик таъсирига нисбатан чидамли навларни танлаш ва улардан фойдаланиш ҳам катта аҳамиятга эга. Бундай навлар ферментларнинг синтетик қобилияти юқори, боғланган сув миқдори кўп, ҳужайра ширасининг концентрацияси нисбатан юқори, мустаҳкам пигментлар тизими, сувни сақлаш қобилияти кучли ва органик моддаларни тўплаш қобилияти юқорилиги билан фарқ қиласы. Бу кўрсаткичлар қурғоқчиликка ёидамлиликнинг 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 қиласди. 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° C га тенг бўлиб, ҳароратнинг бундан орта бориши уларни шикастлади.

Ўсимликлар юқори ҳарорат таъсиридан шикастланганда, уларнинг ўлишдан олдин ҳужайралари ичидаги бўладиган биокимёвий жараёнлар ўтасидаги мувофиқлик бузилиб, протоплазмани заҳарлайдиган кераксиз моддалар вужудга келади. В.Ф.Альтергот ва бошқа олимларнинг фикрича, юқори даражадаги ҳарорат таъсирида оқсиллар парчаланиши тезлашади, ҳужайраларни заҳарлайдиган аммиак ҳосил бўлади ва тўпланади. Цитоплазманинг микроструктурасига салбий таъсир қилиб, ундаги оқсил-липоид бирикмалар ва гладицеллар парчаланади. Нафас олишда ҳосил бўлган кимёвий энергия самарадорлиги кескин пасаяди ва унинг асосий қисми ташки мухитга 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 қиласди. 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) инфильтрация қилиниши уларнинг иссиқликка чидамлилигини оширади.

П.А.Генкелнинг таклифларига асосан уругларга 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, фўзанинг гуллаш фазасида H_3BO_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 чангланиси 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 заарланишига олиб келади. Шунинг учун ҳам ўсимликларнинг яшаши уларнинг совуққа чидамли бўлишларига боғлиқ бўлади. Чидамлилик даражаси асосида барча ўсимликларни икки гурухга бўлиш мумкин: совуққа ва ўта совуққа чидамли ўсимликлар.

СОВУҚҚА ЧИДАМЛИ ЎСИМЛИКЛАР. Бу гурухга барча ўрта иқлими худудларда тарқалган иссиқсевар ўсимликларни киритиш мумкин (бодринг, помидор, ловия, қовун, ерёнгоқ ва бошқалар). Улар $+3 +5^{\circ}\text{C}$ да қолдирилса, бир неча кундан кейин нобуд бўлади. Тропик ва субтропик ўсимликлар ҳам 0°C дан бироз юқори бўлган ҳароратда кучли шикастланади ва нобуд бўлади. Какао ўсимлиги $+8^{\circ}\text{C}$ да, гўза майсалари $+1 +3^{\circ}\text{C}$ да бир кеча-кундуз сақланганда нобуд бўлади. Иссиқсевар ўсимликларга совуқ ҳарорат (0°C дан юқори ҳарорат даражалари) таъсир эттирилгандা, улар аввал, сўлий бошлайди ва тургор ҳолатини йўқотади. Масалан, бодринг барглари $+3^{\circ}\text{C}$ да учинчи куни сўлийди ва ўлади. Демак, сувнинг транспорт тезлиги ҳам бузилади. Аммо барглар сув билан етарли даражада таъминланганда ҳам бузилади.

Иссиқсевар ўсимликларнинг совуқ таъсиридан нобуд бўлишининг асосий сабаблари: нуклеин кислоталари ва оқсил синтезининг бузилиши, протоплазма қовушқоқлигининг кўтарилиши ва натижада мемброналар ўтказувчалигининг бузилиши, ассимилятор оқимининг тўхтаси, 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 қиласи. 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, гўза майсаларининг совуққа чидамлилигини ошириш учун экишдан олдин чигит 20 соат давомида 0,25 фоизли аммоний нитрат эритмасида ивтилади. Ж.Х.Хўжаев (1985)

тавсияси бўйича, фўза майсаларининг совуқقا чидамлилигини ошириш учун экишдан олдин 24 соат мобайнида микроэлементларни 0,001 фоиз мис сулфат ва 0,05 фоиз марганец сулфат тузлари эритмасида ивитилади. Бу чигитлардан униб чиқсан майсаларда хужайра цитоплазмасининг қовушқоқлик даражаси камаяди, ферментлар фаоллиги ошади, хлорофилл синтези ва фотосинтез жараёни жадаллашади, натижада моддалар алмашинуви жадаллашиб, майсалар меъёрда ривожланади. Калий ўғитлари ҳам совуқقا чидамлиликни оширади. Иссикевар ўсимликларнинг нишлаган уруғларини совуқقا чиниктириш 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 совуқка чидамлилиги сезиларли даражада ошади.

ЎТА СОВУҚКА ЧИДАМЛИ ЎСИМЛИКЛАР. Табиий шароитда 0°C дан паст ҳарорат таъсирида шикастланмайдиган ўсимликларни ўта совуқка чидамли ўсимликлар гуруҳига киритиш мумкин. Ўта совуқ асосан кузда ва қишида содир бўлади.

Кўпчилик ўсимликлар куз вა қиш ойларини уруғ туганак ва илдизпоя ҳолида ўтказади ва заарланмайди. Кузги экин ва дарахтлар куз ҳам қиш фаслларини очиқ жойда ўтказади. Шунинг учун улар ўта совуқ таъсирига учрайди, айримлари шикастланади ёки нобуд бўлади.

Совуқ урган ўсимликлар тургор ҳолатини йўқотади, барглари қўнғир туслаги кириб, қуриб қолади. Ўта совуқ таъсиридан уларнинг шираси музлайди, натижада хужайра ва тўқималарида салбий ўзгаришлар бошланади. Тўқималарида бўладиган салбий ўзгаришларга қарши етарли даражада чидамли бўлмаган ўсимликлар кўп заарланади ва ҳатто нобуд бўлади.

Н.А.Максимов (1913) ўтказган тадқиқотларнинг кўрсатишича, ўта совуқ таъсирида муз кристаллари факат хужайра оралиқларида эмас, балки цитоплазмада ҳам ҳосил бўлади. Муз кристаллари томонидан сув тортиб олган цитоплазма биоколлоидлари сувсизланиб заарланади.

Сўнгги йилларда ўтказилган кўпчилик тадқиқотлар асосида, ўта совуқ таъсиридан ўсимлик тўқималарида муз ҳосил бўлиш жараёнларини уч гурухга бўлиш мумкин.

БИРИНЧИ ГУРУХ – ўта совуқ шиддатли ва жуда паст бўлиб, ўсимликларга бирданига таъсир этади. Бундай таъсиридан цитоплазма суви музлайди. Ҳосил бўлган муз кристаллари оқсил мицеллаларни шикастлайди. Цитоплазма сувсизланиши натижасида микротузилмалар заарланади ва бундай хужайралар нобуд бўлади.

ИККИНЧИ ГУРУХ – ўта совуқ жуда паст бўлиб, ўсимликларга тез таъсири этиши сабабли муз кристаллари хужайра девори билан плазмолемма ўртасида ҳосил бўлади. Бундай таъсиридан ҳажми йирикроқ муз кристаллари ҳосил бўлса, хужайра мембронаси заарланади ва танлаб ўтказувчанлик қобилияти бузилади. Муз кристаллари қайта эригандан сўнг ҳам хужайра

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, дастглаб ҳужайраларо бўшилиқдаги 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 қарагай дарахтларининг новдаларини аста-секин ва изчиллик билан — 195°C гача музлатиб, кейин эритилганда новда ҳужайралари тириклигини сақлаб қолган.

Жуда паст ҳарорат (-200°C 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 усуулдан айрим органларни узоқ муддатга саклаш учун фойдаланиш мумкин. Чунки ойнасимон-аморф ҳолда қотиб қолган тўқималар ўзининг ҳаётийлигини узоқ саклайди.

ҚИШЛАШ ВАҚТИДА ЎСИМЛИКЛАРГА ТАЪСИР ҚИЛУВЧИ БОШҚА НОҚУЛАЙ ОМИЛЛАР. Қиши пайтларида ўсимликларга совуқдан ташқари ҳам зарарли таъсир этувчи ноқулай омиллар мавжуд. Буларга димиқишиш, ҳўлланиш, қишки қурғоқчилик ва бошқаларни киритиш мумкин.

Димиқишиш бир неча ой давомида қалин қор остида қолган ўсимликларда кузатилади. Бундай шароитга кўпроқ кузда экилган галлалар дуюр бўлади. Ўсимликларнинг бундай димиқишига сабаб, узоқ муддат қор остида ётган ўсимликларнинг оч қолишидир. Ҳарорат 0° 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 шикастлаётган ўсимликлар нобуд бўла бошлиди. 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 ёғингарчилик кўп бўладиган ҳудудларда ёки узоқ давом этадиган қишки илиқ вақтларда кузатилади. Чунки бундай вақтда ёғингарчилик ва эриган қор сувлари музлаган тупроқса синголмасдан ўсимликларни босади. Кислород этишмасдан анаэроб мухит

содир бўлади. Аэроб нафас олиш ўрнига бижғиши 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 қишижуда қаттиқ келувчи шимолий ҳудудларда бўлиб туради.

Қишки қурғоқчилик ўсимликларга, айниқса, мевали дарахтларга кўпроқ зарар етказади. Қишиш пайтларидаги қисқа муддатли иссиқлик ва шамол таъсирида ўсимлик танасидан сув кўп буғланади. Бу вақтларда, тупроқ ҳарорати паст бўлғанлиги сабабли, илдиз орқали сув қабул қилиш тўхтаган бўлади. Шунинг учун ўсимликлар танасидан буғланиш жараёнининг кучайиши сув балансининг бузилишига олиб келади. Сув балансининг бузилиши ўз навбатида сув танқислигига сабаб бўлади. Сув танқислигининг узоқ давом этиши натижасида ўсимликлар заарланади ва ҳатто нобуд бўлади.

Қишида узоқ вақт қор ва ёғингарчилик бўлмаган районларда кузги донли экинлар ҳам қишки қурғоқчиликка учрайди. Намликтинг кам бўлиши уларнинг анча сўлиб қолишига сабаб бўлади. Қурғоқчиликнинг эрта кузда рўй бериши кузги экинларнинг ўсиш ва ривожланишига заарли таъсир этади. Натижада бу ўсимликларнинг илдиз тизими яхши ривожланмайди, меъёрида шохлана олмаган ер усти қисмida етарли даражада органик моддалар ҳам тўғланмайди.

Экинларни сиқиб чиқариш ҳам қишининг 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 чукур жойлашган илдизлар узилади. Ҳаво исий бошласа муз қатлами эриб, кўтарилган тупроқ ўстирилгандан кейин илдизларнинг устки қисми очилиб қолади ва қайта совуқлар таъсирида заарланади. Совуқ ва иссиқликнинг бир неча бора такрорланиши натижасида эса илдизи узилган ўсимликлар тупроқ устида қолади ва нобуд бўлади.

Шундай қилиб, қишлоғчи ўсимликларнинг қишида заарланиши ва нобуд бўлишига фақат совуқ таъсиригина эмас, балки бошқа ноқулай омиллар ҳам сабаб бўлади. Аммо совуқ, айниқса, ўта совуқ ўсимликларни кучли заарлантириши, бошқа ноқулай омиллар таъсирида уларнинг нобуд бўлишини тезлатиши мумкин. Шунингдек, қишки ноқулай омиллар таъсирида заарланган ўсимликларнинг совуқ таъсиридан ўсиши ҳам тезлашади.

Юқоридагиларни зътиборга 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 атрофига бўлиши ва ёргуллик билан таъминла-

ниши зарур. Ҳарорат $0,5 + 2^{\circ}\text{C}$ бўлганда чиниқиш 6-9 кунда ўтади. Дараҳтсимонларнинг 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°C , арча — -50°C , оқ қайин — -65°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 $3-4$ ём 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 мътлум миқдорда шўрланган.

Шўрланган тупроқлар иқлими иссиқ ва қуруқ бўлган минтақаларда кўпроқ бўлиб, натрий, калций ва магнийларнинг хлоридли, сулфат ва карбонатли тузлари шаклида учрайди. Шўр тупроқлар анионларнинг нисбатига кўра хлорид-суlfатли, сулфат-хлоридли, хлоридли, сулфатли, карбонатли (садали) бўлиши мумкин. Бундай тупроқларда асосий катионлар натрий ва калций бўлиб, магний-карбонат ва магний-хлоридлар ҳам учраб туради. Бу тузлардан натрий-карбонат (Na_2CO_3) ва натрий-гидрокарбонат (NaHCO_3) ўсимликларга кўпроқ заарли 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 | Ўртacha шўрланган | 0,50 - 0,70 |
| 5 | Кучли шўрланган | 0,71 - 2 ва ундан кўп |

Тўплангандаги тузнинг миқдори ва тарқалишига қўра, шўртоб ва шўрхок тупроқлар бўлади.

Шўртоб тупроқлар – туз тупроқнинг асосан пастки қатламларида тўпланди. Уларнинг устки қатламларида жуда оз ёки бўлмаслиги мумкин. Аммо устки қатлам тузилмасиз, ёпишқоқлиги кучли бўлганидан қотиб қолган ва ёрилиб кетганлиги билан тавсифланади. Бўйайни, куруқ дашт ва ярим чўлларда кўпроқ кузатилади.

Шўрхок тупроқлар – таркибидаги I-3 фойзгача туз тўплангандаги тупроқлар киради. Бундай тупроқларда маданий ўсимликлар ривожлана олмайди.

Марказий Осиё ҳудудларида ёғингарчилик кам ва иссиқ кучли бўлганилиги учун ҳам шўрхок тупроқлар кўп бўлиб, уларнинг таркибида натрий хлор (NaCl), натрий сульфат (Na_2SO_4), калций хлор(CaCl_2), магний хлор (MgCl_2), натрий карбонат (Na_2CO_3) ва магний (MgCO_3) тузлари кенг тарқалган.

Тупроқнинг ортиқча шўрланиши ўсимликлар учун (айниқса, қишлоқ хўжалик экинлари) икки томонлама заарли ҳисобланади. Биринчидан, тузнинг кўпайиши тупроқ эритмасининг осмотик босимини оширади ва илдизларнинг сувни шимиш тезлигига салбий таъсир этади. Осмотик босими паст бўлган ўсимликлар бундай тупроқлардан сувни ўзлаштиrolмайди. Иккинчидан, тупроқда эрувчи тузларнинг ортиқча тўпланиши ўсимликларга заарли таъсир этади. Кучсиз концентрацияларда салбий таъсир этмайдиган тузлар ҳам хужайрада тўпланиб, концентрацияси юқори бўлгандан кейин заҳарли бўлади. Буларга натрий хлор (NaCl) ва натрий сульфат (Na_2SO_4) тузларини киритиш мумкин.

Табиатдаги ҳар хил ўсимликлар шўрликка турлича чидаш қобилиятига эгадир. Кўпчилик ўсимликлар учун шўр тупроқлар заарли бўлса ҳам, айrim ёввойи ўсимликлар бундай тупроқларда яхшироқ ҳаёт кечиради. Шу асосида ўсимликлар икки гуруҳга ажралади: гликофитлар ва галофитлар.

Гликофитлар – шўрликка чиdamsиз ўсимликлар. Уларга айrim ёввойи ва кўпчилик қишлоқ хўжалик экинлари киради. Маданий экинлар ўртасида шўрликка чинакам чиdamлилар бўлмайди. Маданий экинлар шўрликка чиdamsиз бўлиб, фақат уларнинг турлари ва навлари ўртасида нисбий чиdamлилик хусусиятлари мавжуд. Айrim кузатишларга қараганда,

Ғўза, беда, лавлаги, кунгабоқар ва тарвузлар помидор, карам, бодринг, зигир, сули, гречиха ва бошқаларга нисбатан шўрга чидамлироқ бўладилар.

Галофитлар – табиий шароитда шўр тупроқларда (ҳатто юқори концентрацияда) яшашга мослашган ўсимликлар. Юонча “*gałos*” – туз, “*phyton*” – ўсимлик маъносини билдиради. Галофитлар тузларга бўлган муносабатига кўра уч гуруҳга бўлинади: эвгалофитлар, криногалофитлар ва гликогалофитлар.

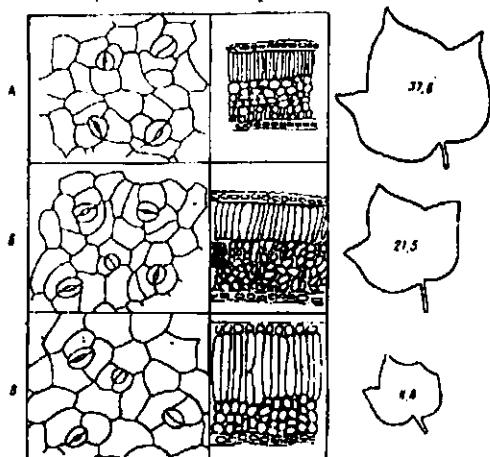
Эвгалофитлар – танасида туз тўпловчи, шўрликка энг чидамли ўсимликлар бўлиб, улар ҳужайра ширасида кўп миқдорда туз тўплаш қобилиятига эгадир. Уларга қора шўра (*Salicornia herbacea*), шўра (*Suaedamaritima*), олабўта (*Atriplexconvertifolia*) ва бошқаларни кўрсатиш мумкин. Уларнинг ҳужайраларида 7-10 фоизгача туз тўпланни мумкин (Б.А. Келлер, 1940). Тўпланган туз ҳисобига ҳужайра ширанинг осмотик босими 100-200 атмосферагача қўтарилади. Натижада уларнинг сўриш кучи жуда юқори бўлади ва шўрхок тупроқлар эритмасидан сувни бемалол шимиб олади. Бу гуруҳга кирувчи ўсимликларнинг барги қалин, этли бўлиб, ксерофитлар белгилари кўп бўлади.

Криногалофитлар – танасидан тузни ажратиб чиқарувчилар. Улар тузни шимиб олади, лекин тўқималар ичида тўпламайди. Органларидаги ортиқча тузни баргларида жойлашган маҳсус безчалар орқали ташки мұҳитга 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 қобилиятига эга бўлган ўсимликларга кермек (*Statice umeliri*), жингил (*Tamagix 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 қиласи 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 заарланади. Аввало, уруғларнинг сувни шимиб олиб бўртишига, униб чиқишига, ёш майсаларда илдиз тизимининг ўсишига тўсқинлик қиласи. Ҳужайраларда тузларнинг тўпланни протоплазмани заҳарлаб, барча синтетик жараёнларни, фотосинтез жадаллигини ва оқсиллар синтезини секинлаштиради. Оқсилларнинг парчаланишидан аммиак (NH_3) ажралиб чиқади. Натижада тўқималарда аммиак тўпаниб, уларни заҳарлайди. Шўр тупроққа мослашган ўсимликларда салбий таъсир даражаси бирмунча кам бўлади.

Шўрлик таъсирида гўза хужайралар биоколлоидларининг физик-кимёвий хусусиятлари, модда алмашиниш жараёнлари ўзгариб қолмай, ўсимлик органларининг, айниқса, баргларнинг морфологик ва анатомик тузилишида ҳам ўзгаришлар кузатилади. Шўр тупроқда ўсган гўза баргининг сатҳи камайиб, мезофилл қавати қалинлашган (94-чизма).



94-чизма. Тупроқнинг шўрланиш турига кўра гўза барги анатомик тузилишининг ўзгариши:

A—назорат; B—сулфатли; В—хлорофилл тупроқларда:
1—юқориги эпидермис; 2—барг қалинлиги; 3—барг сатҳи.

Ўсимликларнинг шўрликка чидамлилиги ва ҳосилдорлигини ошириш мақсадида бир қанча усуслар 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 (NaCl) 3-6 фоизли эритмасида бир соат сақлаб, кейин уларни 1,5 соат давомида ювиш ва экиш (П.А.Генкел ва ба бошқалар тавсия этган);

— шўрликка нисбатан чидамли навларни танлаш ва улардан фойдаланиш;

— ўсимликларнинг сулфат шўрланишга чидамлилигини ошириш учун уруғларни экишдан олдин магний сулфат (MgSO_4) тузининг 0,2 фоизли ёки марганец сулфат (MnSO_4) тузининг 0,25 фоизли эритмасида бир кеча-кундуз ивитиш ва бошқалар.

9.4. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЗАРАРЛИ ГАЗЛАР, РАДИАЦИЯ ВА КСЕНОБИОТИКЛАР 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 мұхитнинг 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, сулфат, азот хлорид кислоталари, фенол буғлари ҳам ажратиб 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 кўйдириш ва бошқа жараёнларга тўғри келади. Ўсимликларга заҳарли таъсир этиш қобилияти асосида, бу газларни кўйидаги тартибда жойлаштириш мумкин: 1) $\text{F}_2 > \text{Ce}_2 > \text{SO}_2 > \text{NO} > \text{CO} > \text{CO}_2$ ёки 2) $\text{Ce}_2 > \text{SO}_2 > \text{NH}_3 > \text{HCN} > \text{H}_2\text{S}$ (И.И.Полевой 1989)лик тўқималарига киради ва моддалар алмашинув жараённига 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 мембронага таъсир этади. Мембронанинг ўтказувчаник ва транспорт жараёнлари заарланади. 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 мемброналари ва пигментлар тизимига SO_2 ва Ce_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 заарланади.

Газлар таъсирига чидамли ўсимликларнинг оғизналари (айниқса, SO_2 ва Ce_2 газларига) жуда сезгир бўлиб, улар оғизчаларини тез ёпиб олади

ва заҳарли газларнинг тўқималарига ўтишини чеклайди. Кўпчилик изланишларнинг кўрсатишича, шўр ва курсоқчиликка чидамли ўсимликлар газлар таъсирига ҳам чидамли бўлади.

Атмосферанинг нордон газлар билан ифлосланиши қўпроқ 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 этиши катта аҳамиятга эга. Чунки ўсимликлар атмосфера ҳавосини тозалаш қурбига эга бўлган йирик омилдир. Ўз навбатида ўсимликларнинг газлар таъсирига чидамлилигини ошириш усуllibаридан фойдаланиш ҳам мумкин. Буларга уруғларни чиниқтириш, ўсимликларнинг минерал озиқланиш жараёнларини мўътадиллаштириш, сув билан таъминлашни тўғри йўлга қўйиш ва бошқалар киради. Ҳатто уруғларни экишдан олдин сулфат ва хлорид кислоталарининг суюқ эритмасида ивтиш ҳам ўсимликларнинг газларга чидамлилигини оширади.

9.4.2. Ўсимликларнинг радиация таъсирига чидамлилиги

Табиий муҳитнинг энг хавфли вазиятларидан бири унинг радиофаол моддалар билан заҳарланишидир. Шунинг учун ҳам унинг олдини олишга жуда катта эътибор берилмоқда.

Ер шаридаги маълум миқдордаги радиофаоллик табиий 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 мuddатга 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 табиий 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 куролларини портлатиш натижасида ташқи муҳит радиофаол моддалар билан ифлосланади. Бундай корхоналарнинг чиқиндилари ҳисобига ҳам ифлосланиш кўпайди.

Айниқса, ядро қуролларини синаш учун портлатилганда жуда кучли радиофаол нурланиш вужудга келади. Умуман, радиофаол моддалар тирик организмларни заҳарлайди. Тирик организмларда радиофаол моддалар концентрацияси күпайиб, организм учун хавфли бўлиб қолади. Айрим планктонларда радиофаоллик сувдаги радиофаолликка нисбатан 1000 мартағача кўп бўлади.

Радиациянинг биологик таъсири кўп томонлама бўлиб, молекулалардан то организм ва ҳатто популяция хусусиятга эга бўлади. Радиофаол нурларнинг таъсир механизмни тирик организмга ўхшашидир. Бу нурлар тўғридан-тўғри молекулаларни емиради. Ҳужайраларнинг мембранны, органоидлари ва айниқса, нуклеин кислоталар, ферментлар ва мембрана липидларини кучли заарлантиради.

9.4.3. Ўсимликларнинг ксенобиотиклар таъсирига чидамлилиги

Ўсимликларни бегона бирикмалар – ксенобиотиклар таъсиридан ҳимоялаш тизими ҳам долзарб муаммо бўлиб ҳисобланади. Ксенобиотик юонча *xenos* – 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 тупрӯқ, 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 усусларига ва концентрациясига ҳам боғлиқ бўлади. Масалан, битта гербициднинг ўзи кучсиз концентрацияда танлаб таъсир этса, унинг концентрацияси ортиб бориши билан ёппасига таъсир этиши мумкин.

Гербицидлар ҳужайрага – цитоплазмага кириб ёғсимон моддаларда (липоидларда) эрийди ва меъёрдаги физиологик жараёнларни бузади. Бунинг натижасида ўсимлик нобуд бўлади. Гербицидлардан, айниқса, 2,4 - дихлорфенилоксиацетат (2,4 Д)-ва 2-метил-4-хлорфеноксиацетат (2М - 4 Х) кенг ишлатилади. 2,4Д - ($C_6H_{32}C_2$).O.CH₂COOH ва 2 М - 4 Х

- ($\text{CH}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{C}_6\text{O}$). $\text{O} \cdot \text{CH}_3\text{COOH}$ лар бир паллали зигир, арпа, бүгдой каби ўсимликларга зарар етказмаган ҳолда ёввойи ўсимликларни нобуд қиласди. Айниқса, 2,4 Д дан оз миқдорини (ҳатто 1 мг дан кам) икки паллали ўсимлик танасига киритилса, тезда физиологик жараёнлар бузилади, ўсимлик ўсишдан тўхтайди 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 қиласди.

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 майдонларидағи бегона ўтларга қарши курашда ҳам фойдаланилади. Булардан энг мўҳимлари моноурон, диурон, которан ва бошқалар. Бу гербицидлар бегона ўтларнинг фотосинтез ва нафас олиш жараёнларининг ўзгаришига ҳам катта таъсир этади.

Умуман, ҳозирги вақтда қишлоқ ҳўжалигига 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 киради.

Дефолиантлар кейинги йилларда пахтачиликда кенг қўлланилиб келмоқда, чунки ҳосилни йигиштириб олиш жараёнини механизациялаш дефолиантларга бўлган эҳгиёжни оширади. Дефоляция гўзанинг барг бандида ажратувчи қатлам ҳосил қиласди ва баргларнинг тезда тўкилишини таъминлайди. Бундан ташқари дефоляция кўсакларнинг пишиб этилишини ва очилишини тезлаштиради.

1940 йида Ю.В. Ракитин барглар ва меваларнинг тўкилиши сабаблари ни тушунтирувчи ауксин-этilen баланси гипотезасини яратди. Бу гипотезага кўра, агар тўқималarda 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 камайтириш билан уларнинг сунъий тўкилишини тезлаштириш мумкин.

Ҳозирги вақтда гўза баргини сунъий равишда тўкиш учун магний хлорат $\text{Mg}(\text{ClO}_4)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ кўп ишлатилади. Бу рангиз кристалл модда бўлиб, ўта гигроскопик, сувда яхши эрийдиган бирикма. Бу бирикманинг 10-12. кг ни 100-200 литр сувда эритиб, бир гектар майдондаги ёзага пуркалса яхши натижа беради.

Кўп йиллар давомида ишлатилиб келинган гербицид – бутифос ҳозир ишлатилмайди, чунки табиатни кучли заҳарловчий асоратга эга.

Қанд лавлаги, картошка каби ўсимликларнинг ҳосилини машиналар ёрдамида йигиб-териб олиш учун десикациядан фойдаланилади. Бунда хлорат магнийнинг юқоририқ концентрацияли эритмаси ишлатиласди, яъни бир гектар ерга 25-30 кг гербицид эритмаси тайёрланиб пуркалади.

Дефолияция ва десикация усулларидан тўғри фойдаланиш натижасида ўсимликлардан юқори ва сифатли ҳосилни машиналар ёрдамида йигиб олиш мумкин.

9.5. КАСАЛ ЎСИМЛИКЛАР ФИЗИОЛОГИЯСИ

9.5.1. Ўсимликларнинг юқумли касалликларга чидамлилиги

Ўсимликлар ҳам худди ноқулай омиллар сингари ҳосилга путур етказади. Касалланиш сабабли ҳосил камайибгина қолмасдан, балки унинг сифати ҳам ёмонлашади. Дунё миқёсида қишлоқ ҳўжалик 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 гербициidlар, ноқулай ва кучли ёруғлик манбалари, радиацион нурлар, айрим паразит ўсимликлар ва замбуруғлар томонидан ажратиладиган токсинлар бундай касалликларни тутдиради.

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 механизmlари яхши ривожланган. Аммо ҳимоя механизmlари маданий ўсимликларда жуда кам тараққий этган. Шунинг учун ҳам юксак ўсимликларнинг патоген микроорганизмларга табиий чидамлилиги механизмини аниқлаш ва улардан фойдаланиш қишлоқ ҳўжалик экинлари касалликларига қарши кураш усулларини ўрганишда катта аҳамиятга эга.

Юқумли касалликларга учраган ўсимликларнинг меъёрий метаболитик жараёнлари бузилади. Фотосинтез, нафас олиш, минерал озиқланиш ва бошқа физиологик жараёнлар издан чиқади. Натижада ўсимликларнинг айрим органлари кучли шиқастланади ёки ўсимликлар муддатидан олдин нобуд бўлади.

Чидамлилик – ўсимлик организмининг инфекцияга жавоб меъёридир. Бу ўсимликларнинг касалликни юқтирумаслиги, 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 қўрсата олмайди. Натижада улар касалланади ва ҳатто нобуд бўлиши ҳам мумкин. Чидамлилик носпективик ёки бир турларга хос, специфик ёки навларга хос бўлиши мумкин.

Носпективик – турларга хос чидамлилик асосида ўсимликлар жуда кўп миқдордаги сапрофит микроорганизмлар таъсиридан ҳимоя қилинади. Чидамлиликнинг бу шакли фитоиммунитет дейилади (лотинча *immunitas* – озод бўлиш). Бундай чидамлилик носпективик бўлиб, факат маълум турларга хос бўлади. Шунинг учун ҳам ҳар бир тур оз миқдордаги қўзгатувчилар билан заарланади.

Специфик – навларга хос чидамлилик, носпективик чидамлиликни енгib, ўсимликларнинг касаллантириши мумкин бўлган паразитларга бўлган муносабатидир. Бу чидамлилик айниқса, маданий ўсимликлар учун муҳим аҳамиятга эга, чунки уларнинг 90 фоиздан ортиги специфик патогенлардан заарланади. Одатда навлар айрим патогенларга нисбатан чидамли бўлиб, бошқа патогенлар билан заарланishi мумкин. Бу микроорганизмлар турига, уларнинг вирулентлик даражасига, ўсимлик навининг шу микроорганизм таъсирига чидамлилигига, иккала организмларнинг ривожланиши босқичларига, ўзаро таъсир шароити ва муддатларига боғлиқ бўлади.

Ўсимликларнинг касалликларга чидамлилик даражаси турли хил ҳимояланиш механизmlariга асосланган. Булар асосан икки гуруҳдан иборат: конституцион ва индукцияланган.

Конституцион механизmlар – 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 (фитонциллар, феноллар ва бошқалар); 3) паразитларнинг гозикланиб, ўшиш ва ривожланишини 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 носпективик чидамлиликни оширишига йўналтирилган моддаларнинг тўпланишини таъминлайди (фитонциллар, 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 хужайрасида паразитнинг ривожланиши қийинлашади ва ҳатто ривожлана олмай нобуд бўлиши мумкин.

Нектотроф ва биотроф паразитларга нисбатан чидамлилик механизмлари фарқ қиласи. Нектотроф патогенлар ўзлари ажратган гидролитик ферментлари ва токсинлари билан ўсимлик хужайрасига таъсир этади. Улар токсинлар ёрдамида ўсимлик хужайрасини ўлдиради ва хужайрада жойлашиб олади. Кейинчалик гидролитик ферментлар ёрдамида хужайра таркибидаги моддалар парчаланади. Нектотрофлар ажратган токсинлар – фитотоксинлар дейилади. Фитотоксинлар жуда кўп ўсимликларни заарлаши мумкин. Биотрофлар ўсимликлар учун заарли бўлган токсинларни ажратмайди. Улар асосан хужайраларо бўшлиқларга жойлашиб, ўзларининг гаустория-сўргичлари ёрдамида хужайрадан озиқа моддаларни сўриб олади. Улар маълум муддатгача ўсимлик билан бирга яшайди. Аммо замбуруғларнинг споралар ҳосил қилишидан бошлаб ўсимликлар заарланана бошлайди.

Биотроф паразитларга чидамлилик: паразитни аниқлаш, юқори таъсирчаник, некроз доирасини ҳосил қилиш ва патоген ҳаёти учун зарур бўлган озиқа компонентларидан маҳрум этиш, шу доирада фитоалексинларни синтез қилиб, паразитни нобуд этиш каби механизmlар билан тавсифланади.

Нектотроф патогенларга чидамлилик механизми асосан қуйидагилардан иборат: паразит токсинларини нейтраллаш ёки парчалаш, маҳсус патотоксинларга нисбатан ўсимликлар таъсирчанлигининг пасайиши; экзоферментлар фаоллигини носпецифик ингибиторлар (феноллар ва бошқалар) ёрдамида тўхтатиш; ўсимлик ферментлари (хитиназа, глюконаза ва бошқалар) ёрдамида паразит хужайрасининг деворларини заарлаш, паразитнинг гидролитик ферментларига қарши ўсимликлар оқсили-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, кейинчалик ичкарига ўтиши муносабати билан қопловчи тўқималар механик тўсиғина 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 ажralиб чиққан учувчи фитонцидлар таъсиридан патогенлар заарланади.

Инфекция таъсирида шикастланган хужайраларда полифенолоксида-за 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, галлалардаги занг замбуруги) 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 қўймаслиkdir. Чунки улар фақат тирик ҳужайра билан мұносабатда бўлгандағина спора ҳосил қилиш қобилиятига эга.

Ўсимлик танасининг некрозлар ҳосил бўлган қисмларида фитопатогенларга жавоб сифатида маҳсус 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 қиласида ва уларнинг экзоферментларини фаолсизлантиради.

Умуман, ўсимликларнинг юқумли касалликларга чидамлилиги учтурга 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 ҳужайраларидаги ҳар хил ҳимоя моддаларининг (ҳимоя оқсиллари, углеводлар, пролин, фитонциллар, алкалоидлар, фенол бирикмалари, фитоалексинлар ва бошқалар) тўпланиши билан тавсифланади.

Ўсимликларнинг юқумли касалликларга чидамлилигини ошириш мақсадида ташқи мұхит омилларини (ҳарорат, ёргулар, тупроқ намлиги ва унумдорлиги) мўътадил даражага йўналтириш катта аҳамиятга эга. Айниқса, ўсимликларнинг минерал озиқланишига 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 фаодлаштиради ва натижада ўсимликларнинг касалликка чидамлилиги ҳам мустаҳкамланади.

ҚИСҚАРТИРЫЛГАН СҮЗЛАР

| | | |
|--------------------|---|---|
| АБК | - | абсцис кислота |
| АГ | - | Голжи аппарати |
| АДФ | - | аденозиндифосфат |
| АДФГ | - | аденоzinдинифосфатглюкоза |
| АМФ | - | аденозинмонофосфат |
| АТФ | - | аденозинтрифосфат |
| ГА | - | гиббереллинлар |
| ГАЗ | - | гиббереллин кислота |
| ГДГ | - | глутаматдегидрогеназа |
| ГС | - | глутаминсинтетаза |
| ГТС | - | глутаматсингтаза |
| ГДФ | - | гуанозиндифосфат |
| ГТФ | - | гуанозинтрифосфат |
| 2, 4, -Д-2, 4 | - | дифхлорфеноксисирка |
| ДНК | - | дезоксирибонуклеин кислота |
| ИМК | - | индолил-6 кислота |
| ИСК | - | индолил-3-сирка кислота |
| МДГ | - | малатдегидрогеназа |
| МП | - | мембрана потенциали |
| НАД | - | никотинамидаадениндинуклеотид |
| НАДН | - | никотинамидаадениндинуклеотид (қайтарилган) |
| НАДФ | - | никотинамидаадениндинуклеотидфосфат |
| НАДФН2 | - | дигидроникотинамидааденин |
| (НАДФН) | - | динуклеотидфосфат |
| НК | - | нафас олиш коэффициенти |
| ПВК | - | пироузум кислота |
| ПД | - | таъсир потенциали |
| ПФП | - | нафас олишининг пентозафосфат йўли |
| ПЦ | - | пластицианин |
| РДФ | - | рибулозо-1, 5- дифосфат |
| РНК | - | рибонуклеин кислота |
| иРНК | - | информацион РНК |
| рРНК | - | рибосомал РНК |
| тРНК | - | транспорт РНК |
| СоA | - | коэнзим А |
| ТПФ | - | тиаминпирофосфат |
| УДФ | - | уридинифосфат |
| УДФГ | - | уридинифосфатглюкоза |
| УТФ | - | уридинтрифосфат |
| Ф(Р ₁) | - | анорганик фосфат |
| ФАД | - | флавинадениндинуклеотид |
| ФГА | - | фосфоглицерин алдегиди |
| Фд | - | ферродоксин |
| ФДА | - | фосфодиоксиацетон |
| ФГК | - | фосфоглицерин кислота |
| ФЕП | - | фосфоенолпироузум кислота |
| ФМН | - | флавинмононуклеотид |
| ФТ1 | - | биринчи фототизим |
| ФТII | - | иккинчи фототизим |
| Цк | - | цитокинин |
| ЭР | - | эндолазматик тўр (ретикулум) |
| ЭТЦ | - | электронтранспорт занжирни. |

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., Қўчқоров Қ. Ўсимлик ҳужайраси. Т. : “Ўқитувчи”, 1978.
- Шайхов Э.Т., Нормуҳамадов 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.
- Чайлыхян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М., 1988.

МУНДАРИЖА

| | |
|---|----------|
| КИРИШ | 3 |
| I БОБ. ЎСИМЛИК ҲУЖАЙРАСИННИГ ФИЗИОЛОГИЯСИ | |
| 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 |
| II БОБ. БИОЭНЕРГЕТИКАНИНГ АСОСИЙ ТУШУНЧАЛАРИ | |
| 2.1 Биологик тизимлардаги энергия манбалари | 35 |
| 2.2. Фосфорланиш | 39 |
| 2.3 Донор-акцептор тизими | 41 |
| 2.4 Биомембраналарнинг роли | 42 |
| III БОБ. ФОТОСИНТЕЗ | |
| 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. Ёругликда борадиган реакциялар | 58 |
| 3.4.2. Фотосинтезда карбонат ангириддинг ўзлаштирилиши | 66 |
| 3.5 Фотосинтезнинг САМ йўли | 70 |
| 3.6. Ёругликда нафас олиш | 70 |
| 3.7 Фотосинтез экологияси | 72 |
| 3.8 Фотосинтезнинг кунлик ва мавсумий жадаллиги | 77 |
| 3.9 Фотосинтез ва ҳосилдорлик | 79 |
| IV БОБ. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ НАФАС ОЛИШИ | |
| 4.1. Ўсимликлар ҳётида нафас олишнинг аҳамияти..... | 81 |
| 4.2. Нафас олиш коэффициенти | 82 |
| 4.3. Нафас олиш химизми | 84 |
| 4.4. Нафас олишнинг ички ва ташқи шароит омилларига боғлиқлиги.. | 94 |
| 4.5. Дон, мева ва сабзвотларни сақлашда нафас олишнинг аҳамияти.. | 97 |
| V БОБ. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ СУВ РЕЖИМИ | |
| 5.1. Ўсимликлар ҳётида сувнинг аҳамияти | 99 |
| 5.2. Сувнинг шимилиши ва ҳаракати | 100 |
| 5.3. Транспирация | 107 |
| 5.4. Ўсимликларнинг сув мувозанати | 110 |
| 5.5. Антитранспирантлар | 111 |
| 5.6. Ўсимликларни сугоришнинг физиологик асослари | 112 |

| | |
|--|-----|
| 5.7. Ўсимликларнинг сувга бўлган муносабатига кўра экологик гурӯҳлари. | 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 усуслари ва муддатлари | 156 |
| VII БОБ. ЎСИМЛИКЛАРДА МОДДАЛАР ТРАНСПОРТИ..... | 158 |
| VIII БОБ. ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЎСИШИ ВА РИВОЖЛANIШI | 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 иссийликка чидамлилиги | 203 |
| 9.2. Ўсимликларнинг паст ҳарорат таъсирига чидамлилиги..... | 204 |
| 9.3. Тупроқ шўрланиши ва унинг ўсимликларга таъсири, шўрга чидамлилик..... | 208 |
| 9.4. Ўсимликларнинг зарарли 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 — «Mehnat» — 2004

| | |
|-------------------------|---------------------|
| Нашр учун масъул | <i>Н.Халилов</i> |
| Таҳририят мудири | <i>М.Миркомилов</i> |
| Муҳаррир | <i>М.Тожибоева</i> |
| Мусахҳих | <i>Қ.Авесбоеев</i> |
| Компьютерда саҳифаловчи | <i>А.Рӯзиев</i> |

2004 йил 27 июлда чоп этишга рухсат берилди. Бичими
60x90 $\frac{1}{16}$, Офсет қофози. Шартли босма табоғи 14,2.
Нашр табоғи 14,0. Адади 1500 нусха. Буюртма №287.
Баҳоси шартнома асосида.

«Mehnat» нашриёти, 700129, Тошкент, Навоий кўчаси, 30-уй
Шартнома №23-2004

Андоза нусхаси Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта маҳсус
таълим вазирлиги «ЎАЖБНТ» Марказининг компьютер
бўлимида тайёрланди

Х.ф. “NISIM” босмахонасида чоп этилди.
Ш.Рашидов кўчаси, 71