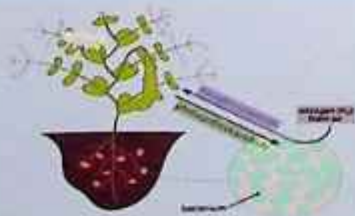


O'SIMLIKLAR OZIQLANISHI ASOSLARI



T. K. Ortiqov
F. Z. Imamov
B. A. Turdiyev



**O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI OLIY TA'LIM FAN VA
INNOVATSIYALAR VAZIRLIGI**

**TERMIZ DAVLAT MUHANDISLIK VA
AGROTEXNOLOGIYALAR UNIVERSITETI**

O'SIMLIKLAR OZIQLANISHI ASOSLARI

(O'quv qo'llanma)

2246-2248

Toshkent – 2025

TERMIZ AGROTEXNOLOGIYALAR VA INNOVATSION RIVOJLANISH INSTITUTI KUTUBXONA	
INV. №	8/a 2246
" 26 "	02 20 26 yil

UO*K: 631.81(075.8)

KBK: 40.40ya73

T.K.Ortikov, F.Z.Imamov, B.A.Turdiyev. O'simliklar oziqlanishi asoslari. - T.: "PUBLISHING HIGH FUTURE" OK nashriyoti, 2025. – 300 bet.

Taqrizchilar:

X.X.Zokirov – Termiz davlat universiteti Ekologiya va tuproqshunoslik kafedrası professori, q.x.f.n.

A.A.Shamuratov – Termiz davlat muhandislik va agrotexnologiyalar universiteti O'simliklar himoyasi, agrokimyo va agrotuproqshunoslik kafedrası katta o'qituvchisi, q.x.f.n.

O'zbekiston Respublikasi Oliy ta'lim, fan va innovatsiyalar vazirligining 2024 yil 27-dekabrda №485 - sonli buyrug'iga asosan o'quv qo'llanma sifatida tavsiya etilgan va O'zbekiston Respublikasi Vazirlar Mahkamasi tomonidan litsenziya berilgan nashriyotlarda nashr qilishga nashr ruxsatnomasi olingan.

ISBN: 978-9910-635-28-1

©"PUBLISHING HIGH FUTURE" OK, 2025

ANNOTATSIYA

Ushbu o'quv qo'llanma qishloq xo'jalik oliy o'quv yurtlarining Agrokimyo va agrotuproqshunoslik bakalavriat ta'lim yo'nalishi talabalari uchun mo'ljallangan. Shuningdek, ushbu darslikdan qishloq xo'jalik oliy o'quv yurtlari agronomiya bakalavriat ta'lim yo'nalishlari talabalari, agrokimyo magistratura mutaxassisligi talabalari ham foydalanishlari mumkin.

Ushbu o'quv qo'llanma 2023 yil 28-avgustda Termiz agrotexnologiyalar va innovatsion rivojlanish institutida tasdiqlangan "O'simliklar oziqlanishi asoslari" fan dasturi asosida tayyorlandi.

Bunda o'simliklarni oziqlanishi, o'simliklarning oziqlanishiga tashqi muhit omillarining ta'siri, oziq moddalarning yaqin va uzoq masofaga tashilishi, qishloq xo'jalik ekinlarining azot, fosfor, kaliy va mikroelementlar bilan oziqlanishi, va ularning o'simliklar metabolizmidagi roli hamda elementlarning yetishmaslik belgilari va toksikligi bayon qilinadi.

АННОТАЦИЯ

Настоящее учебное пособие предназначено для студентов бакалавриата по направлению обучения «Агрохимии и агропочвоведения» аграрных вузов. А также данное учебное пособие может быть использовано студентами бакалавриата по направлению агрономии, магистрантами по специальности агрохимии сельскохозяйственных вузов.

Данное учебное пособие подготовлено на основе учебной программы по предмету «Основы питания растений», утвержденной в Термезском институте агротехнологий и инновационного развития от 28 августа 2023 года.

В учебном пособии изложено питание растений, влияние на него внешних факторов среды, транспорт питательных веществ на короткие и дальние расстояния, питание сельскохозяйственных культур азотом, фосфором, калием и микроэлементами и их роль в обмене веществ растений, а также признаки дефицита и токсичности элементов.

RESUME

This tutorial is intended for undergraduate students majoring in agrochemistry and agrosoil science at agricultural universities. This tutorial can also be used by undergraduate students majoring in agronomy and master's students majoring in agrochemistry at agricultural universities.

This tutorial has been prepared based on the curriculum for the subject "Fundamentals of Plant Nutrition", approved at the Termez Institute of Agrotechnology and Innovative Development on August 28, 2023.

The tutorial describes plant nutrition, the influence of external environmental factors on it, the transport of nutrients over short and long distances, the nutrition of agricultural crops with nitrogen, phosphorus, potassium and microelements and their role in plant metabolism, as well as signs of deficiency and toxicity of elements

KIRISH

Mineral moddalar o'simliklarning o'sishi va rivojlanishi uchun zarurdir. Shuning uchun ham, "O'simliklar oziqlanishi asoslari" fani ham fundamental, ham amaliy ahamiyatga ega bo'lgan fandır.

So'nggi o'n yilliklarda o'simliklarga oziq moddalarni kirish mexanizmlari va ularning moddalar almashinuvidagi funksiyalarini o'rganish bo'yicha sezilarli yutuqlarga erishildi. Ushbu o'quv qo'llanmaning asosiy maqsadi o'simliklarning oziqlanish turlari va oziq moddalarning metabolizmdagi rolini o'rganishdir. Kitobda o'simliklar uchun zarur bo'lgan asosiy makro va mikroelementlarning o'simlikka so'rilishi, harakatlanishi, moddalar almashinuvidagi roli va uning yetishmaslik belgilari va toksik ta'siri bayon etilgan.

Ushbu o'quv qo'llanmada o'simliklar dunyosining oziqlanishi ularni ozuqani o'zlashtirishi jihatdan turlarga bo'lib o'rganilgan. Shuningdek, o'simliklarni mineral ildizdan va bargdan oziqlanish, havodan oziqlanish (fotosintez), simbioz oziqlanish (bakteriyatrof, mikotrof) va o'simliklarni tayyor organik moddalarni o'zlashtirishi hamda unga ta'sir etuvchi omillarga alohida e'tibor qaratilgan.

O'simliklarning oziqlanishi asoslari fani tuproqshunoslik, o'simliklar fiziologiyasi va biokimyosi kabi boshqa fanlar bilan chambarchas bog'liq. Ushbu kitobda tuproqdagi mineral ozuqalar o'simlik ildizlariga qanday kirib borishi yoki rizosferadagi tuproqning kimyoviy xususiyatlarini qanday o'zgartirishi tushuntirilgan. O'simliklar fiziologiyasi va biokimyosining asosiy jarayonlaridan biri bo'lgan fotosintezga mineral ozuqalar bilan qanday va qay darajada ta'sir qilishi yoki tartibga solishi bayon etilgan. Shuningdek, mineral elementlarning qisqa va uzoq masofalarga tashilishi, hujayrada harakatlanishiga alohida e'tibor berilgan. Ushbu kitobda ba'zi jihatlar batafsilroq yoritilgan, chunki ular to'g'risida so'nggi o'n yillikda ko'plab yutuqlarga erishilgan.

Ushbu o'quv qo'llanma agrokimyo va agrotuproqshunoslik ta'lim yo'nalishi talabalari hamda, agrokimyo, o'simliklar fiziologiyasi, biokimyosi va tuproqshunoslik bo'yicha chuqur bilimga ega bo'lgan

qishloq xo'jaligi hodimlarining o'simliklar oziqlanishi to'g'risidagi bilimlarini oshirishda muhim ahamiyat kasb etadi.

Kitobda o'simliklar oziqlanishining turli jihatlarini aks ettiruvchi misollar - jadvallar, rasmlar, chizmalar, diagrammalar kabi taqdimotlarga urg'u beriladi. O'simliklar oziqlanishini batafsilroq o'rganish uchun so'nggi yillarda nashr etilgan va klassik adabiyotlardan foydalanilgan.

Oliy ta'lim muassasalarida o'qitilayotgan "O'simliklar oziqlanishi asoslari" fani talabalarning dunyoqarashini shakllantirishi va amaliy faoliyatga yo'naltirishga xizmat qiladi.

O'quv qo'llanmaga o'simliklar oziqlanishi bo'yicha ma'ruza mashg'ulotlari kiritilgan.

1. O'SIMLIK KIMYOVIY TARKIBI.

1.1. O'simliklarning mineral kimyoviy tarkibi.

Suv. O'simliklarni kimyoviy tarkibi va hosil sifati o'simlik tarkibida suv hamda organik va mineral birikmalardan tashkil topgan quruq moddalar miqdoriga bog'liq. Ko'pchilik qishloq xo'jalik ekinlarining vegetativ organlaridagi suv miqdori 70-95 % ni tashkil etsa, bu ko'rsatkich ularning urug'larida 5 dan to 15 % gacha bo'lishi mumkin. O'simlikda quruq modda bilan suvning nisbati doimo bir xil bo'lmaydi. U o'simlik biologiyasiga, yoshiga va yetishtirilgan sharoitiga qarab o'zgaradi. Donli ekinlar donida 85-88 % quruq modda va 12-15 % suv bo'lsa, pomidor va bodringda 4-8 % quruq modda, 92-96 % suv, ildizmevalarda esa bu ko'rsatkichlar mos ravishda 20-25 va 75-80 % ni tashkil etadi.

O'simlik tanasida suvning funksiyalari bevosita uning fizikaviy va kimyoviy xossalariga bog'liq.

Suvdagi yuqori solishtirma issiqlik sig'imi va har qanday haroratda ham bug'lanish xususiyati o'simliklarning qizib (kuyib) ketishidan saqlaydi.

Suv yaxshi erituvchi bo'lib, unda aksariyat birikmalar elektrolitik dissotsiatsiylanadi va zaruriy oziq elementlarining ionlari o'zlashtiriladi.

Suv molekularining qutblanish xossalari hamda strukturasining tartibliliigi o'simlik hujayralarida quyi va yuqori molekulyar birikmalarning ion va molekularini gidratlanishiga sabab bo'ladi.

Suv o'simliklardagi energetik o'zgarishlarda, eng avvalo fotosintez jarayonida, kimyoviy birikmalarning hosil bo'lishida alohida ahamiyatga ega. U quyosh nurining fotosintez uchun zarur, ko'zga ko'rinadigan va shunga yaqin ultrabinafsha qismini o'tkazib, infraqizil radiatsiyaning ma'lum qismini tutib qoladi.

O'simlik to'qima va hujayralarida suvning bo'lishi turgorga sabab bo'ladi, bu turli-tuman fiziologik va biokimyoviy jarayonlarning muhim yo'nalganlik va jadallik omilidir. O'simlik tanasida organik birikmalarning biokimyoviy sintezi va parchalanish reaksiyalari bevosita suv ishtirokida bo'ladi.

Suv tuproqdagi mineral tuzlarni erituvchi va o'simlik tanasida moddalarning harakatlanishi hamda almashinuvi uchun muhitgina bo'lib qolmasdan, ular hujayra tuzilishining ajralmas qismi hamdir.

O'simliklar tarkibidagi suvning miqdori uning turi va yoshiga, ta'minlanish darajasi, transpiratsiya hamda oziqlanish sharoitlariga bog'liqdir.

Quruq modda. O'simliklar tanasida quruq moddalarning to'planishi atmosferadan karbonat angidrid gazining yutilishi va ildiz tizimi tomonidan tuproqdagi mineral tuzlarning o'zlashtirilishi hisobiga sodir bo'ladi.

Qishloq xo'jaligida yetishtirilayotgan o'simliklar quruq moddasining 90-95 foizi organik birikmalar oqsillar va boshqa azotli moddalar, uglevodlar (qandlar, kraxmal, kletchatka, selluloza, pektin moddalar) va yog'lardan, hamda turli xil mineral birikmalardan iborat.

O'simlik quruq moddasining tarkibi quyidagicha: C-45, O-42, H-6,5, N-1,5 va kul elementlari 5 foizni tashkil etadi.

Mineral moddalar. O'simlik va uning quruq massasi bir-biridan tarkibidagi elementlar turlari bo'yicha keskin farq qiladi. Tirik o'simlikning asosiy qismini kislorod tashkil qiladi. Masalan: g'o'za massasining 45 % i kislorod, 43 % i uglerod, 6,3 % i vodorod, 1,5 % i azot hissasiga to'g'ri keladi (1-jadval).

1-jadval.

O'simliklar tarkibidagi kimyoviy elementlarning o'rtacha miqdori, %.

Element nomi	Miqdori, %	Element nomi	Miqdori, %	Element nomi	Miqdori, %
O	45	Mg	0.3	Fe	0.03
C	43	P	0.3	Cl	0.05
H	6.3	S	0.2	Mn	0.05
Ca	1	Cu	0.001	T	0.001
K	1.5	Sr	0.004	Rb	0.0005
N	1.4	Al	0.35	Zn	0.003
Si	0.5	Na	0.2	Ba	0.003

Kudrin (1947)

Hozirgi vaqtda ilmiy tadqiqotlar natijasida shu narsa aniqlandiki, o'simliklarni normal rivojlanishi uchun 20 ta element juda kerakli va

12 ta element shartli ravishda kerak ekan (qavs ichida shartli kerakli elementlar ko'rsatilgan):

- | | |
|----------------------------|--------------------------|
| I. H (Li), Na, K, Cu, (Ag) | II. Mg, Ca, Zn, (Sr, Cd) |
| III. B, (Al) | IV. C, (Si, Ti, Pb) |
| V. N, P, V | VI. O, S, Mo, (Cr, Se) |
| VII. Cl, I, Mn, (F) | VIII. Fe, Co, (Ni) |

O'simliklarning normal rivojlanishi uchun C, O, H dan tashqari N, P, K, Ca, Mg, Fe, S kerak. Bular qisman kul elementlari (P, K, Ca, Mg, Fe)dir.

O'simliklar tanasida uchraydigan barcha elementlar o'simlik hayotida tutgan o'rni va miqdoriga ko'ra uchta guruhga ajratiladi. C, O, H, N, P, K, Ca, Mg, S va Fe kabi elementlar o'simliklarning me'yorida o'sib-rivojlanishi uchun o'ta zarur hisoblanadi. Ularning miqdori, odatda, o'simlik tanasining 0,01 foizdan toki bir necha o'n foizini tashkil qiladi va makroelementlar deb yuritiladi.

Mn, B, Mo, Cu, Zn, Co, J, V kabi elementlar o'simliklar tarkibida ancha kam (10^{-3} - $10^{-6}\%$) miqdorda uchraydi, o'simliklar tanasida sodir bo'ladigan asosiy biokimyoviy va fiziologik jarayonlar uchun muhim ahamiyatga egadir. Bu elementlar mikroelement deb nomlanadi.

O'simlik tanasining juda ham kichik qismini (10^{-6} - $10^{-12}\%$) tashkil etadigan Rb, Sz, Se, kadmiy, Ag, Hg va boshqa elementlar ham o'ziga yarasha ahamiyat kasb etadi va ular ultramikroelementlar deyiladi.

2-jadval.

Mineral oziqlanishdagi asosiy elementlar atomlarining miqdori, tipik o'simlik quruq moddasidagi 1 mlrd atomga to'g'ri keladigan ming atom hisobida.

Makroelementlar	Miqdori	Mikroelementlar	Miqdori
N	10000	B	3
P	1060	Mn	1
K	3760	Zn	0,3
Ca	1840	Cu	0,1
Mg	1740	Mo	0,005
S	580	Co	0,001
Fe	130		

Smirnov, Muravin

A.X.Sheudjen o'simliklardagi barcha kimyoviy elementlar oltita guruhga bo'ladi. Bular: 1) makroelementlar, 2) mezoelementlar, 3) mikroelementlar, 4) ultramikroelementlar, 5) inert elementlar, 6) texnogen elementlardir (3-jadval).

3-jadval.

Kimyoviy elementlarning agrobiokimyoviy tasnifi.

Guruhlar	Elementlar
Makroelementlar	
Organogen elementlar	H O C N
Kul elementlar	P K Si
Mezoelementlar	S Ca Mg Fe Na Al Cl
Mikroelementlar	B Mn Co Cu Mo Zn V I Se
Ultramikroelementlar	Ba Be Br Bi W Gd Ga Hf Ge Ho Dy Eu Au In Ir Yb Y Cd La Li Lu As Nd Ni Nb Sn Os Pd Pt Pr Ra Re Rh Hg Rb Ru Sm Pb Ag Sc Sr Sb Tl Ta Te Tb Ti Th Tm U F Cr Cs Ce Zr Er
Inert elementlar	He Ne Ar Kr Xe Rn
Texnogen elementlar	Ac Am At Bh Bk Cb Cf Cm Db Ds Es Fm Fr Hs Lr Md Mt No Np Pa Pm Po Pu Rf Rg Sg Tc Th

Sheudjen (2003).

O'simliklarning quruq massasida 0,1% dan ortiq miqdorda bo'lgan elementlar makroelementlar, 0.1-0.01% mezoelementlar, 0.01-0.0001% mikroelementlar, 0.00001% dan kam bo'lgan elementlar ultramikroelementlar deb ataladi.

Inert elementlar. Inert elementlar deb — D.I.Mendeleyev davriy sistemasi VIII guruhining asosiy kichik guruhini tashkil etuvchi kimyoviy elementlarga aytiladi. Texnogen elementlar — yer qobig'ida uchramaydigan elementlar, ularning o'simliklarga kirishi texnogen jarayonlar bilan bog'liq.

Kul. O'simliklar yondirilganda Na, Mg, P, S, K, Ca, Fe, B, Mn va boshqa elementlar kul tarkibida qolishi sababli ular kul elementlar degan nomni olgan.

Turli o'simliklar tarkibidagi azot va kul elementlarning miqdori birbiridan sezilarli darajada farq qiladi. Bu bevosita o'simliklarning biologik xususiyatlari, yoshi, o'sish sharoitlari bilan bog'liq bo'lib, tanasining turli qismlaridagi miqdori ham turlichadir (4-jadval).

4-jadval.

Ayrim ekinlarning tarkibida azot va kul elementlarning miqdori, quruq moddaga nisbatan, %

O'simlik va uning organlari	Azot	Kul
Bug'doy va boshqa g'alla ekinlari:		
Doni	1,5-3,0	1,5-4,0
Somoni	0,4-0,6	3,0-5,0
No'xat va boshqa dukkakli don ekinlar: doni	4,0-6,0	2,5-5,0
Poyasi	1,0-1,5	4,0-5,0
Kartoshka:		
Tuganagi	1,0-2,0	3,0-5,0
Barglari	4,0-6,0	8,0-14,0
Qand lavlagi va ildizlilar:ildizi	1,0	2,0-3,0
Palagi	1,5-2,5	6,0-12,0
Beda, sebarga (ko'k massasi)	2,5-5,0	6,0-12,0

Kul moddalarining miqdori ancha katta miqdorda o'zgaradi, chunonchi, salat va ismaloq o'simliklarida 14-18%, qand lavlagining ayrim navlari bargida 20% dan ko'proq kul elementlari bo'lishi mumkin.

O'simliklar tarkibidagi kulning yalpi miqdorini emas, balki uning tarkibini bilish agronomiya nuqtayi nazaridan muhim ahamiyatga ega. Masalan, donli va dukkakli don ekinlar urug'i kulining 40-50% i fosfor (P_2O_5), 30-40% i kaliy (K_2O), 8 -12% i magniy (MgO)dan iborat.

Demak, urug' tarkibining deyarli 90% i mazkur uch element oksidlarga to'g'ri keladi. Somon tarkibida P miqdori 3-5 marta kam bo'lgan holda, kalsiy va kremniyning miqdori esa keskin oshadi. Dukkakli va dukkakli don ekinlarining urug'i hamda somonida S nisbatan ko'proq uchraydi. Kartoshka tuganaklari va ildizmevalilarning kuli o'z

tarkibidagi K miqdorining ko'pligi bilan ajralib turadi (40-60%). Ildizdagi P miqdori o'simliklarning poya, somon va palaklaridagiga qaraganda ko'proq, N esa aksincha, yerusti qismlarida ko'proq bo'ladi. O'simliklarning bargi kaliyga boy bo'lib, uning miqdori yosh barglarda qari (eski) barglardagiga nisbatan ko'proqdir. Kalsiyning miqdori aksincha, qari barglarda 50-60% bo'lgan holda, yosh barglarda 20-40% dan oshmaydi.

O'simliklar kuydirilganda ularda quruq moddaning 5 foiziga yaqin kul elementlari qoladi. O'simliklar tarkibidagi azot va boshqa kul elementlari, o'simlikni biologik xususiyatiga va o'stirilgan sharoitiga qarab, uning turli qismlarida har xil miqdorda bo'ladi. Masalan, o'simlik ildizi, poyasi va barglarida kul elementlari, uning urug'idagiga nisbatan ancha ko'p bo'ladi (5-jadval).

5- jadval

Har xil qishloq xo'jalik o'simliklari tarkibidagi asosiy oziq elementlarini o'rtacha miqdori, %

Ekin turi	Azot	Kul elementlari				Jami kul Miqdori
		P ₂ O ₅	K ₂ O	MgO	CaO	
Bug'doy: doni	2,50	0,85	0,50	0,15	0,07	1,7
somon	0,50	0,20	0,90	0,10	0,28	4,8
Makkajo'xori (don)	1,80	0,57	0,37	0,20	0,03	1,5
Arpa: doni	2,10	0,85	0,55	0,16	0,10	3,0
somon	0,50	0,20	1,00	0,09	0,33	4,5
Sholi (tozalangan)	1,20	0,81	0,31	0,18	0,07	5,2
No'xat: doni	4,50	1,00	1,25	0,13	0,09	2,6
somon	0,65	1,15	-	0,14	0,35	1,4
Loviya: doni	3,68	1,38	1,72	0,29	0,24	3,9
Soya (doni)	5,80	1,04	1,26	0,25	0,17	2,8
G'o'za: chigiti	3,00	1,10	1,25	-	-	-
tolasi	0,34	0,06	0,91	-	-	-
Qand lavlagi	0,24	0,08	0,25	0,05	0,06	0,6
Kartoshka tunganagi	0,32	0,14	0,60	0,06	0,03	1,0
Karam boshi	0,33	0,10	0,35	0,03	0,07	0,70
Pomidor	0,26	0,07	0,32	0,06	0,04	0,70
Sabzi	0,18	0,11	0,40	0,05	0,07	0,09
Beda (xashagi)	2,60	0,65	1,50	0,31	2,52	6,29

M.P. Petuxov va boshqalar ma'lumoti

**O'simliklar kulidagi ba'zi bir elementlarning taxminiy
miqdori (ho'l massasiga nisbatan, %)**

Ekin turi	Kul miqdori ho'l massaga nisbatan, %						
	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO	MgO	SO ₃	Na ₂ O	SiO ₂
Bug'doy: doni	48	30	3	12	5	2	2
somoni	10	30	20	6	3	3	20
No'xat: doni	30	40	5	6	10	1	1
somoni	8	25	35	8	6	2	10
Kartoshka: tuganagi	16	60	3	5	6	2	2
palagi	8	30	30	12	8	3	2
Qand lavlagi: lavlagisi	15	40	10	10	6	10	2
barglari	8	30	15	12	5	25	2
Kungaboqar: urug'i	40	25	7	12	3	3	3
poyasi	3	50	15	7	3	2	6

Quruq moddaga nisbatan % hisobida

G'o'za: chigiti	1,10	1,25	0,20	0,54	0,08	-	-
tolasi	0,06	0,91	0,16	0,17	0,10	-	-
Tamaki: bargi	0,66	5,09	5,07	1,04	0,42	-	-
poyasi	0,92	3,82	1,24	0,05	0,20	-	-
Beda gullash davrida	0,65	1,50	2,52	0,31	0,25	-	-

Smirnov, Muravin ma'lumotlari

Qishloq xo'jalik ekinlari asosiy hosilining quruq modda massasini 2-5 foizini, g'allagullilarning yosh barglari va somonida, ildizmeva hamda tuganaklarining palagida esa 6-14 foizgacha kul bo'ladi. Bargli sabzavotlarda kul miqdori eng ko'p 20 foizgacha va undan ham yuqori bo'ladi.

O'simliklardagi kul elementlarining tarkibida ham juda katta farqlar bo'ladi (6-jadval). Donli va dukkakli ekinlar urug'ining kulida P, K va

Mg oqsillari yig'indisi 90 foizgacha bo'lib, ular orasida P miqdori ko'proq ya'ni kul massasini 30-50 foizini tashkil etadi. Somon va barglar kulida P miqdori birmuncha kam bo'lib, uning tarkibida K va Ca ko'proq bo'ladi. Kartoshka tuganaklarida, qand lavlagi va boshqa ildizmevalarning kulida, asosan, kaliy oksidi bo'lib, u kul massasini 40-60 foizini tashkil etishi mumkin. Shuningdek, ildizmevalar kulida anchagina miqdorda Na oksidi, g'allagullilar somonida esa Si oksidi ko'p bo'ladi. Dukkakli ekinlar va karamdoshlar oilasiga kiruvchi o'simliklar tarkibida S miqdorining ko'pligi bilan boshqa o'simliklardan keskin farq qiladi.

1.2.O'simliklarning organik kimyoviy tarkibi.

Qishloq xo'jalik ekinlari hosili sifatiga baho berishda ularning tarkibidagi insonlar uchun zarur bo'lgan organik birikmalar-oqsillar, yog'lar, uglevodlar, vitaminlar va boshqa ko'rsatkichlarga qarab baho beriladi.

O'simliklar tanasida turli-tuman organik birikmalar uchraydi. Miqdorning oz yoki ko'pligi va ahamiyatiga ko'ra ularni bir nechta guruhga bo'lish mumkin. Masalan, o'simliklar tanasida oqsillar, fermentlar, nuklein kislotalar kamroq miqdorda uchraydi, lekin ular juda katta ahamiyatga ega bo'lgan moddalardir. Sellyuloza, gemisellyuloza, lignin kabilar o'simlik tarkibining asosini tashkil qilib, somon, yog'och, urug' qobig'i, o'simlik tolasining tarkibiga kiradi. Ayrim organik moddalar o'simliklarning faqatgina muayyan qismida, masalan, urug', meva, ildiz va tuganaklarida zaxira modda sifatida (zaxira oqsil, kraxmal, yog', qand moddalari) shakllanadi va to'planadi. O'simliklarning ayrim guruhlari alkoloid, glikozid, katron (smola), kauchuk va efir moylari kabi o'ziga xos moddalarning sintezlash xususiyatiga ega.

Yuqorida ta'kidlab o'tilganidek, o'simlik quruq massasining asosiy qismini, ba'zi hollarda 80-90% ini organik moddalar tashkil qiladi. O'simliklar tanasida keng tarqalgan organik moddalar jumlasiga uglevodlar, yog'lar va oqsillarni kiritish mumkin. Ularning ayrim qishloq xo'jalik ekinlari tarkibidagi o'rtacha miqdori 7-jadvalda keltirilgan.

**Asosiy qishloq xo'jalik ekinlari hosilini o'rtacha kimyoviy tarkibi,
% hisobida (B.P.Pleshkov ma'lumoti)**

Ekin turi	Suv	Quruq modda	Oqsil	Xom protein	Yog'lar	Kraxmal qand va boshqa uglevodlar	Klet- chatka	Kul
Bug'doy (don)	14	86	14	15	2,0	65	2,5	1,7
Javdar (don)	14	86	12	13	2,068	2,3	1,6	1,6
Arpa (don)	13	87	9	10	2,265	5,5	3,0	3,0
Sholi (tozalangan)	11	89	7	8	0,878	0,6	0,5	0,5
Makkajo'xori	15	85	9	10	4,766	2,0	1,5	1,5
No'xat (don)	13	87	20	23	1,553	5,4	2,5	2,5
Loviya (don)	13	87	18	20	1,258	4,0	3,0	3,0
Soya (don)	11	89	29	34	16,1	27	7,0	3,5
Kartoshka	78	12	1,3	2,0	0,117	0,8	1,0	1,0
Qand lavlagi	75	25	1,0	1,6	0,219	1,4	0,8	0,8
Xashaki lavlagi	87	13	0,8	1,5	0,1	9	0,9	0,9
G'o'za	80	20	1,0	6,0	8,514	35,0	5,5	5,5

Qishloq xo'jalik ekinlari hosilining sifati uning tarkibidagi organik va mineral birikmalarning qanday miqdorda bo'lishi bilan belgilanadi. Qand lavlagining sifati uning tarkibidagi qand miqdori bilan dukkakli ekinlarda esa to'plangan oqsil bilan baholanadi. Sabzavot va poliz mahsulotlari tarkibidagi organik moddalar miqdori 8-jadvalda keltirilgan.

**Sabzavot va poliz ekinlari mahsulotini har 100 grammidagi oziq
moddalar.**

Ekin turi	Kul	Oqsil	Uglevod	Kletchatka	Organik kislota	Vitaminlar		
						A	B ₁ B ₆	C
Tarvuz	89,5	0,7	9,2	0,5	0,1	0,10	0,04	7
Qovun	88,5	0,6	9,6	0,6	0,2	0,40	0,04	20
Qovoqcha	93,0	0,6	5,7	0,3	0,1	0,03	0,03	15
Qovoq	90,3	1,0	6,5	1,2	0,1	0,05	0,04	20
Boshkaram	90,0	1,8	5,4	0,7	0,05	0,02	0,06	50
Kartoshka	75,0	2,0	19,7	1,0	0,1	0,02	0,12	201
Pomidor	93,5	0,6	4,2	0,8	0,5	0,80	0,02	38
Baqlajon	91,0	0,6	5,5	1,3	0,2	0,02	0,02	5
Ko'k piyoz	92,5	1,3	4,3	0,9	0,2	2,00	0,02	30
Bosh piyoz	86,0	1,7	9,5	0,7	0,1		0,05	10
Sarimsoq	70,0	6,5	21,2	0,8	0,1		0,08	55
Bodring	95,0	0,8	3,0	0,7	0,1	0,06	0,03	10
Petrushka	85,0	3,7	8,1	1,5	0,1	1,70	0,05	150
Turp	88,5	1,9	7,0	1,5	0,1	0,02	0,03	29
Sholg'om	90,5	1,5	5,9	1,4	0,1	0,01	0,05	20
Shivit	86,5	2,5	4,5	3,5	0,1	1,50	0,05	8
Chuchuk								
Qalampir	92,0	1,3	4,7	1,5	0,1	1,00	0,06	150
Sabzi	98,0	1,3	7,0	0,8	0,1	1,9	0,10	5
Rediska	93,0	1,2	4,1	0,8	0,1		0,01	25
Ismaloq	91,2	2,9	2,3	0,5	0,12	4,5	0,10	55

Pokovskiy A.A. ma'lumoti

Tabiiyki, keltirilgan bu raqamlar o'rtacha ko'rsatkichlar bo'lib, ularga o'simliklarning turi va navi, iqlim, tuproq hamda oziqlanish sharoitlari u yoki bu darajada ta'sir ko'rsatadi. Lekin shunday bo'lsada, mazkur o'rtacha ko'rsatkichlar g'alla ekinlaridagi asosiy organik moddalar oqsillar (9-18%) va kraxmal (50-60%) ekanligini ko'rsatib turibdi. Dukkali don ekinlarida esa oqsil ko'proq, kraxmal bir muncha

kamroq uchraydi. Kartoshka tuganaklarida ko'proq kraxmal, AGROTEKHNIKA VA MEVA-CHAYALARDA uglevodlar to'planadi. Moyli

TERMIZ DAVLAT MUHANDISLIK VA
AGROTEKHNIKA VA MEVA-CHAYALAR
UNIVERSITETI
AXBOROT-RESURS MARKAZI

INV. № 2246

26.02.2026

ekinlarning urug'i tarkibida yog' va oqsil miqdori ko'p bo'ladi. Har bir organik modda turiga alohida to'xtalib o'tish maqsadga muvofiqdir.

Oqsil. Aminokislotalarning yuzlab va minglab qoldiqlaridan tuzilgan yuqori molekulyar organik moddalar oqsil deb ataladi. Ular moddalar almashinuvida hal qiluvchi ahamiyatga ega va o'simliklarning asosiy zaxira moddalaridan biri hisoblanadi. Oqsillarning elementlar tarkibi o'zgarmas, ya'ni doimiy bo'lib, unda uglerod 51-55, kislorod 21-24, azot 15-18, vodorod 6,5-7, oltingugurt 0,3-1,5 foizni tashkil etadi. Urug'lardagi azotning 90% i va o'simlik tana qismlaridagi azotning asosiy qismi (75-90% i) oqsillar tarkibida bo'ladi.

Umuman, o'simlik oqsillari 20 ta aminokislota va ikkita amiddan tuzilgan. O'simliklarning oqsillari tarkibida "almashtirib bo'lmaydigan" aminokislota (valin, leysin, izoleysin, treonin, metionin, sistidin, lizin, triptofan va fenilalanin) larni bo'lishi juda muhim ahamiyatga ega. Chunki, ular odam va hayvonlar organizmida shakllana olmaydi. Ushbu aminokislotalarni odam va hayvonlar faqatgina o'simliklardan oziq-ovqat mahsulotlari va yem-xashak bilan birgalikda oladi. Shuning uchun ham, o'simlik mahsulotining sifati oqsillarning miqdoriga qarabgina emas, balki ularning fraksion va aminokislotalar tarkibini aniqlash asosida hazm bo'lishi va to'liq qimmatligiga qarab ham baholanadi.

O'simliklarning vegetativ organlarida oqsillar miqdori odatda, ular massasining 5-20, boshqali donli ekinlar urug'ida 6-20, dukkakli va moyli ekinlar urug'ida esa 20-35 foizni tashkil etadi.

Qishloq xo'jalik ekinlari hosilining sifatini baholashda ko'pincha undagi "xom protein" ko'rsatkichidan foydalaniladi, u barcha azotli birikmalar (oqsil va oqsilsiz birikmalar) yig'indisini ifodalaydi.

Oqsillar o'z tuzilishiga oddiy va murakkab oqsillarga bo'linadi.

Oddiy oqsillar. Faqat aminokislota qoldiqlaridan tuzilgan oqsilga oddiy oqsil deyiladi. Oddiy oqsillarning eruvchanligiga ko'ra quyidagicha guruhlarga bo'linadi.

Albuminlar – molekulyar og'irligi bir necha o'n mingga teng, suvda oson eriydigan oddiy oqsillar. Bug'doy, arpa, no'xat tarkibida uchraydi.

Globulin – suvda erimaydigan, lekin mo'tadil tuzlarning kuchsiz eritmalarida (masalan, NaCl yoki KCl ning 4-10% li eritmalarida)

eriydigan oqsillar. Albuminlardan farqi tarkibida glitsin saqlamaydi, yoki juda kam miqdorda bo'ladi.

Globulin o'simlik oqsillari ichida keng tarqalgan bo'lib, dukkakli don va moyli ekinlar urug'i tarkibidagi oqsillarning asosiy qismini tashkil qiladi.

Prolaminlar – 70-80% li etil spirtida erishi bilan xarakterlanadi, suvda erimaydi. Prolaminlar boshqoqli o'simliklarda uchraydi. Bu oqsillar tarkibida prolin aminokislota ko'p (14% ga yaqin) bo'lganligi uchun prolaminlar deb ataladi. Bug'doy va suli donida gliadin, arpa donida gordein, makkajo'xori donida zein, sulida avenin uchraydi.

Glutelinlar – suvda va tuzli eritmalarida erimaydigan lekin, ishqorlarning kuchsiz eritmalarida eriydigan oqsillar. Ular donli o'simliklar tarkibida uchraydi. Glutelin kleykovinaning asosiy tarkibiy qismini tashkil qiladi.

Glyutenin – glutelinning bir turi bo'lib, bug'doy unining asosiy oqsilidir. Un tarkibidagi umumiy protein tarkibining 47% ni tashkil qiladi.

Gistonlar – ishqoriy xarakterga ega bo'lgan oqsillar bo'lib, suvda eriydi. Tarkibida ko'proq (20-30%) diaminaminokislota (lizin, arginin) saqlaydi. Bu oqsillar asosan, hujayra yadrosida nuklein kislotalar bilan birga uchraydi. Gistonlar organizmning rivojlanishida va irsiy belgilarning nasldan-naslga o'tishida muhim ahamiyatga ega.

Murakkab oqsillar. Murakkab oqsillar, ya'ni tarkibida oqsil qismidan tashqari oqsil bo'lmagan guruhlarni saqlaydi. Murakkab oqsillar tarkibida oqsil bo'lmagan birikmalar saqlashiga ko'ra nukleoproteinlar, lipoproteinlar, xromoproteinlar, glikoproteinlar, fosfoproteinlar, metalloproteinlarga bo'linadi.

Lipoproteinlar – oqsillarning turli-tuman yog'simon moddalar bilan hosilasidir. O'simlik to'qimalarida lipoproteinlar hujayralar o'rtasidagi to'siqlar va hujayra ichki tuzilmalarining tarkibiga kiradi.

Glyukoproteinlar – oqsillarning turli-tuman monosaxaridlar bilan hosil qilgan birikmalaridir.

Xromoproteinlar – oqsillarning nooqsil xarakterdagi bo'yoq moddalar bilan hosil qilgan birikmalari. Masalan, oqsil va xlorofill hosil qiladigan birikma fotosintez jarayonida muhim rol o'ynaydi.

Nukleoproteinlar – tirik organizmlar tanasida kechadigan ko'pchilik jarayonlarda faol ishtirok etadigan oqsillar guruhi. Ular oqsil va nuklein kislotalarning birikishidan hosil bo'ladi.

Fosfoproteinlar – P bog'lariga boy bo'lgan murakkab oqsillardir.

Metalloproteinlar – tarkibidagi har xil metall ionlari (Fe^{+3} , Cu^{+2} , Mg^{+2}) bevosita oqsillar bilan birikkan bo'ladi.

Uglevodlar. Uglevodlar kimyoviy tuzilishiga ko'ra, ko'p atomli spirtlarning aldegid yoki ketoni hisoblanadi. Ular turli xususiyatlarga ega: suvda eriydigan va suvda erimaydigan moddalar, kichik va katta molekulyar massaga ega bo'lgan birikmalar, qaytaruvchilik xususiyatiga ega bo'lgan va ega bo'lmagan birikmalar va hokazo.

Uglevodlar uchta asosiy guruhga bo'linadi: monosaxaridlar, oligosaxaridlar va polisaxaridlar (1-rasm.).



1-rasm. Uglevodlarning sinflanishi.

Monosaxaridlar tarkibidagi uglerod atomlarining soniga qarab farq qiladi: uch uglerodli birikmalar – triozalar, to'rt uglerodli birikmalar – tetrozalar, besh uglerodli birikmalar – pentozalar, olti uglerodli birikmalar – geksozalar, yetti uglerodli birikmalar – heptozalar deb ataladi.

Barcha qishloq xo'jalik ekinlari mahsulotida ma'lum miqdorda qand bo'ladi, ildizmevalar va sabzavot ekinlarining ayrim qismlarida hamda mevalarda zaxira moddalar holida to'planadi. Ko'pchilik o'simliklarda monosaxaridlar, asosan, glyukoza va fruktoza, oligosaxaridlar esa disaxarid – saxaroza holida bo'ladi.

Glyukoza. Bu modda mevalar tarkibida, ko'proq, qand lavlagi va boshqa ildizmevalilar tarkibida uchraydi. Uzum glyukozaga eng boy mevalardan bo'lganligi sababli (8-15%), uning "uzum shakari" degan nomi shundan kelib chiqqan.

Odatda, glyukoza a va b shakllarda bo'lib, ular birinchi uglerod atomida joylashgan vodorod va gidrooksilning holati bilan farqlanadi.

Glyukoza o'simliklarning nafas olishida asosiy energetik manba bo'lib, uning fosfat efirlari esa boshqa glyukofosfatlar bilan birgalikda fotosintezda, murakkab uglevodlar parchalanishida va boshqa moddalar almashinish jarayonida qatnashadi.

Glyukoza 8-15 foizgacha uzumda bo'lsa, meva va rezavor mevalardagi uglevodlar umumiy miqdorini yarmiga yaqinini tashkil etadi.

Fruktoza. Fruktoza yoki boshqacha aytganda, "meva shakari" danakli shirin mevalar tarkibida ko'p bo'lib, 6-10% ni tashkil qiladi. Topinambur (yer noki) tarkibida fruktoza ko'p (10-12%) miqdorda, sabzavotlar va g'allaguldoshlarining donlari tarkibida juda kam miqdorda uchraydi. Fruktoza, odatda, saxaroza va boshqa polifruktoza hosilalarining tarkibiga kiradi.

Saxaroza. O'simliklar olamida eng ko'p tarqalgan va ko'p uchraydigan disaxaridlardan biri saxaroza bo'lib, qand lavlagi, shakarqamishda uchraydi. Saxaroza glyukoza va fruktozadan tashkil topgan disaxarid bo'lib, meva va rezavor mevalarda, hamda, sabzi, osh lavlagi va piyoz tarkibida 4-8 foizgacha bo'ladi. Saxaroza qand lavlagida 14-22 va shakarqamish poyasining shirasida 11-25 foiz atrofida bo'lib, asosiy uglevod zaxirasi hisoblanadi. Shuning uchun ham, ushbu ekinlarni yetishtirishdan maqsad, insonlarning qandga bo'lgan talabini qondirish uchun xomashyo olishdir.

Maltoza. Undirilgan don shakari deb atalib, ikki molekula glyukozadan tuzilgan. Erkin holatda o'simliklar tarkibida kam miqdorda uchraydi. Maltoza kraxmalning amilaza fermenti ta'sirida parchalanish jarayonida ko'p miqdorda hosil bo'ladi. Bu jarayon ayniqsa urug'larning unishi davrida jadal ketadi.

Hamma disaxaridlar suvda yaxshi eriydi, shirin ta'mga ega, organizmda yaxshi hazm bo'ladi.

Polisaxaridlar. Polisaxaridlar – yuqori molekularli murakkab uglevodlar bo'lib, ularning molekularlari monosaxaridlarning juda ko'p qoldig'idan tuzilgan. Ular suvda erimaydi yoki kolloid eritma hosil qiladi. Polisaxaridlar ta'msiz bo'ladi va haqiqiy kristallar hosil qilmaydi.

Bir xil monosaxaridlardan tashkil topgan polisaxaridlar gomopolisaxaridlar deb ataladi. Agar polisaxaridlar tarkibida turli monosaxaridlar bo'lsa, ular geteropolisaxaridlar deb ataladi. Geteropolisaxaridlar tarkibida ba'zan aminokislota, yog'lar, oqsillar uchraydi.

Kraxmal. Kraxmal – o'simliklarda eng ko'p to'planadigan va eng muhim polisaxaridlardan hisoblanadi. Kraxmal oddiy bir jinsli modda bo'lmasdan ikkita turli xil polisaxarid-amilaza va amilopektin (mos ravishda 15-25 va 75-85%) aralashmasidan iborat. Amilaza bir necha yuz ming Glyukoza qoldiqlarining tarmoqlanmagan zanjirida tuzilgan. Undan farqli o'laroq, amilopektinda Glyukoza qoldiqlari chiziqsimon emas, balki tarmoqlangan qiyin gidrolizlanadigan zanjir hosil qiladi. Kraxmal odam va hayvonlar organizmi tomonidan oson o'zlashtiriladigan uglevoddir.

Kraxmal asosan, tuganaklarda, piyozboshlarda va urug'larda asosiy uglevod zaxirasi sifatida to'planadi. Kartoshkaning ertapishar navlarining tuganaklarida kraxmal miqdori 10-14, o'rta va kechpishar navlarida esa 16-22 foizgacha bo'ladi. G'allagullilar donida kraxmal miqdori 55-70 foiz atrofida bo'ladi. Kraxmal fotosintez jarayonida hosil bo'ladi. Kraxmal odam va hayvonlar organizmi yengil o'zlashtiriladigan uglevod bo'lib, u fermentativ (amilaza fermentlari yordamida) va kislotali gidrolizda glyukozagacha parchalanadi.

O'simliklardagi oqsil va kraxmal o'rtasida teskari bog'liqlik mavjud. Oqsilga boy dukkali don ekinlar urug'ida kraxmal miqdori g'alla ekinlari urug'idagiga qaraganda ancha kam bo'ladi, moyli ekinlar urug'ida kraxmal miqdori yanada kamroqdir.

Sellyuloza. Sellyuloza – o'simliklar tarkibida ko'p bo'lib, ular hujayra devorining asosini tashkil qiladi. Sellyuloza tuzilishiga ko'ra amilazaga o'xshash. Sellyuloza suvda erimaydi. Ayrim kislotalar ta'sirida qisman gidrolizlanadi. U o'simliklarda lignin, pektin moddalari bilan

bog'langan bo'ladi. Paxta tolasi 95-98%, zig'ir 80-90%, kanop va jut tolalari ham deyarli shuncha miqdorda sellyuloza tutadi. Shuning uchun ham aytib o'tilgan ekinlar asosan tolasi uchun yetishtiriladi.

Daraxtlarning yog'ochli qismida ham sellyulozaning miqdori ko'p bo'lib, 40-50% ga yetadi. Doni qipiq bilan o'ralgan g'allagullilar (suli, sholi, tariq)ning urug'larida sellyulozaning miqdori 10-15% dukkakli don ekinlar urug'ida 3-5%, ildiz mevalilar va kartoshka tuganaklarida esa 1% ga yaqin bo'ladi.

O'simliklarning o'suv organlari quruq massasining 25 dan 40% ini sellyuloza tashkil qiladi. Toza sellyuloza tolasimon tuzilishga ega bo'lgan oq moddadir. Uning to'la gidrolizlanishidan Glyukoza hosil bo'ladi. Sellyulozaning molekulyar og'irligi bevosita o'simlik turi va olinish usullariga bog'liq bo'lib, bir necha mingga yetishi mumkin.

Gemisellyuloza. O'simliklarning hujayra devorlari tarkibiga sellyuloza bilan bir qatorda gemisellyuloza deb nomlanadigan, kichikroq molekulyar og'irlikka ega polisaxaridlar ham kiradi. Gemisellyulozalar ko'proq somon va yog'ochlikda (20-40% gacha) uchraydi. Ular sellyulozadan pentozanlar zanjiridan iboratligi bilan ajralib turadi.

Lignin. Lignin – o'simliklarni yog'ochlashgan to'qimalarining asosini tashkil etadigan modda. U ko'proq (20-40%) o'simliklarning poya va somonlarida, daraxtlarning yog'ochida to'planadi. U sellyuloza tolalarini biriktiradi, hujayra devorlari oralig'idagi bo'shliqlarni to'ldiradi. O'simliklar yog'och qismining mustahkamligi ko'p jihatdan lignin miqdoriga bog'liq. Toza lignin suvda va kislotalarda eriydigan sariq-jigarrang tusli modda.

Pektin moddalar. Pektin moddalar – mevalar, ildizmevalilar va o'simlik tolalarida bo'ladigan yuqori molekulyar polisaxaridlardir. Ular tolali o'simliklarda tolalarning alohida-alohida tutamlarini birlashtiradi. Pektin moddalarning kislota va ishqorlar ta'sirida jele yoki dirildoq massa hosil qilganligi uchun qandolatchilik sanoatida keng foydalaniladi.

Pektinli moddalar o'simlik hujayralari devorida uchraydi. Bu moddalar hujayralarni metinlashtiradi va shu tufayli o'simlik to'qimalariga mustahkamlik baxsh etadi. Yetilmagan meva va sabzavot ekinlarida pektinli moddalar erimaydigan propektin holatida bo'ladi,

mevalar pishib yetilgandan keyin esa fermentlar ta'sirida u suvda eriydigan pektinga aylanadi. Natijada, hujayralar o'rtasidagi bog'lanish bo'shashadi va mevalar yumshab qoladi.

Inulin. Ushbu modda o'simliklar tarkibida zapas modda sifatida uchraydi. Hidrolizlanganda fruktoza hosil bo'ladi. Tuzilishiga ko'ra kraxmal bilan glikogenga o'xshaydi. Odam va hayvonlar organizmi inulinni yaxshi o'zlashtiradi.

Glyukozidlar. Glyukozidlar tarkibida N saqllovchi moddalar bor, ta'mi achchiq va ko'pincha zaharli xossalarga ega. Bular orasida solanin moddasi eng ko'p tarqalgan bo'lib, u kartoshka va boshqa tomatdosh o'simliklarda ko'p to'planadi.

Yog'lar. Kimyoviy tarkibiga ko'ra yog'lar – uch atomli spirt glitserinning murakkab efirlari bilan molekulyar yog' kislotalarining aralashmasidan iborat. O'simlik moylari tarkibida to'yinmagan kislotalardan olein, linol va linolen, to'yinganlaridan esa palmitin va stearin kislotalari bo'ladi. Yog' kislotalarining tarkibi o'simlik moylarida ularning asosiy xossalarini - quyuqlik darajasini (konsistensiyasini) suyuqlanish haroratini, qurib qolishi, achishi va sovunlanishi xususiyatlarini, hamda ularning oziq-ovqatlik qiymatini belgilaydi. O'simlik moylarida odam uchun «almashtirib bo'lmaydigan» linol va linolen yog' kislotalari mavjud.

Yog'lar va yog'simon moddalar (lipidlar) o'simlik hujayrasi sitoplazmasining tuzilish komponentlari hisoblanadi, hamda moyli ekinlarda zaxira birikmalari faoliyatini bajaradi. Lipidlar kimyoviy tarkibi, tuzilishi va organizmdagi funksiyasiga qarab, quyidagi guruhlariga bo'linadi:

A. Oddiy lipidlar – yog' kislotalarining turli xil spirtlar bilan hosil qilgan murakkab efiri.

1. Glitseridlar – uch atomli spirt glitserin bilan yuqori molekulyar yog' kislotalarining murakkab efiri.

2. Mumlar – bir atomli spirtlar va yuqori molekulyar yog' kislotalarining efiri.

B. Murakkab lipidlar – yog' kislotalarining spirtlar bilan hosil qilgan murakkab efiri bo'lib, tarkibida qo'shimcha boshqa guruhlarni saqlaydi:

1. Fosfolipidlar – tarkibida yogʻ kislotalari va spirtlardan tashqari fosfat kislota qoldigʻini, azot asoslarini va boshqa komponentlarini saqlaydi.

2. Glikolipidlar

3. Steroidlar

4. Boshqa murakkab lipidlar – sulfolipidlar, aminolipidlar.

C. Lipidlarning hosilalari: yogʻ kislotalari, glitserol, steril va boshqa spirtlar, yogʻ kislotalarining aldegidlari, yogʻda eruvchi vitaminlar va gormonlar.

Qishloq xoʻjaligida yetishtiriladigan eng muhim moyli ekinlar va soya urugʻlaridagi moyning oʻrtacha miqdori 9-jadvalda keltirilgan.

Lipidlar jumlasiga fosforitlar, mumlar, karotinoidlar, steorinlar va yogʻda eriydigan A, D, E va K vitaminlar ham kiradi.

9-jadval.

Qishloq xoʻjaligi ekinlari urugʻi tarkibidagi moy miqdori, %

Ekin turi	Moy, %	Ekin turi	Moy, %
Kanakunjut	60	Zigʻir	30
Kunjut	45-50	Kanop	30
Zaytun	45-50	Chigit	25
Kungaboqar	24-50	Soya	20

Mumlar. Mumlar oddiy lipidlar guruhiga mansub boʻlib, yuqori molekulyar bir atomli spirtlar va yuqori molekulyar yogʻ kislotalarning efiri hisoblanadi. Oʻsimlik mumlarining biologik funksiyasi turli organlarni suvsizlanishidan yoki ortiqcha namlanishidan va mikroorganizmlar taʼsiridan saqlashdan iborat.

Fosfolipidlar. Fosfolipidlar ham xuddi moylar kabi, yuqori molekulyar yogʻ kislotalarning koʻp atomli spirtlar bilan hosil qilgan murakkab efirlari boʻlib, ular tarkibida qoʻshimcha ravishda fosfat kislota qoldigʻi va azot asoslari uchraydi. Fosfolipidlar tabiatda juda keng tarqalgan, ular deyarli barcha toʻqima va hujayralarda uchraydi. Oʻsimliklar tarkibida bir necha xil fosfolipidlar uchraydi. Fosfolipidlar oqsillar bilan birikib lipoproteinlarni hosil qiladi va membranalarning tuzilishida ishtirok etadi. Fosfolipidlar organik erituvchilarda yaxshi eriydi. Suv bilan emulsiya hosil qiladi.

Vitaminlar. Ular o'simliklar tarkibida oqsil, uglevod va yog'larga nisbatan sezilarli kam miqdorda uchrasada, o'simlik, inson va hayvonlarning hayot faoliyatida muhim rol o'ynaydi. Odam va hayvonlar tanasida vitaminlar bevosita sintezlanmaydi, ularning yetishmasligi turli og'ir xastaliklarni keltirib chiqaradi. Tirik organizmlarda vitaminlar organik katalizatorlar vazifasini bajaradi. Ular fermentlar bilan yaqin munosabatda bo'lib, ko'p hollarda ikki komponentli fermentlarning faol guruhlar tarkibiga kiradi. Hozirgi kunga kelib 40 dan ortiq vitamin aniqlangan.

Vitaminlar tasnifi. Vitaminlar erituvchilarda erishiga qarab ikki guruhga bo'linadi:

1. Suvda eruvchi vitaminlar – B₁, B₂, B₆, PP, H, P, C va U vitaminlar, pantoten, folat, para-aminobenzoat kislotalar, inozit va boshqalar.

2. Yog'larda eruvchi vitaminlar – A, D, E va K₁ vitaminlar.

Kimyoviy tasnifiga ko'ra vitaminlar 4 guruhga bo'linadi:

1. Alifatik: askorbin kislota (vitamin C), pangomat kislota (vitamin B₁₅), – pantotenat kislota (vitamin B₃, antidermatit), metilmetioninsulfoniy xlorid (vitamin U).

2. Alitsiklik: retinol (vitamin A), kaltsiferol (vitamin D).

3. Aromatik: filloxinon (vitamin K₁).

4. Geterotsiklik: tokoferol (vitamin E), bioflavanoid (vitamin P), nikotin kislota (vitamin PP), piridoksin (vitamin B₆), tiamin (vitamin B₁), riboflavin (vitamin B₂), biotin (vitamin H), foliy kislota (vitamin B₉), sianokobalamin (vitamin B₁₂).

O'simlik mahsuloti tarkibidagi vitaminlar miqdori doimo o'zgarib turib, ko'pincha o'simliklarning gullash davrida yer ustki organlarida maksimal miqdorda to'planadi. Mevalarda esa ular pishib yetilgan vaqtida ko'p yig'iladi. Shuning uchun vitaminli mahsulotlarni tayyorlash yuqorida aytib o'tilgan vitaminlarga boy davrida o'tkazilishi kerak.

Ko'pchilik vitaminlarning o'zi turg'un birikma bo'lsa ham ma'lum sharoitlarda (yuqori harorat, namlik, yorug'lik va boshqa faktorlar ta'sirida) oksidlanishi, parchalanishi yoki boshqa o'zgarishlarga uchrashi mumkin. Natijada, vitaminlar o'zining biologik faolligini yo'qotadi.

Vitaminlarning o'simliklar hayotidagi ahamiyati. Vitaminlar o'simliklar hayotida katta rol o'ynaydi. Ular moddalar almashinuvining asosiy regulyatori – fermentlar biosintezida ishtirok etadi.

Vitaminlarning ko'pchiligi oqsillar bilan birlashib, fermentlar hosil qiladi. Ba'zi vitaminlar aminokislota (masalan, vitamin H-biotin, asparagin, serin va boshqa aminokislota) almashinuvida ishtirok etadi. Vitamin C, karotin, katexinlar va flavonollar o'simlik to'qimalarida doimiy ravishda ro'y berib turadigan oksidlanish va qaytarilish jarayonida faol qatnashadi. Bu jarayon davrida vitaminlar ma'lum vaqt ichida oksidlanib va qaytarilib turadi. Vitaminlar ta'sirida o'simliklarning hosildorligi oshadi, yetilishi tezlashadi va ildizi tez rivojlanadi. Ba'zi vitaminlar (karotinoidlar) esa fotosintez jarayonida va o'simlik gullarining changlanishida ishtirok etadi. Asosiy qishloq xo'jalik ekinlari tarkibidagi vitaminlarning miqdori 10-jadvalda keltirilgan.

10 – jadval.

Asosiy ekinlar tarkibidagi eng muhim vitaminlar miqdori.

(100 gr ho'l moddada mg)

Ekin turi	Karotin	B ₁	B ₂	B ₆	E	K	C
Bug'doy doni	0.1	0.5	0.1	0.4	1.0	0.05	-
Javdar	0.1	0.5	0.1	0.4	0.6	0.05	-
Makkajo'xori	2.0	0.6	0.2	0.7	0.5	0.1	-
No'xat	0.2	0.6	0.2	0.7	0.5	0.1	-
Kartoshka	0.1	0.1	0.05	0.1	0.05	0.1	20.0
Sabzi	10	0.1	0.04	0.1	0.1	2.0	5.0
Karam	2.0	0.1	0.07	0.1	0.1	3.0	30.0
Pomidor	2.0	0.04	-	-	-	-	5.0
Olma	2.0	0.5	-	0.1	-	-	20.0
Uzum	0.1	-	-	-	-	-	3.0

Organik kislotalar. Organik kislotalar o'simliklar tarkibida uchraydigan boshqa muhim birikmalar ayniqsa uglevodlar va oqsillar kabi juda keng tarqalgan moddalar hisoblanadi. Ular o'simliklarning hamma qismida: urug'i, bargi, ildizlarida, gulida va mevalarida uchraydi. Nordon mevalar tarkibida organik kislotalar erkin holda va qisman nordon tuzlar sifatida uchraydi.

Ba'zi o'simliklar bargida masalan, rovoch, otquloqning barglarida va poyasida erkin organik kislotalar yoki ularning nordon tuzlari ko'p to'planadi. O'simliklarning turli qismlarida uchraydigan organik kislotalar miqdori bir xil emas. Urug'da ular 0,5% ga yaqin bo'lsa, barg va mevalarda 8-12% ni tashkil qiladi. Ular ayniqsa loviya doni, tamaki bargi, limon mevasi tarkibida ko'p to'planadi. Sabzavot mahsulotlari tarkibida limon kislota, olma kislota, oksalat (otquloq) kislota va boshqa kislotalar bo'ladi.

Pigmentlar. O'simliklarida g'oyat xilma-xil bo'yovchi moddalar ayniqsa, pigmentlar uchraydi. Barglar va yetilmagan mevalarning yashil rangi xlorofillga; sabzi va qovoqning to'q sariq va qizil rangi karotinga (provitamin A) hamda uning oksidlanish mahsuli bo'lmish pigmentiga; qalampirlarning sariq rangi kapsenin pigmentiga bog'liq bo'lib, uning o'zi ham karotinning oksidlanish mahsulidir. Antotsianlar degan umumiy nom bilan ataluvchi bir gruppaga bo'yovchi moddalar sabzavot mahsulotlariga ko'k, binafsha va qizg'ish binafsha rang beradi. Piyozning sirtqi qobiqlariga rang berib turuvchi bo'yovchi moddalar kversetin deb ataladi. Yuqori harorat yoki oksidlanish ta'sirida bo'yovchi moddalar parchalanadi va sabzavot asl rangini yo'qotadi (masalan, quritilganda, qaynatilganda).

Efir moylar. Efir moylar ko'pchilik sabzavot mahsulotlari (masalan, sarimsoq, shivit, selderey, petrushkada) bo'lib, aksariyat hollarda u himoya rolini o'ynaydi. Tarkibida efir moylar bo'lgan ekinlar, odatda, ovqatni xushta'm qiladigan ziravor sifatida ishlatiladi. Ba'zi sabzavotlar, ayniqsa, piyoz va sarimsoqdagi efir moylar juda kuchli fitonsid xossasiga ega. Ular kasallik tug'diruvchi mikroorganizmlarni o'ldiradi va odamni ko'pgina yuqumli kasalliklardan himoya qiladi.

Alkaloidlar. Alkaloidlar kuchli fiziologik ta'sirga ega bo'lgan, ishqoriy xarakterdagi geterosiklik N tutgan moddalardir. Ular ayrim qishloq xo'jalik ekinlarining tanasida sezilarli miqdorda sintezlanadi va to'planadi.

Alkaloidlar (arabcha algali — ishqor demak) kislotalar bilan reaksiyaga kirishib, tuz hosil qiladi. O'simliklarda alkaloidlar asosan, malat, tartarat, sitrat va boshqa kislotalarning tuzlari sifatida uchraydi.

Ko'pchilik alkaloidlar xalq xo'jaligining turli tarmoqlarida jumladan, meditsina, veterinariya, qishloq xo'jaligida va boshqa sohalarda ko'p ishlatiladi. Ayniqsa, ular meditsinada katta ahamiyatga ega.

Turmushda ba'zi bir alkaloidlar (kofein, nikotin)dan inson organizmini tetik va bardam tutuvchi hamda hushyor qiluvchi moddalar sifatida foydalaniladi. Ayrim alkaloidlar (anabazin, nikotin) qishloq xo'jaligida so'ruvchi va kemiruvchi hasharotlarga qarshi kurashda ishlatiladi.

Hozirgi kunda anchagina alkaloid hosil qiluvchi o'simliklar aniqlangan va ularni yetishtirish yo'lga qo'yilgan. Masalan, tamakining barglarida nikotin (3-7%), lyupinning bargi va poyasida lupanin, spartein, lupanin alkaloidlari (1-3%), xina daraxtining po'stlog'ida xinin (8-12%) to'planadi. Ko'knori «suti» ning talqonida bir necha alkaloid uchrab (morfin, narkotin, kodein), ularning miqdori 15-20% ni tashkil etadi. Kofe doni tarkibida 1-3%, choy bargida 5% gacha kofein alkaloidi uchraydi. Alkaloidlar tibbiyotda va sanoatning ayrim tarmoqlarida keng ko'lamda ishlatiladi.

Takrorlash uchun savol va topshiriqlar.

1. O'simliklar tarkibidagi quruq modda va suv miqdorining o'zgarish ko'lamini qanaqa?
2. Makro, mikro va ultramikroelementlar haqida nimalarni bilasiz?
3. Nima uchun kul elementlari deymiz?
4. O'simlik tarkibidagi organik moddalarga nimalar kiradi?
5. Murakkab va oddiy oqsillarning o'zaro farqi nimada?
6. O'simliklar tanasida uchraydigan asosiy uglevodlar to'g'risida ma'lumot bering.

2. O'SIMLIKLARNING OZIQLANISH TURLARI.

O'simliklar oziqlanishining o'rganilishi. «O'simliklar qanday qilib va nima bilan oziqlanadi» - degan savol qadim-qadimlardan buyon insonlarni ayniqsa, ilm ahlini qiziqtirib kelgan.

Bu savolga birinchi bo'lib, buyuk yunon mutafakkiri Arastu (Aristotel) eramizdan avvalgi IV-III asrlarda to'g'ri javob berdi. U o'simliklar o'zlarining ildizlari bilan tuproqdan kerakli oziq moddalarni o'zlashtiradi, degan xulosaga keldi.

Teofrast (Arastuning eng iqtidorli shogirdi) ustoziga qarshi o'laroq, o'simliklar faqatgina yashil barglari bilan oziqlanadi, ildizlar esa, o'simliklarni substratda tutib turish uchun xizmat qiladi, degan g'oyaning tarafdori edi.

Shuningdek, dehqonlar gumusga boy tuproqlarda shuningdek, yaxshi unumdor tuproqlarda o'sadigan o'simliklar yaxshi o'sib va rivojlanib ko'proq hosil berishini bilishgan. Ushbu g'oyalar asosida o'simliklarning gumus bilan oziqlanishi nazariyasi paydo bo'ldi. Go'ngning foydali taraflari haqidagi amaliy kuzatishlar o'simliklar faqat organik moddalar bilan oziqlanadi degan noto'g'ri xulosaga olib keldi.

Nemis kimyogari Y.Libix o'zining ilmiy ishida o'simliklarning oziqlanishining asosi sifatida gumus bilan oziqlanishi nazariyasini tanqid ostiga oldi.

Minerallardan foydalangan holda suvda o'simliklar yetishtirgan I.Knop va Y.Sakslarning tajribalari nihoyat gumus nazariyasini inkor etdi. O'simliklarning mineral oziqlanishi haqidagi ta'limot tarafdorlari ko'plab eksperimental ishlar asosida o'simliklar tuproqdan organik moddalarni emas, balki mineral tuzlarni o'zlashtirishiga ishonitirishga muvaffaq bo'ldilar.

Rus olimi K.A.Timiryazev fotosintez nazariyasini yaratdi. Natijada, o'simliklarning fotosintez va mineral oziqlanishi nazariyasini birlashtirgan o'simliklarning avtotrof oziqlanishi butun dunyoda e'tirof etildi. Bu o'simliklarning oziqlanishi haqidagi ilmiy konsepsiyaning asosidir.

Oziqlanish turlari. Sayyoramizdagi barcha tirik organizmlar ochiq biologik sistemalardir, ya'ni ular bilan atrof-muhit o'rtasida uzluksiz modda va energiya almashinuvi bo'lib turadi. Tirik organizmlardagi hayotiy jarayonlar, hujayradagi plastik reaksiyalar, membrana orqali moddalar transporti, hujayralarning o'sishi va bo'linishi, to'qima va organlar faoliyati, tana haroratining doimiyligini saqlash uchun energiya zarur. Bu energiya oziq moddalarning parchalanish jarayonida hosil bo'ladi. Tirik organizmlar tomonidan modda va energiyaning o'zlashtirilishi oziqlanish deyiladi. Oziqlanish tirik organizmlarning muhim xususiyati hisoblanadi. Organizmlar uglerod o'zlashtirishiga ko'ra ikki guruhga: avtotrof va geterotroflarga bo'linadi. Yuksak o'simliklarning oziqlanishi hayvonot dunyosi oziqlanishidan keskin farq qiladi. Chunki, hayvonlar faqat tayyor organik mahsulotlarni iste'mol qilsa (geterotrof oziqlanish), o'simliklar o'zlari uchun kerakli organik moddalarni oddiy mineral birikmalar (karbonat angidrid, suv va ayrim tuzlar)dan quyosh energiyasi yordamida sintezlaydi (avtotrof oziqlanish).

Geterotrof oziqlanish. Yer yuzida yashovchi o'simliklarning ko'p qismini yashil o'simliklar - avtotroflar (fototroflar) tashkil qiladi. Ammo o'simliklar orasida ham geterotrof oziqlanish xususiyatiga ega obligat geterotroflar, ya'ni organik oziqni tashqi muhitdan oluvchi - saprofitlar, parazitlar (tekinxo'rlar) va hasharotxo'r turlari ham mavjud. Ular yovvoyi o'simliklardir.

Saprofitlar - o'simliklar va hayvon qoldiqlarining chirishida hosil bo'ladigan organik moddalar bilan oziqlanadi.

Parazitlar - tirik organizmlarning organik moddalari hisobiga yashaydi.

Hasharotxo'r o'simliklar ayrim mayda umurtqasiz hayvonlarni tutib olish va ular organizmidagi organik moddalarni o'z tanalarida hazm qilish xususiyatiga ega.

O'simliklarning hayotida shunday vaqtlar ham borki, unda ular faqat avval sintez qilingan, yig'ilgan organik moddalar hisobiga, ya'ni geterotrof oziqlanadilar. Bunga urug'larning unishi vaqtini va o'simliklarning vegetativ ko'payishi (ildizpoyalardan, piyozchalardan va

boshqalar) ildizbachkilardan ko'payish, barglarini to'kuvchi daraxtlarda kurtaklar va gullarning rivojlanish, davrini misol qilib ko'rsatish mumkin.

Saprofitlar. Yopiq urug'li o'simliklarda saprofit oziqlanish juda kam uchraydi. Bunday o'simliklarda xlorofill umuman yo'q yoki bo'lsa ham juda kam miqdorda bo'lib avtotrof oziqlanish uchun ya'ni fotosintez jarayonining borishiga yetarli emas. Shuningdek, ularning orasida fotosintezlovchi turlari ham bor. Ular o'z tanalarini qurish uchun hayvon va o'simliklarning chiriyotgan qoldiqlaridan foydalanadilar. Masalan, chala butalar vakili *Gidiophytum formisarum* o'simligining poyasi katta ildizpoya shaklida bo'lib uni minglarcha kanalchalar teshib o'tgan va ularda ko'plab chumolilar joylashgandir. Ushbu tur o'simliklari ildizpoyalarda joylashgan chumolilarning hayot faoliyati mahsulotlari evaziga oziqlanadilar. Bu hol nishonlangan atom usulidan foydalanilgan tajribalarda isbotlangan. Bunda pashshalar lichinkalarining chumolilar tufayli ushbu o'simlik tanasiga ko'chirilishi va ularning bir oydan so'ng batamom o'simliklar tomonidan hazm qilinishi hamda barglari va yer ostki qismlarda uchrashi tasdiqlangan.

Tekinxo'rlar. Asosiy tekinxo'r yuksak o'simliklar odatda tayyor organik moddalar bilan oziqlanuvchi va ushbu sharoitga o'ta yuqori darajada moslashgan hamda evolutsiya mobaynida barglari redutsirlangan yoki to'la yo'qolgan bir va ikki yillik o'simliklardir. Ular o'rtasida barglarini batamom yo'qotgan va fotosintez jarayonini amalga oshira olmaydigan turlari ham mavjud. Masalan, ko'pchilik qishloq xo'jalik o'simliklarining ildizlarida tekinxo'rlik qilib yashovchi shumg'iyadoshlar oilasiga kiruvchi o'simliklar shular jumlasidandir. Uning urug'lari faqatgina u tekinxo'rlik qiluvchi o'simlik ildizlarining ajratmalari ta'siridagina unish va o'sish xususiyatiga ega. O'simtalar murtak ildiz qinchalarining uchi xo'jayin o'simlik ildizlariga tegishi bilan ularda gidrolazalar ajratish xususiyati tufayli hujayra devorlarini erituvchi va ildizlarga faol kiruvchi guastoriyalar (so'ruvchilar) hosil bo'la boshlaydi. Ushbu o'simlik o'zining o'sishi va rivojlanishi mobaynida xo'jayin-o'simlik ildizlaridan ko'p miqdorda azotli birikmalarni, uglevodlarni, mineral tuzlarni, ayniqsa, fosforli birikmalarni va suvni o'zlashtiradi. Masalan, shumg'iya bilan zararlangan pomidor o'simligida

azotli oqsillarning miqdori 3 marta, qandlar esa 16 marta kamayib ketishi kuzatilgan.

Tekinxo'r o'simliklar orasida faqatgina ildizlarda emas balki, boshqa xo'jayin o'simliklar tanasiga chirmashib o'suvchi turlar ham mavjud. Masalan, o'tsimon zarpechak ipsimon tanasi bilan xo'jayin o'simlikning tanasiga o'ralib olib o'zining redutsirlangan likopchasimon barglaridan o'sib chiqqan guastoriyalari bilan oziq moddalarni so'radi. Devpechakning guastoriyalari ko'rinishi esa o'zgargan ildiz yon hosilalaridir. Guastoriyalar xo'jayin-o'simlik po'stlog'iga qattiq yopishgan halqa-belbog' ko'rinishiga ega bo'ladi. Halqaning markazidagi bir guruh hujayralar xo'jayin-o'simlikning po'stlog'iga teshib kirib uning o'zagidagi naychalargacha yetib boradi va ulardan suv organik moddalar hamda mineral tuzlarni so'rib ola boshlaydi.

Tekinxo'r o'simliklarning boshqa bir vakili rafleziya tropik muhitda o'suvchi liana daraxtining ildizlari shirasi bilan oziqlanadi. Uning guastoriyasi o'simlik hujayra devorini buzuvchi selluloza va boshqa fermentlarni ajratadi va shu tufayli o'z xo'jayin o'simlik tanasiga botib kirib u yerda (yerostida) deyarli butun ontogenezi o'tkazadi. Nishonlangan atom usuli orqali rafleziyaning xo'jayin o'simlikdan, asosan, saxaroza va glutamin, asparagin kislotalari va ularning amidlarini olishi aniqlangan.

Hasharotxo'r o'simliklar. Hozirgi vaqtda fanda kichik hasharotlar va boshqa mayda umurtqasiz hayvonlarni tutib ulardagi organik moddalarni qo'shimcha ozuqa sifatida foydalanuvchi 400 dan ortiq o'simlik turlari mavjud. Umuman ko'pchilik hasharotxo'r o'simliklar mineral elementlar juda kam bo'lgan, botqoq tuproqlarda yashaydi, ularning ildizlari kuchsiz rivojlangan. Shuning uchun ham ularning o'sishi va rivojlanishida tutib olingan (ovlangan) narsaning ahamiyati kattadir. Hasharotxo'r o'simliklar o'z qurbonining tanasidan N, P, K va S elementlarini o'zlashtiradi. Shuningdek, aminokislota va boshqa parchalanuvchi birikmalar tarkibidagi uglerod ham hasharotxo'r o'simliklar metabolizmida qatnashadi. Masalan, rosyanka o'simligi go'sht parchalari bilan oziqlantirilganda nazorat varianti o'simliklariga nisbatan generativ organlarining yaxshi rivojlanishi bilan farqlangan.

Shuningdek, puzirshatka o'simligi faqatgina hayvonlar bilan oziqlangandan so'ngina gullash xususiyatiga ega bo'lgan.

Geterotrof oziqlanish yovvoyi o'simliklarga xos bo'lib, madaniy ekinlar asosan avtotrof oziqlanadi. Yashil o'simliklarning oziqlanishi bir paytning o'zida ikki sferada sodir bo'ladi. Ularning ildizlari bilan tuproqdan suv va unda erigan mineral tuzlarni olsa, poya va barglari yordamida atmosferadan CO_2 gazini o'zlashtiradi. O'simliklarda avtotrof oziqlanish jarayonining ikki tomoni bo'lgan havodan oziqlanish (fotosintez) va ildizdan (mineral) oziqlanish farqlanadi. O'simliklarning ildiz tizimi va yer ustki qismida modda almashinuvi sodir bo'lgani bois bu ikki oziqlanish tipi mushtarakdir.

Havodan oziqlanish (fotosintez). O'simliklarning uglerod bilan oziqlanishi (fotosintez) barglar orqali amalga oshiriladi. Yashil barglar quyosh energiyasidan foydalangan holda atmosferadagi karbonat anhidridni o'zlashtiradi. Shuning uchun fotosintez o'simliklarning havodan oziqlanishi deb ham ataladi.

Fotosintez yer yuzida quyosh energiyasini kimyoviy energiyaga aylantiruvchi yagona jarayondir. Hosil bo'lgan organik moddalar jamiki organizmlar uchun energiya manbai, umuman hayot asosini tashkil etadi. Shu bilan birga fotosintez tabiatdagi kislorodning ham yagona manbayidir.

Bir kecha-kunduzda barg massasining 25% i atrofida organik modda sintezlanadi, lekin uning 5-10% i nafas olish jarayonida sarflanadi. Barg 12 mol karbonat anhidridni o'zlashtirib, 112 kkal energiya to'playdi.

Yil davomida o'simliklar tomonidan o'zlashtirilgan CO_2 miqdori 175 mlrd tonna bo'lib, har yili quruqlikda 100-172 mlrd tonna, dengiz va okeanlarda 60-70 mlrd tonna (quruq og'irlikka nisbatan) organik modda hosil bo'ladi. Fotosintez tufayli atmosferadagi CO_2 miqdori doimiy (0,03%) saqlanib turadi. Fotosintez natijasida bir yil davomida atmosferaga tirik organizmlar nafas olishi uchun zarur bo'lgan 70-120 mlrd tonnaga yaqin erkin kislorod ajraladi.

Ildizdan mineral oziqlanish. Ildiz orqali o'simlik tuproqdan suv va mineral tuzlarning turli ionlarini, shuningdek, oz miqdorda ba'zi organik moddalarni o'zlashtiradi. Hozirgi vaqtda nishonlangan atom usulidan

foydalanish tufayli o'simliklarning oziqlanishi nazariyasi haqidagi bilimlar sezilarli darajada chuqurlashdi va kengaytirildi. Tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, karbonat angidrid o'simlikka ildiz orqali o'zlashtiriladi va organik birikmalar sintezida ishtirok etishi mumkin.

Ko'p yillar davomida murakkab organik moddalarning hosil bo'lishi faqat barglarda sodir bo'ladi, deb ishonilgan. Biroq, olimlar nishonlangan atomlar usuli tufayli ildizlarda faol sintetik jarayonlar natijasida murakkab organik birikmalar hosil bo'lishini aniqladilar. O'simliklarning oziqlanishi va organik moddalar sintezi bo'yicha fanning zamonaviy yutuqlarini hisobga olgan holda shuni aytish kerakki, barg va ildiz o'simlikning oziqlanishining asosidir, chunki ularda ikkita sintetik laboratoriya jamlangan bo'lib, ular bir-birini to'ldiradi. Masalan, mineral tuzlar o'simliklar tomonidan nafaqat ildiz orqali, balki barglar orqali ham so'rilishi va o'zlashtirilishi mumkin. O'simliklarni yerusti organlari orqali oziq moddalarni bargi orqali o'zlashtirishiga bargadan mineral oziqlanish deyiladi. O'simlik barglarining suv va oziq moddalarini o'zlashtirish qobiliyati taxminan uch asr oldin olimlar tomonidan tan olingan.

Bargdan mineral oziqlanish. O'simlikni oziqlantirishning bir turi, bunda o'simlikka oziq elementlar eritma holida barg va poyasiga orqali beriladi.

Barglar tomonidan so'rilgan oziq moddalari tezda boshqa organlarga, poyadan ildizga o'tadi. So'rilgan minerallar oqsillar, fermentlar, plastid pigmentlar va boshqalar tarkibiga kiradi va bir qator organomineral birikmalarni hosil qiladi. Ekinlarni barglari orqali mineral oziqlantirish o'sib-rivojlanishni yaxshilab, hosildorlikni oshirishi isbotlangan.

Simbiotrof oziqlanish. O'simliklarda oziqlanishning simbiotrof (mikotrof va bakteriyatrof) turi ham mavjud. Ko'pchilik ekinlar simbiotrof oziqlanadi. Simbiotlar mezbon organizmning hujayra shirasi bilan oziqlanib, u uchun hayotiy ahamiyatga ega bo'lgan oziqlanish funksiyalarni ham bajaradigan organizmlar. Ko'plab o'simliklarning ildiz bilan oziqlanishida ishtirok etadigan mikorizani hosil qiluvchi zamburug'lar, molekulyar azotni fiksatsiyalovchi tuganak bakteyalar yuksak o'simliklar bilan simbioz yashaydi.

Mikotrof oziqlanish. Yuksak o'simliklarning zamburug'lar bilan simbiozida mikotrof oziqlanish turi o'rnatilgan. O'simlik ildizi va zamburug' bilan hosil qilingan munosabat mikoriza deb ataladi. Mikoriza yunoncha "mikes" - zamburug', "ridza"-ildiz, degan ma'noni anglatadi. Mikoriza zamburug'lari yuksak o'simliklarni suv va unda erigan mineral tuzlar va boshqalar bilan ta'minlaydi, zamburug'lar esa o'simliklar tomonidan sintez qilingan uglevodlar va boshqa organik moddalardan foydalanadi. Shuningdek, mikoriza ildiz so'rish yuzasini oshiradi.

So'nggi yillarda yuqori o'simliklarning P bilan oziqlanishini yaxshilaydigan mikorizali zamburug'lar aniqlandi. Fosforning eriydigan shakllariga kambag'al tuproqlarda fosforli birikmalarni erituvchi mikorizali zamburug'lar saqlagan preparatlarni qishloq xo'jaligi amaliyotida qo'llash fosforli o'g'itlardan foydalanishni kamaytirish imkonini beradi. Shunday qilib, Uelsdagi dala tajribasida, mikorizali zamburug'lar bilan sebarga urug'lari inokulyatsiya qilinganda, o'simlik quruq massasi uch barobar yuqori bo'lib, hosildorlik ikki barobar ko'paygan. Shunga o'xshash ma'lumotlar Tropik Afrika, Braziliya, Avstraliya va Ispaniyaning fosfor kam bo'lgan tuproqlarda olingan.

Bakteriotrof oziqlanish. O'simliklar oziqlanishining bakteriotrof turiga yorqin misol dukkakli o'simliklar bilan tuganak bakteriyalarning simbiozidir. Bunda, bakteriya o'simlik sintezlagan organik moddalar bilan oziqlanadi, o'simliklar esa bakteriyalar tomonidan havodan o'zlashtirilgan N birikmalaridan foydalanadi. Samarali simbiozni ta'minlaydigan sharoitlar yaratilganda, biologik N fiksatsiyasining qiymati yiliga 1 gektar uchun bir necha yuz kilogrammga yetadi.

N to'plovchi tuganak bakteriya yordamida (D.N.Pryanishnikov ma'lumotlari bo'yicha) bir yilda 1 ga yerda beda 150-160 kg, sebarga 300 kg, lyupin 160 kg, soya 100 kg, burchoq 80 kg, no'xat 60 kg, loviya 70 kg N to'playdi.

Yer sharining har bir gektar yuzasida 80 ming tonna N mavjud bo'lib, bakteriyalarning dukkakli o'simliklar bilan simbiozi natijasida har yili $40 \cdot 10^6$ tonna N tuproqda fiksatsiyalanadi.

Miksotrof oziqlanish. O'simliklarning oziqlanishi fiziologiyasiga bog'liq manbalarda chirindi bilan oziqlanish nazariyasi, mineral

oziqlanish ta'limoti ham mavjud, chunki o'simliklar aralash oziqlanish bilan ajralib turadigan miksotrof organizmlar bo'lib, fotosintez jarayoni bilan birga ular tayyor organik moddalarni ham o'zlashtiradi. Bir necha o'n yillar davomida butun dunyo olimlari hujayra membranalarining o'tkazuvchanligini o'rganish uchun laboratoriya tajriba ishlarini olib borishdi. Ular turli organik moddalarni hujayra membranalari orqali so'rilishini aniqladilar.

O'simliklarning oziqlanish muhitida organik moddalar mavjud bo'lsa miksotrofik oziqlana boshlaydi, ya'ni ular aralash oziqlanish bilan ajralib turadigan organizmlarga aylanadi. O'simliklar fotosintez jarayoni bilan birga ular tayyor organik moddalarni ham o'zlashtiradilar.

Organik moddalar to'liq minerallasgan taqdiridagina o'simliklar tomonidan o'zlashtiriladi degan fikr noto'g'ri. Chunki, o'simliklarning organik moddalarni o'zlashtirishi to'g'risida ko'plab dalillar mavjud. Turli xil biokimyoviy xususiyatlarga ega bo'lgan turli xil organik moddalarning o'simliklar tomonidan so'rilishi ko'plab eksperimental ishlar va tadqiqotchilarning kuzatishlari bilan tasdiqlangan.

Organik birikmalarning hujayraga kirib borishi masalasi birinchi marta Overton (1897) tomonidan o'rganilgan. Kofein eritmasiga botirilgan spirogira iplari bilan tajribalar o'tkazar ekan, Overton hujayra shirasida ushbu moddaning tanin kislotalari birikmalarining cho'kmalari hosil bo'lishini kuzatdi. Ularning hosil bo'lish sharoitlarini va hujayrada kofein to'planish mexanizmini tahlil qilib, u alkaloidning gidrolitik dissotsiatsiyasi va protoplazmaga faqat erkin kofeinning kirib borish qobiliyati aniqladi.

I.S.Shulov (1913) o'simliklar tomonidan suvda eruvchan organik N li birikmalar (karbamid, organik asoslar, asparagin, arginin) o'zlashtirilishini aniqladi. Shuningdek, I.S.Shulov o'simliklar peptonni o'zlashtirishini ham isbotladi. Ushbu birikmalarning ba'zilar nitrat va ammiakka nisbatan tezroq so'rilgan.

Nishonlangan atomlar yordamida turli xil organik moddalar, shu jumladan katta molekulali moddalar: turli xil spirtlar, shakarlar, organik kislotalar, aminokislotalar, ba'zi oqsillar, fermentlar, antibiotiklar, vitaminlar va boshqalar ham kirib borishi isbotlangan. Shuningdek,

ko'plab antibiotiklar (penitsillin, streptomitsin, auomitsin, terramitsin va boshqalar) va auksin kabi garmonlar o'simlik ildizlari tomonidan oson so'riladi.

^{35}S izotopini o'z ichiga olgan metionin aminokislolaning o'simliklar tomonidan iste'mol qilinishi eksperimental tarzda aniqlangan. Taxminlarga ko'ra, metionin va boshqa aminokislota molekulalari parchalanmasdan o'simliklar tomonidan so'riladi va ular oqsil hosil qilish uchun ishlatiladi. Alanin va glutamik kislota ham ildizlar tomonidan parchalanmasdan o'zlashtirilishi mumkin. Dukkakli ekinlar tomonidan metionin aminokislotasining o'zlashtirilishi, oltingugurtning mineral birikmalariga qaraganda oson kechadi.

Radioxromatografiya yordamida o'simliklarning organik P birikmalarini singdirishi ham aniqlangan. O'simliklar nuklein kislotalarning alohida purin va pirimidin asoslarini ildizlar orqali o'zlashtirishi mumkin. Oziq eritmasiga timin va adenin qo'shilganda loviyaning hujayra shirasida ularning konsentratsiyasi ortgan. O'simliklar P bilan yetarli ta'minlanganda ham organik fosforni o'z ichiga olgan fitin to'g'ridan-to'g'ri o'simliklar tomonidan singdiriladi.

O'simlik ildizlari nishonlangan uglerod izotoplarini saqlagan gumus birikmalari oziq eritmasiga botirilganda yoki barglarga purkalganda, gumus birikmalari ildizlardan barglarga yoki bir bargdan boshqa organlarga harakatlangan. ^{14}C , ^{59}Fe va ^{32}P izotoplari bilan nishonlangan mineral-gumus birikmalari ham o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi isbotlangan. ^{14}C dan foydalanish natijasida gumin kislotalarining past molekulyar og'irlikdagi birikmalari o'simliklarda yuqori molekulyar og'irlikdagi aromatik moddalar shakllanishida ishtirok etishi kuzatilgan. Aniqlanishicha, choy o'simligining urug'lari ^{14}C izotopi bo'lgan metionin eritmasi bilan namlanganda, o'simlik o'sishi va rivojlanishi yaxshilanadi.

^{14}C , ^3H va ^{15}N izotopidan foydalangan holda, organik va noorganik shakllardagi N ni o'z ichiga olgan ozuqaviy eritmada o'stirilgan 10 kunlik arpa ko'chatlari organik shakllarni afzal ko'rishni aniqlandi. Eriydigan organik azotli birikmalar ayniqsa, aminokislota, amidlar va karbamid ham o'simliklarni azot bilan oziqlantirish manbai sifatida

ishlatilishi mumkin. Bunday holda, karbamid membrana orqali juda tez kirib boradi va o'simliklar tomonidan o'zgarmagan holda so'riladi.

Shunday qilib, XIX asrning oxiridan hozirgi kungacha turli mamlakatlar olimlari ko'plab laboratoriya va eksperimental ishlarni amalga oshirib, o'simliklarning organik birikmalarni o'zlashtirish qobiliyatini aniqladilar.

Yuqorida aytilganlarga asoslanib, shuni ta'kidlash mumkinki, o'simliklar mineral moddalarni ham, organik moddalarni ham o'zlashtirishi mumkin. Bunday oziqlanish usuliga ko'ra o'simliklar - miksotrof organizmlardir. Hulosa o'rnida shuni ta'kidlash kerakki, murakkab moddalarning yarim parchalanish mahsulotlarining mineralizatsiya jarayoni bilan bir vaqtda, ularning to'liq minerallashuvini kutmasdan, yashil o'simliklar tomonidan o'zlashtiriladi.

Nazorat savollari.

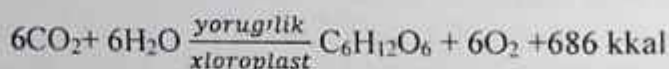
1. Kim birinchi bo'lib o'simliklar oziqlanishi to'g'risida to'g'ri fikrni bildirgan?
2. O'simliklarda qanday oziqlanish turlari mavjud?
3. Geterotrof oziqlanish nima? Avtotrof-chi?
4. Qanday parazit o'simliklarni bilasiz?
5. Simbiotrof oziqlanish nima?
6. Mikoriza nima?
7. Bakteriotrof oziqlanish nima?
8. Miksotrof oziqlanish haqida gapirib bering.

3. O'SIMLIKLARNI HAVODAN OZIQLANISHI (FOTOSINTEZ).

3.1. Fotosintez haqida tushuncha va o'rganilish tarixi.

Fotosintez haqida tushuncha. Tabiatdagi barcha tirik organizmlarning hayotiy jarayonlari dinamik ravishda energiya bilan ta'minlanishga asoslangan. Bu energiyaning yagona manbai quyosh energiyasi bo'lib, organizmlar uni to'g'ridan-to'g'ri emas, balki erkin kimyoviy energiya holidagina o'zlashtirish qobiliyatiga egadirlar. Bu organik moddalar tarkibidagi kimyoviy bog'lar energiyasidir. Uni faqat yashil o'simliklar va qisman avtotrof mikroorganizmlargina hosil qilishi mumkin. Yashil o'simliklarning quyosh nuri ishtirokida karbonat angidrid gazi va suvdan organik moddalar hosil qilish jarayoniga fotosintez deyiladi. Fotosintez yer yuzida quyosh energiyasini kimyoviy energiyaga aylantiruvchi yagona jarayondir. Hosil bo'lgan organik moddalar jamiki organizmlar uchun energiya manbai, umuman hayot asosini tashkil etadi. Shu bilan birga fotosintez tabiatdagi kislorodning ham yagona manbasidir.

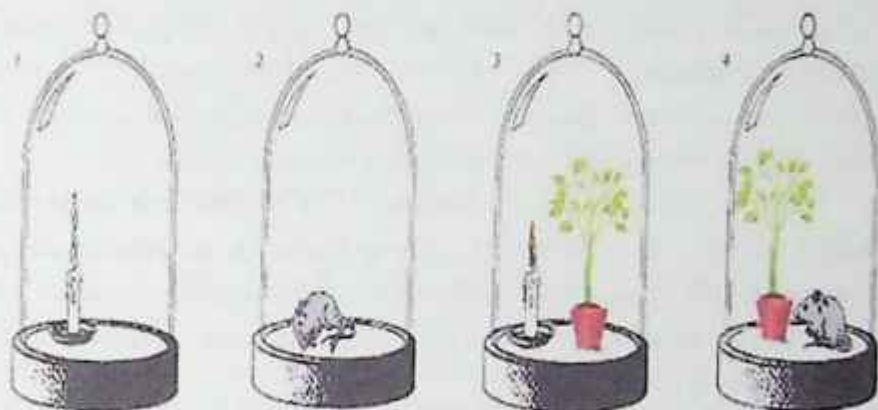
Fotosintez jarayonida suv va karbonat angidriddan organik moddalar sintezi amalga oshib, bunda quyosh energiyasi xlorofill ishtirokida organik moddalarning kimyoviy energiyasiga aylanadi, u quyidagi tenglama bilan izohlanadi:



Yashil o'simliklarning hayoti uzluksiz ravishda organik moddalar to'plash va tabiatga molekulyar kislorod ajratish bilan tavsiflanadi. Shuning uchun ham tabiatdagi boshqa organizmlarning, jumladan, hayvonlar va odamlarning hayoti o'simlik tanasida boradigan fotosintezga bog'liq. Yashil o'simliklarda sintezlangan organik moddalar va ularda yig'ilgan energiya boshqa organizmlarning hayot faoliyatida foydalaniladi.

Fotosintezni o'rganish tarixi. Fotosintezni o'rganish bo'yicha birinchi tajribani ingliz kimyogari D.J.Pristli 1771-yilda o'tkazdi. U sham yonishi yoki sichqonning nafas olishi natijasida havosi «buzilgan» shisha

idish ostiga yashil yalpiz shoxchasini qo'yganda bir necha kundan keyin unda havo yaxshilanganligini aniqlagan (2-rasm).



2-rasm. Jozef Pristli tajribasi. 1) Sham kislorod tugashi natijasida o'chadi. 2) Sichqon kislorod tugashi bilan nobud bo'ladi. 3) O'simlik kislorod ajratishi natijasida sham o'chmaydi. 4) O'simlik kislorod ajratishi natijasida sichqon o'lmaydi.

1



Kechasi

2



Yorug'lik

3-rasm. Yan Ingengouz tajribasi. 1) Kechasi o'simliklar kislorod ajratmaydi natijada sham yonmaydi 2) Yorug'lik ta'sirida o'simliklarda kislorod ajraladi natijada sham yonadi

1777-yilda ingliz botanigi Stiven Xeyls o'z kitobida o'simliklar asosan havodan o'sish uchun zarur bo'lgan ozuqa sifatida foydalanishini ta'kidlagan.

1779-yilda gollandiyalik vrach Y.Ingenxauz juda ko'p marta Pristli tajribasini takrorladi va o'simliklar faqat yorug'likda havoni tozalaydi, qorong'ida esa hayvonlar kabi havoni buzadi, degan xulosaga keldi (3-rasm). Shunday qilib, Pristli va Ingenxauzlar o'simliklarda qarama-qarshi ikki xil jarayon mavjudligini aniqladilar. Lekin o'simliklar uchun buning nima ahamiyati borligini tushunmadilar.

Shvetsariyalik olim J. Senebe 1782-yilda tajribalar natijasida o'simliklar CO_2 ni o'zlashtirib, yorug'likda O_2 ni ajratib chiqarishini, ya'ni uglerodli oziqlanish natijasida o'simliklarda organik moddalar to'planishini isbotlagan. Muallif o'simliklarda gazlar almashinuvi mohiyatini to'g'ri izohlagan.

1804-yilda Shvetsariyalik olim T.Sossyur, o'simliklarning yorug'likda CO_2 ni yutib, o'z tanasidan uglerod to'plashini aniqladi. U qabul qilingan karbonat angidrid va ajralib chiqadigan kislorodning nisbati bir-biriga tengligini, organik modda bilan bir qatorda suv ham ishtirok etishini birinchi marta tajribalar asosida ko'rsatdi.

1817-yilda ikki fransuz kimyogari Pelletier va Kavantu barglardan yashil moddani ajratib olib, uni xlorofill deb nomladilar.

Fransuz agrokimyogari J.B.Bussengo 1840-yilda fotosintez sohasida qilinadigan ishlar natijalarini har tomonlama tekshirib ko'rdi va Sossyurning xulosalarini tasdiqladi. Ilk bor fotosintezning sxematik tenglamasini tuzdi. U fotosintez jarayonida so'rilgan CO_2 miqdorining ajralib chiqqan O_2 miqdoriga nisbatini aniq o'lgan.

Fotosintezni o'rganish tarixidagi navbatdagi muhim bosqich 1845-yilda nemis fizigi Robert Mayerning yashil o'simliklar quyosh nuri energiyasini kimyoviy energiyaga aylantirishi haqidagi bayonoti bo'ldi.

1864-yilda nemis botanigi Saks (u o'simliklarda nafas olishni ham kashf etgan) fotosintez jarayonida kraxmal donalarining hosil bo'lishini isbotladi. Saks yashil barglarni bir necha soat davomida qorong'i joyda saqladi, shunda olimlar ularda to'plangan kraxmalni ishlatishi aniqlandi. Keyin u barglarni yorug'likka olib keldi, lekin ayni paytda har bir bargning faqat yarmini yoritib, bargning ikkinchi yarmini qorong'ilikda qoldirdi. Biroz vaqt o'tgach, butun barg yod bug'i bilan ishlov berildi. Natijada, bargning yoritilgan qismi to'q binafsha rangga aylandi, bu

kraxmal-yod kompleksining hosil bo'lishini ko'rsatadi, bargning ikkinchi yarmining rangi esa o'zgarmadi.

Yorug'likning fotosintez jarayonidagi rolini aniqlash masalasi bilan shuningdek, amerikalik fizik D.U.Dreper, keyinchalik V.Prefferlar shug'ullandilar. Ular fotosintez jarayoni yorug'lik spektrining sariq nurlarida eng yaxshi sodir bo'ladi, degan xulosaga keladilar. Lekin 1875-yilda yirik fiziolog olim K.A.Timiryazev bu xulosa xato ekanligini aniqladi.

Tajribalar asosida u eng kuchli fotosintez jarayoni xlorofill molekulasi yutadigan qizil nurlarda sodir bo'lishini ko'rsatdi. Timiryazevning bu sohada bajargan ishlari "O'simliklarning yorug'likni o'zlashtirishi" (1875) mavzusida yozgan doktorlik dissertatsiyasida va "Quyosh, hayot va xlorofill" (1920) deb nomlangan kitobida jamlangan.

Shunday qilib, XVIII-XIX asrlarda yashil o'simliklarda sodir bo'ladigan fotosintez jarayoni va uning asosiy tomonlari aniqlandi. Jumladan, karbonat angidridning yutilishi, molekulyar kislorodning ajralishi, yorug'likning zarurligi, xlorofillning ishtiroki va organik moddalarning hosil bo'lishi aniqlandi.

Taxminan 1930-yillarning boshlariga qadar ushbu sohadagi ko'plab tadqiqotchilar fotosintezning asosiy reaksiyasi yorug'lik ta'sirida karbonat angidridni uglerod va kislorodga parchalanishi, so'ngra bir necha ketma-ket reaksiyalarda suv yordamida uglerod uglevodlarga aylanadi deb hisoblashgan.

O'tgan asrning 30-yillarida golland mikrobiologi Van Niel bakteriyalardagi fotosintez jarayonini o'rganib ba'zi bakteriyalar CO_2 ni yorug'likda kislorod chiqarmasdan assimilyatsiya qilishini aniqladi. Shunday qilib, Van Niel yashil o'simliklar va suv o'tlar fotosintezdagi kislorod karbonat angidridan emas, balki suvdan ajraladi degan xulosaga keldi.

1937-yilda Kembrij universitetida R. Xill fotokimyoviy jarayonlar ta'sirida kislorod ajralishi va fotosintez paytida karbonat angidridning kamayishini ifodalovchi Xill reaksiyasini taklif qildi.

Fotosintez jarayonida erkin kislorod ajralib chiqishiga olib keladigan suvning parchalanishi 1941-yilda Kaliforniyada Ruben va

Kamen tomonidan o'rganildi. Ular fotosintetik hujayralarni O^{18} izotopi bilan boyatilgan suvga joylashtirdilar. Izotop tarkibi hujayralar tomonidan chiqarilgan kislorod miqdori suv tarkibiga to'g'ri keldi.

Bassat va Benson Vien O^{18} izotopi orqali fotosintez jarayonida karbonat angidridning konversiya yo'lini o'rgandilar. Kalvin va uning jamoasi karbonat angidridning shakarga aylanishi qorong'ida fermentativ jarayonlar natijasida sodir bo'lishini va bir molekula karbonat angidridni o'zlashtirish uchun ikki molekula ADF va uchta ATF molekulasi kerakligini aniqladilar.

XIX asrda fotosintezni o'rganish yanada jadalroq kechdi. Asosiy tajribalar fotosintetik organ-xloroplastlar, pigmentlar va asosan fotosintez mexanizmini o'rganishga qaratildi. Bu sohada M.S.Svet, V.N.Lyubimenko, A.A.Ivanov, A.A.Rixter, S.P.Kostichev, T.N.Godnev, O.Varburg, M.Kalvin, Y.I.Rabinovich va boshqalarning xizmatlari katta bo'ldi.

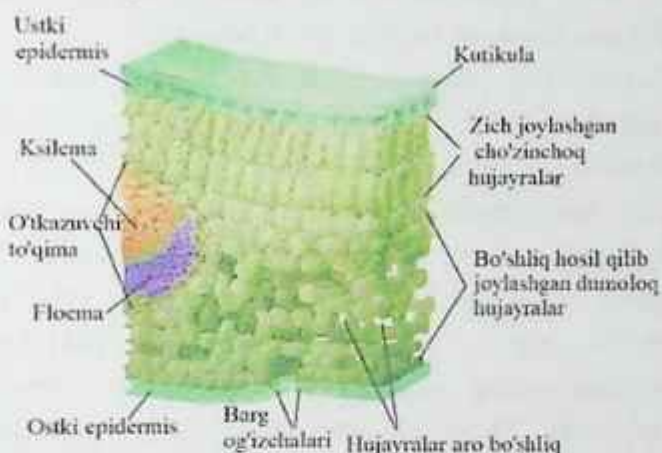
3.2. Bargning anatomik tuzilishi.

Barg anatomiyasi. Fotosintez jarayoni faqat yashil o'simliklarga xos bo'lib, asosan barglarda amalga oshadi. K.A.Timiryazev ta'biri bilan aytganda, "Bargda o'simlik hayot faoliyatining mohiyati mujassamlanib, har qanday organik moddalar xoh hayvon, xoh odam organizmida uchraydiganlari-hammasi barg ishlab chiqargan moddalardan hosil bo'lgandir".

Yashil o'simliklarning bargi eng muhim organlardan biri bo'lib, unda fotosintez jarayoni sodir bo'ladi. Shuning uchun ham barg asosiy fotosintetik organ deb ataladi. Uning hujayraviy tuzilishi transpiratsiya, nafas olish va asosan fotosintezga moslashgan bo'lib, uning anatomik tuzilishi 4-rasmda berilgan.

Barg plastinkasining ustki va ostki tomoni po'st bilan qoplangan. Qoplovchi to'qima epidermis bir qator zich joylashgan hujayralardan iborat. Bu hujayralar yupqa po'stli, rangsiz qalin bo'lib, yorug'likni yaxshi o'tkazadi. Po'st hujayralari orasida joylashgan maxsus juft hujayralar og'izchalar vazifasini bajaradi. Ularning turgor holati o'zgarib turishi mumkin (shunga qarab ular o'rtasidagi teshikcha ochiladi yoki

yopiladi). Og'izchalar ko'pchilik o'simliklarda bargning pastki tomonida, ayrimlarida esa ustki tomonida ham bo'lishi mumkin. Fotosintez jarayonida ana shu og'izchalar orqali karbonat angidrid yutilib, molekulyar kislorod ajralib chiqadi.



4-rasm. Bargning anatomik tuzilishi.

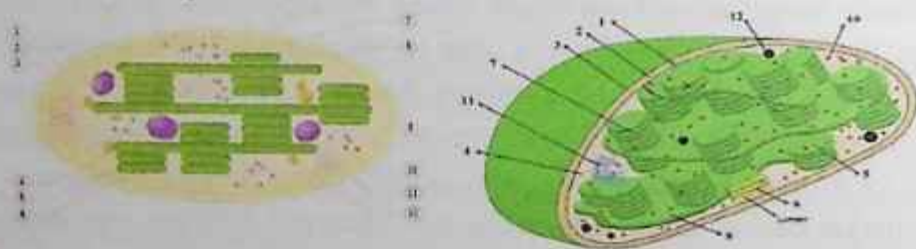
Ustki va pastki po'stlar orasida barg etini (mezofill) hosil qiluvchi hujayralar joylashgan. Aksariyat o'simlik barglarida u ikki qavatdan iborat. Ustki po'st ostida joylashgan qavat tayoqchalarga o'xshash, cho'zinchoq, bir-biriga zich joylashgan hujayralardan tashkil topgan. Bu hujayralarda xloroplastlar soni ko'p. Ular organik moddalarni sintez qiluvchi asosiy qavat hisoblanadi. Uning ostidagi hujayralar ko'pincha dumaloq shaklda bo'lib, bir-biri bilan bo'shliqlar hosil qilib joylashadi. Bo'shliqlar og'izchalar bilan tutashgan. Bu esa gazlar almashinuvi uchun qulay sharoit yaratadi. Undan tashqari bu hujayralarda ham xloroplastlar bor, ya'ni ular fotosintez jarayonida qatnashadilar. Barglarda fotosintez to'xtovsiz davom etishi uchun ular suv bilan ta'minlangan bo'lishlari kerak.

Karbonat angidrid gazi o'simliklar bargiga barg og'izchalari orqali kirib, undan hujayralararo o'tib, hujayra qobig'idan sitoplazmaga boradi, so'ngra xloroplastlarga o'tadi va u yerda assimilyatsiyalanadi. Shunday qilib, barg og'izchalari yordamida barglarda gazlar almashinuvi sodir bo'ladi, fotosintez jarayonida CO_2 gazi yutilib, O_2 gazi chiqariladi va

nafas olish jarayonida aksincha, CO_2 gazi chiqarilib, O_2 gazi yutiladi. Bundan tashqari, barg og'izchalari suv bug'latishda ham faol ishtirok etadi. Barg og'izchalarining teshikchalari juda kichik yuzani tashkil qilsa ham (umumiy barg sathining 1-2%), ochiq barg og'izchalari orqali CO_2 gazi juda katta tezlik va hajmda kirib boradi.

Xloroplastlar. Fotosintez jarayoni asosan barglarda va qisman yosh novdalarda sodir bo'lishining sababi ularda xloroplastlarning borligidir. Xloroplastlar yashil plastidalar bo'lib, fotosintez jarayonida ishtirok etadi. O'simliklarning fotosintetik tizimi xloroplastlarda mujassamlashgan. Xloroplastlar barcha tirik organizmlar uchun kimyoviy energiya manbai - organik moddalar sintezida ishtirok etadi. Ular sitoplazmada joylashgan bo'lib, yuksak o'simliklarda yumaloq yoki linza shaklida bo'ladi. Xloroplastlarning massasi 1-10 μ bo'lib, bargning har bir hujayrasida o'rtacha 20-50 tagacha xloroplastlar uchraydi. Xlorofill pigmenti xloroplastlarda joylashganligi uchun ular yashil rangda bo'ladi. Xloroplastlarda fotosintez jarayonining hamma reaksiyalari ro'y beradi.

Xloroplastlar qo'sh qavatli membrana bilan o'ralgan bo'lib, ular yuqori funksional faollikka egadir. Ichki tuzilishi juda murakkab. Stroma va granalardan iborat. Ular o'z navbatida lamellyar va plastinkasimon tuzilishi bilan tavsiflanadi. Granalarda tilakoidlar joylashadi (5-rasm). Yosh xloroplast granalarida 3-6 ta tilakoid bo'lsa, voyaga yetganlarida bu son 45 tagacha yetishi mumkin.



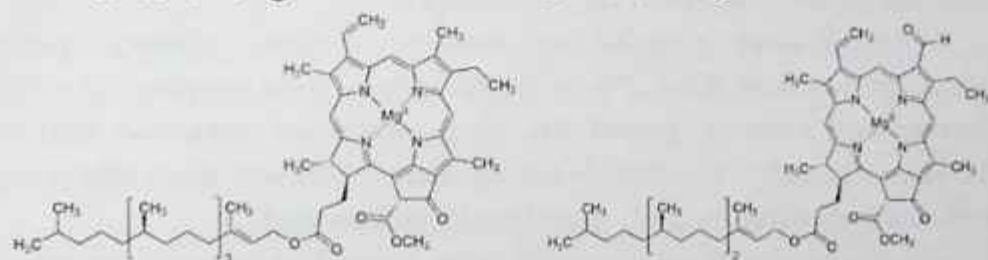
5-rasm. Xloroplastning tuzilishi. 1-tashqi membrana, 2-membranalararo bo'shliq, 3-ichki membrana, 4-stroma, 5-tilakoid, 6-tilakoid membranasi, 7-grana (tilakoidlar to'plami), 8-stromatik tilakoid (lamela), 9-kraxmal donachasi, 10-ribosoma, 11-plastida DNK si, 12-yog' tomchisi.

Xloroplastlar tarkibida suv ko'p, o'rtacha 75% ni tashkil etadi, qolgani quruq moddadan iborat. Umumiy quruq moddalar hisobida 20-45% oqsil, 20-40% lipid, 10-12% uglevod, 10% mineral elementlar, 5-10% xlorofill pigmentlari, 1-2% karatinoidlar, RNK va DNK borligi aniqlangan. Barg tarkibidagi azot va magniyning 75, temirning 80, ruxning 70, kalsiyning 60, kaliy va misning 50 foizi xloroplastlarda jamlanadi. Bu raqamlar mazkur elementlarning fotosintezida katta ahamiyatga ega ekanligini ko'rsatadi. H.M.Sisakyaning aniqlashicha, xloroplastlar tarkibida ko'plab fermentlar sintezlanadi.

Pigmentlar. Barglarda quyidagi pigmentlar: yashil - xlorofill "a", xlorofill "b", sariq - karotin va ksantofil uchraydi. M.S.Svet 1910-yilda xlorofill "a" va "b" hamda sariq pigment guruhlarini mavjud ekanligini aniqladi.

Xlorofill yunonchadan olingan bo'lib, "xloros" - yashil va "phyllon" - barg so'zlaridan olingan.

Nemis kimyogari R.Vilshetter 1906-1914 yillarda xlorofillning kimyoviy tarkibini har tomonlama o'rganish natijasida uning elementar tarkibini, nemis biokimyogari G.Fisher esa 1930-1940 yillarda xlorofillning tuzilmaviy formulasini (6-rasm) aniqladi: xlorofill "a" - $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ va xlorofill "b" $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$.



6-rasm. Xlorofillning tuzilmaviy formulasi.

Chapda xlorofill "a" o'ngda xlorofill "b".

Xlorofill "a" va "b" juda ko'pchilik o'simliklarda sintez qilinadi. Ular ranglariga qarab ham bir-biridan farq qiladi. Xlorofill "a" to'q yashil rangda, xlorofill "b" esa sariqroq yashil rangda. Xlorofill "a" barcha fotosintetik organizmlar uchun umumiy yagona pigmentdir. Chunki, bu pigment orqali yutilgan yorug'lik energiyasi to'g'ridan-to'g'ri fotosintetik reaksiyalarda ishlatilishi mumkin. Qolgan barcha pigmentlar

tomonidan yutilgan yorug'lik energiyasi ham xlorofill "a" ga yetkazib beriladi va u orqali fotosintezda ishlatiladi.

Xlorofill hosil bo'lishida yorug'lik, Mg, Fe muhim ahamiyatga ega. Chunki, Mg to'g'ridan-to'g'ri xlorofill molekulasining tarkibiga, Fe esa xlorofillning hosil bo'lishida ishtirok etuvchi fermentlar (xlorofillaza va boshqalar) tarkibiga kiradi.

Xlorofill faqat yorug'likda o'sgan o'simliklarda hosil bo'ladi. Qorong'i joyda o'sgan o'simliklarda u hosil bo'lmaydi. Ayrim hollarda yorug'likdagi o'simlik barglarida ham sarg'ayish (rangsizlanish) hodisalari ro'y beradi. Bu hodisaga xloroz deyiladi. Xloroz (rangsizlanish) ko'pchilik hollarda tuproqda o'zlashtiriladigan Mg yoki asosan temirning yetishmasligi natijasida assimilyatsiya jarayonining buzilishidan kelib chiqadi. Natijada, xlorofillning sintezi to'xtab qoladi. Bunday hodisa, ayniqsa, karbonatlar miqdori yuqori tuproqlarda ko'p uchraydi. Karbonatli tuproqlarda Fe tuzlari erimaydigan shaklga o'tganligi sababli ildizalar tuproqdan temirni o'zlashtira olmaydi. Bunday o'simliklarga birona temirli tuzning past konsentratsiyali eritmasi purkalsa, ular yana yashil rangga kira boshlaydi. Xloroz hodisasi boshqa mineral elementlar (N, Mn, Cu, Zn, Mo, K, S va boshqalar) yetishmasligidan ham sodir bo'lishi mumkin.

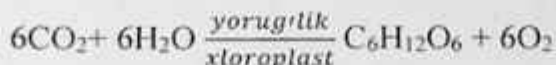
O'simliklarda xlorofillning umumiy miqdori ularning quruq massasiga nisbatan 0,6-1,2% ni tashkil qiladi. Bitta bargdagi xlorofill donalarining umumiy yuzasi shu barg plastinkasi yuzasidan qariyb 200 marta kattadir. Yoz faslida bir mg xlorofill bir soat davomida 5 mg karbonat angidridni assimilyatsiyalashda ishtirok etadi.

Yashil o'simliklarda xlorofill bilan birgalikda uchraydigan sariq, to'q sariq, qizil rangdagi pigmentlar guruhi karotinoidlar deyiladi. Bu pigmentlar hamma o'simliklarning xloroplastlarida mavjud. Xatto o'simliklarning yashil bo'lmagan qismlaridagi xloroplastlar tarkibiga kiradi.

Karotinoidlar xloroplastlarda xlorofill bilan birgalikda uchragani uchun ham sezilmaydi. Chunki, xlorofillning miqdori ularga nisbatan o'rtacha uch marta ko'p. Karotinoidlar nurlarni qabul qilib, xlorofill "a" ga yetkazib beradi xamda fotosintez jarayonida ishtirok etadi.

3.3.Fotosintez reaksiyalari.

Umumiy fotosintez reaksiyasi. Yashil o'simliklarda yorug'lik energiyasi ishtirokida organik moddalar hosil bo'lishi va molekulyar kislorod ajralib chiqishini ifodalovchi sxematik tenglama quyidagicha:



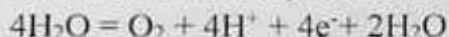
Bu tenglama oddiy kimyoviy reaksiya tenglamasi bo'lmay, balki minglab reaksiyalar yig'indisini ifodalovchi xarakterga ega. Barcha reaksiyalar yig'indisi asosan ikkita bosqichni o'z ichiga oladi: 1) yorug'likda boradigan reaksiyalar; 2) yorug'lik shart bo'lmagan, ya'ni qorong'ilikda boradigan reaksiyalar.

Yorug'likda boradigan reaksiyalar. Fotosintezning birinchi bosqichidagi reaksiyalar faqat yorug'lik ishtirokida boradi. Bu jarayon xlorofillning yorug'lik yutishi va o'zlashtirishidan boshlanadi. Natijada, suv yorug'lik energiyasi ta'sirida parchalanib, molekulyar kislorod ajralib chiqadi, NADF.H₂ (digidronikotinamid-adenin-dinukleotid fosfat) va ATF (adenozintrifosfat) hosil bo'ladi.

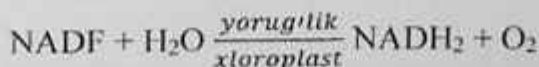
Suv fotolizi. Fotosintezning dastlabki, fotokimyoviy reaksiyalaridan biri-bu suv fotolizidir. Suvning yorug'lik energiyasi ta'sirida parchalanishi fotoliz deyiladi. Uning mavjudligini birinchi marta 1937-yilda R.Xill barglardan ajratib olingan xloroplastlarda aniqladi. Suv fotolizini quyidagicha ifodalash mumkin:



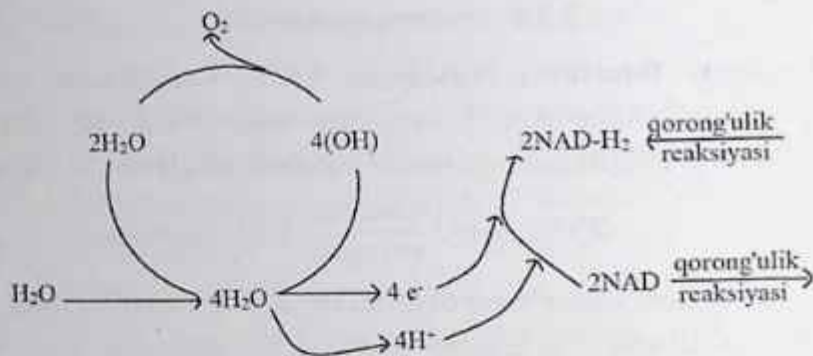
Suv fotolizi umumiy ko'rinishda quyidagicha ifodalanadi:



Hosil bo'lgan vodorod protoni va elektroni akseptorlar yordamida CO₂ ni o'zlashtirish manbai hisoblanadi. Vodorodning akseptori NADF bo'lib, uning qaytarilishi xloroplastlardagi maxsus fermentlar ishtirokida amalga oshadi:



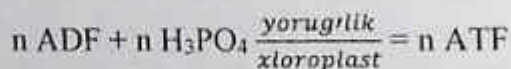
Yuqoridagi reaksiyalarni umumlashtirib quyidagicha ifodalash mumkin (7-rasm):



7-rasm. Suv fotolizining borishi.

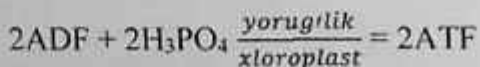
Fotosintez jarayonida suv fotolizi natijasida atmosferaga ajralib chiqadigan kislorod barcha jonzoqlarning nafas olishi uchun zarur bo'lgan yagona kislorod manbaidir.

Fotosintetik fosforlanish. Yashil o'simliklarning muhim xususiyatlaridan biri quyosh energiyasini to'g'ridan-to'g'ri kimyoviy energiyaga aylantirishdir. Xloroplastlarda yorug'lik energiyasi hisobiga ADF va anorganik fosfatdan ATF hosil bo'lishi fotosintetik fosforlanish deyiladi. Fotosintetik fosforlanish protsessini 1954-yilda Arnon (AQSh) kashf etgan. Uning tenglamasini quyidagicha ifodalash mumkin:



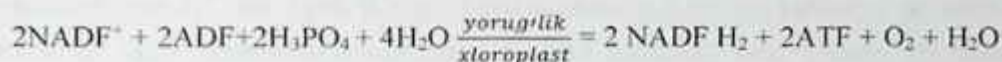
Yashil o'simliklarda fotosintetik fosforlanishning mavjudligi juda katta ahamiyatga ega. Chunki, hosil bo'ladigan ATF molekullari hujayradagi erkin kimyoviy energiya manbayidir. Xloroplastlardagi yorug'likda fosforlanish reaksiyalari ikki asosiy turga bo'linadi: 1) siklli fotosintetik fosforlanish; 2) siklsiz fotosintetik fosforlanish.

Siklli fosforlanishda xlorofill molekulasi yutgan va samarali hisoblangan barcha yorug'lik energiyasi ATF sintezlanishi uchun sarflanadi. Reaksiya tenglamasini quyidagicha ifodalash mumkin:



Siklsiz fosforlanishda esa ATF sintezi bilan bir qatorda suv fotolizi sodir bo'ladi. Natijada, molekulyar kislorod ajralib chiqadi va

NADF qaytariladi, ya'ni fotosintezning yorug'lik bosqichidagi reaksiyalar tizimi to'la amalga oshadi. Reaksiya tenglamasini quyidagicha ifodalash mumkin :



Umuman, reaksiya natijasida hosil bo'ladigan ATF, NADF-H₂ va O₂ ning stexiometrik miqdori 1:1:1 nisbatda bo'ladi. Demak, CO₂ qaytarilishi uchun kerakli "o'zlashtiruvchi faktor"lar sikliksiz fotofosforlanish jarayonida hosil bo'lar ekan.

Yorug'lik talab qilmaydigan fotosintez reaksiyalari. Fotosintez jarayonida qorong'ilikda boradigan reaksiyalar mavjudligini ingliz olimi Blekman 1905-yilda aniqlagan. Yorug'da boradigan fotosintez reaksiyalarida hosil bo'ladigan "o'zlashtiruvchi faktor" -ATF va NADF-H₂ karbonat angidriddan uglevodlar hosil bo'lishida ishtirok etadi. O'simliklarning CO₂ o'zlashtirishi yorug'likni talab qilmaydi va qorong'ilikda osonlik bilan boradi. Qorong'ilikda boradigan reaksiyalarda karbonat angidrid uglevodlargacha qaytariladi. Lekin u o'ta oksidlangan modda bo'lganligidan uglevodlargacha qaytarilishida ma'lum miqdor energiya sarflanishi kerak. Bu energiyani ular fotosintez jarayonining yorug'lik reaksiyalarida hosil bo'lgan ATF dan oladi.

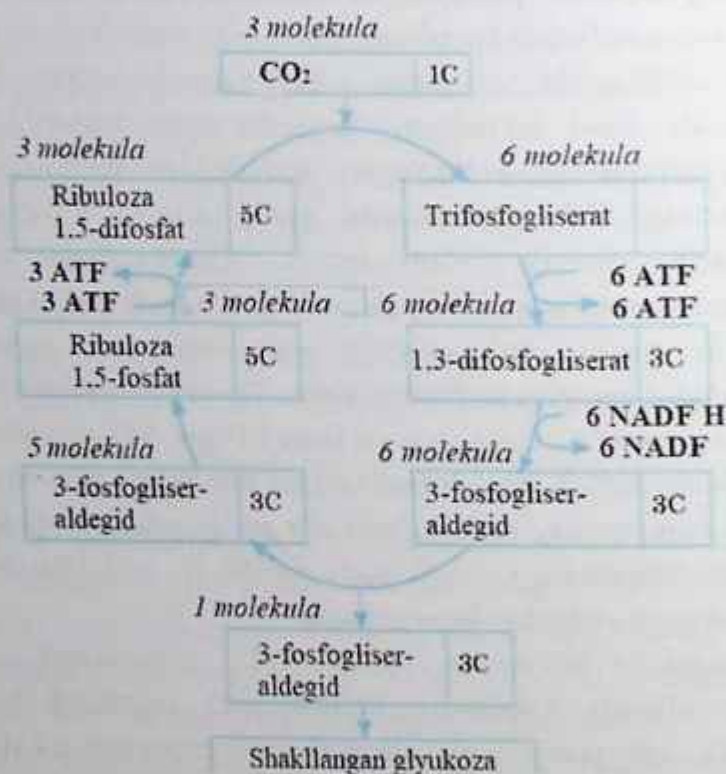
Karbonat angidridning o'zlashtirilishi ham oddiy jarayon emas. U juda ko'p biokimyoviy reaksiyalarni o'z ichiga oladi. Hozirgi paytda CO₂ ni o'zlashtirishning C₃ yo'li (Kalvin sikli), C₄ yo'li (Xetch va Slek sikli), SAM yo'li va boshqalar aniqlangan.

Fotosintez jarayonida CO₂ ni o'zlashtirish yo'lini 1946-1956 yillarda Kaliforniya dorilfununida amerikalik bioximik. M.Kalvin va uning jamoasi aniqladilar. Shuning uchun ham u Kalvin sikli (8-rasm) deb ataladi.

Kalvin tomonidan radioaktiv uglerod C¹⁴ atomlari yordamida o'tkazilgan tajribalarda CO₂ ni biriktiruvchi modda ribuloza 1,5 -difosfat ekanligi aniqlangan. Karbonat angidridni biriktirish natijasida hosil bo'lgan oraliq modda parchalanib, 2 molekula 3-fosfogliserat kislota hosil bo'ladi. Reaksiyaning keyingi bosqichlarda 3-fosfogliserat kislota dan

3-fosfoglisarat aldegid hosil bo'ladi. Uglevodlar hosil bo'lishida 3-fosfoglisarat aldegid asosiy modda hisoblanadi.

Dastlabki, organik modda uch uglerodli 3-fosfoglitserat kislotasidan iborat bo'lganligi uchun fotosintezning C_3 yo'li deyiladi. Xloroplastlarda hosil bo'lgan 3-fosfoglitserat kislotasidan xloroplastlarda yoki hujayra sitoplazmasida boshqa uglevodlar: oddiy, murakkab shakarlar va kraxmal sintezlanadi. Bu jarayonda (ya'ni Calvin siklida) yorug'lik bosqichida hosil bo'lgan 12 NADF H_2 va 18 ATF sarflanadi. M.Kalvin sikli bo'yicha fotosintez jarayoni sodir bo'ladigan hamma o'simliklar C_3 o'simliklar deyiladi.



8-rasm. Kalvin sikli.

Keyingi o'zgarishlar natijasi o'simlik tanasida oddiy uglevodlardan murakkab uglevodlar, shuningdek bir qator azotsiz organik birikmalar hosil bo'ladi. O'simliklarda aminokislota, oqsil va boshqa azotli birikmalar sintezi N (shuningdek, P hamda S) ning mineral birikmalari va oraliq almashinish mahsulotlari - uglevodlar hisobiga amalga oshadi.

Ba'zi o'simliklarda saxaroza disaxaridi (qand lavlagi va shakarqamishida) to'plansa, ko'pgina o'simliklarda kraxmal to'planadi (donli o'simliklar, bug'doy, sholi, kartoshka va hokazo), uglevodlar bilan bir qatorda o'simliklarda fotosintez jarayonida oqsillar ham sintezlanadi.

Tajribalarda kuzatilishicha, yorug'likda, qorong'ilikka nisbatan ko'proq oqsillar hosil bo'lar ekan. O'simliklarda oqsilning ko'p to'planadigan fazasi gullashga to'g'ri keladi. Qizil nurlar uglevodlar sintezini oshirsa, ko'k nurlar esa oqsil va organik kislotalar sintezini ko'paytirar ekan. Bu birikmalarning miqdori yorug'lik kuchi, o'simlik turi hamda yashash sharoitlari (tuproq namligi, oziq moddalar va harorat bilan ta'minlanishi)ga bog'liq. O'simliklarning yashash sharoitini yaxshilash orqali fotosintez jarayonida hosil bo'ladigan mahsulotlar miqdori va tarkibini boshqarish mumkin.

3.4.Fotosintezga turli omillarning ta'siri.

Fotosintez eng muhim fiziologik jarayonlaridan biri bo'lib, o'simliklar tomonidan boshqariladi va ularning boshqa funksiyalariga ham ta'sir etadi. Shuning uchun ham bu jarayonga tashqi va ichki omillarning ta'sirini o'rganish katta ahamiyatga ega.

Yorug'lik. Yorug'lik fotosintezning asosiy harakatlantiruvchi kuchi bo'lib, uning jadalligi va spektral tarkibi katta ahamiyatga ega. Yorug'lik spektridagi faol (400-700 nm) nurlarning 80-85 foizini barglar yutadi. Lekin shundan faqat 1,5-2 foizi fotosintez uchun sarflanadi. Qolgan energiya transpiratsiya va issiqlik hamda boshqalar uchun sarflanadi.

A.S.Faminsinning ko'rsatishicha, fotosintez eng past yorug'likda, hatto kerosin lampasining yorug'ligida ham sodir bo'lishi mumkin. Ayrim olimlarning ta'kidlashiga ko'ra, fotosintez kechki nomozshom va ba'zi mintaqalardagi yorug' kechalarda (oqtun) kuchsiz bo'lsa ham davom etadi.

Yorug'lik miqdori ma'lum bir o'simlik uchun haddan tashqari ko'p bo'lsa, ular barglaridagi xlorofill va xloroplastlarning buzilishi ro'y beradi.

Fotosintez jarayonida yutilgan CO_2 ning miqdori bilan nafas olishdan ajralib chiqqan CO_2 ning miqdori bir-biriga teng bo'lgan

yorug'lik darajasi - yorug'likning kompensatsiya nuqtasi deyiladi. Ko'pchilik o'simliklarda yorug'lik 10 ming lyuks bo'lganda kompensatsiya nuqtasiga erishiladi. Yorug'lik optimaldan ortishi bilan fotosintez jadalligi pasayib boradi. Yorug'lik 50-60 ming lyuksga yetganda fotosintez to'xtaydi.

Optimal yorug'likda fotosintez jadalligi o'simliklarning nafas olish tezligidan sezilarli darajada baland bo'ladi, ya'ni fotosintezda yutilgan CO_2 ning miqdori nafas olish jarayonida ajralib chiqadigan CO_2 ning miqdoridan ko'p bo'ladi. Yorug'likning pasayib borishi natijasida esa yutilgan va chiqarilgan CO_2 lar o'rtasidagi farq ham kamayib boradi.

Fotosintez jarayonida yorug'lik intensivligidan tashqari, uning spektral tarkibi ham muhim ahamiyatga ega. Fotosintez intensivligi qizil rangda eng yuqori, ko'k va yashil rangda esa past bo'ladi.

Qisqa to'liqlik nurlar aminokislota, oqsillar, organik kislotalar shakllanishiga, uzoq to'liqlik nurlar esa uglevodlarining sintezi va to'planishiga yordam beradi. Keng spektrli tabiiy nur bilan yoritilganda fotosintez jadal kechadi.

Havo tarkibidagi CO_2 ning miqdori bilan yorug'likning birgalikda oshib borishi fotosintez tezligini ham oshiradi.

Karbonat angidrid konsentratsiyasi. Fotosintez uchun eng zarur bo'lgan birikmalardan biri CO_2 hisoblanadi. Uning miqdori havo tarkibida 0,03% ni tashkil etadi. Bir gektar yerustidagi 100 m havo qatlamida 550 kg CO_2 bo'ladi. Shundan bir kecha-kunduz mobaynida o'simliklar 120 kg CO_2 ni yutadi.

Havo tarkibidagi CO_2 ning miqdorini 0,03 foizdan to 0,3 foizgacha ko'paytirish fotosintez jadalligini oshiradi. Havodagi CO_2 miqdorini yanada ortishi fotosintez intensivligini kamroq miqdorda oshiradi. Havo CO_2 bilan to'yinganda esa, fotosintez to'xtaydi.

O'simliklarni qo'shimcha CO_2 bilan oziqlantirish, ayniqsa, issiqxonalarda o'stiriladigan qishloq xo'jalik ekinlari uchun foydalidir. Bu usul bilan ularning hosildorligini oshirish mumkin. CO_2 miqdori 0,01% dan pasaysa fotosintez to'xtaydi.

Issiqxonalarda havo tarkibidagi CO_2 ning miqdorini 0,2-0,3% ga yetkazish, ayniqsa, sabzavot o'simliklariga yaxshi ta'sir etib, ularning

hosildorligi 20-50% va hatto 100% gacha ko'payishi mumkinligi aniqlangan.

Kislorod konsentratsiyasi. Havo tarkibida O_2 ning optimaldan ko'payishi yoki kamayishi fotosintez intensivligiga salbiy ta'sir qiladi. O_2 ning 2-3 % ga kamayishi natijasida Kalvin siklining karboksilaza fermenti miqdori kamayadi.

Havoda kislorodning ko'payib ketishi fotosintezga salbiy ta'sir etishi mumkin. Shuni aytib o'tish lozimki, hozirgi vaqtda kislorodning atmosfera havosidagi miqdori fotosintez jarayoni uchun ko'plik qiladi. Masalan: kislorodni ma'lum darajada kamayishi (3% ga) yorug'likda nafas olish kuchli bo'lgan dukkakli o'simliklarda fotosintezni nisbiy darajada jadallashtirganligi kuzatilgan.

Kislorodning yuqori (25-30%) miqdorlari fotosintez samaradorligini pasaytiradi. V.V.Polevoyning fikricha bunga quydagilar sababchi bo'lishi mumkin. Kislorodning parisal bosimining oshishi va CO_2 ning kamayishi yorug'likda nafas olish jarayonini kuchaytiradi. Shuningdek, kislorod RDF-karboksilaza fermenti faolligini ham pasaytirishi mumkin va oxir oqibatda O_2 fotosintezning birlamchi mahsulotlarini oksidlashi mumkin.

Harorat. Harorat o'simlik tanasida sodir bo'ladigan barcha fiziologik jarayonlar borishiga shubxasiz, fotosintez intensevligiga ham ta'sir qiladi. Fotosintez jarayoni uchun asosan uchta harorat nuqtasi mavjuddir: 1) minimal - bu darajada fotosintez boshlanadi; 2) optimal - fotosintez jarayoni uchun eng qulay harorat darajasi; 3) maksimal - bu eng yuqori harorat darajasi bo'lib, undan ozgina ortsa fotosintez to'xtab qoladi.

Minimal harorat o'simliklar uchun turlicha bo'lib, haroratni $10^{\circ}C$ ga ko'targanda, fotosintez intensivligi ikki marta ortadi. Ko'pchilik o'simliklar uchun harorat $25-35^{\circ}C$ bo'lganda eng jadal fotosintez sodir bo'ladi. Haroratning optimaldan oshib borsa fotosintez sekinlashadi va $40^{\circ}C$ ga yetganda to'xtab qoladi.

Harorat fotosintezga bilvosita ta'sir qilib, assimlatsiyalangan moddalarning barg plastinkasidan boshqa organlarga harakatlanishi va to'planishini sekinlashtiradi. Yuqori harorat transpiratsiyani kuchaytirib,

suv tanqisligini keltirib chiqaradi, buning natijasida barg og'izchalari yopiladi va xloroplastlarga karbonat angidrid yetkazib berish kamayadi. Past haroratda esa suvning kam so'rilishi tufayli transpiratsiya sekinlashadi, bu ham barg og'izchalarini yopilishiga olib keladi.

Suv. Fotosintezda suv juda katta omildir. Chunki suv asosiy oksidativ substrat havoga ajralib chiqadigan molekulyar kislorod va CO_2 ni o'zlashtirish uchun vodorod manbai hisoblanadi. Bundan tashqari barglarning me'yorida suv bilan ta'minlanishi: barg og'izchalarning ochilish darajasini va CO_2 ning yutilishini, barcha fiziologik jarayonlarning jadalligini, fermentativ reaksiyalarning yo'nalishini ta'minlaydi.

Barg to'qimalarida suvning juda ko'p yoki kamligi (ayniqsa, qurg'oqchil sharoitida) og'izchalarning yopilishi, natijada fotosintez jadalligiga ham ta'sir etadi. Suv tanqisligining uzoq muddat davom etishi elektronlarning siklik va siklsiz transporti, yorug'likda fosforlanish, ATF hosil bo'lish jarayonlariga salbiy ta'sir etadi.

Barglardagi ortiqcha namlik natijasida barg og'izchalari suv bilan to'ladi (transpiratsiya) natijada fotosintez intensivligi nolga tushadi. Shuningdek, qurg'oqchilik sharoitida ham namlikni saqlab qolish uchun barg og'izchalari yopilib fotosintez intensivligi pasayadi.

Shamol. Shamolsiz muhit tuproq qatlamlarida karbonat angidrid zaxirasi tugashiga olib kelishi mumkin. Shuning uchun yengil shamol harakati fotosintezni rag'batlantiradi. Optimal fotosintez shamol tezligi 100 m/min bo'lganda kuzatiladi. Yuqori shamol tezligi transpiratsiyani jadallashtirib barg og'izchalarining yopilishi, natijada esa fotosintez intensivligini pasayishiga sabab bo'ladi.

Oziq moddalar. Mineral elementlarning fotosintez jarayonidagi o'mi makro va mikro elementlarning pigmentlar shakllanishiga, elektron tashuvchi zanjir komponentlari, xloroplastlarning katalitik markazi, tuzilma va tashuvchi oqsillarning biosinteziga ta'siri hamda ularning yangilanishi va faoliyatiga ta'siri bilan izohlanadi. Bu elementlar yetishmasa xloroplastlar tuzilishida va funksiyasida chuqur o'zgarishlar sodir bo'ladi.

Mg ionlari xlorofill tarkibiga kirib, ATF sintezida qatnashuvchi oqsillarning faoliyatida ishtirok etadi hamda karboksillanish va NADF^+ birikmalarining qaytarilishida ishtirok etadi. Ushbu elementning yetishmasligi fotosintezga salbiy ta'sir qiladi.

Temirning qaytarilgan formalari xlorofill biosintezi va xloroplastlarning Fe saqlovchi birikmalari (sitoxromlar, ferrodoksin) sintezi uchun zarurdir. Hujayralarda Fe yetishmasligi halqali va halqasiz fosforlanishni hamda pigmentlarning sinteziga salbiy ta'sir qilib xloroplastlarning tuzilishini buzadi.

Mn zaruriyati suvning fotooksidlanishdagi o'rni bilan belgilanadi. Shuning uchun ham Mn yetishmasligi fotosintez jarayoni jadalligiga salbiy ta'sir qiladi. Bu yerda shuni ham aytib o'tish lozimki, suvning fotooksidlanishi reaksiyalarida Cl ionlari ham qatnashadi.

Cu plastotsian kabi moddalar tarkibiga kiradi va uning yetishmasligi ham fotosintezga salbiy ta'sir qiladi.

N yetishmasligi barg hujayralaridagi pigmentlar tizimiga, xloroplastning tuzilishiga va ularning umumiy faolligiga kuchli ta'sir qiladi. Shuningdek, RDF-karboksilaza fermenti miqdori va faolligi azotning miqdori bilan belgilanadi.

P fotosintezning yorug'lik va qorong'ilik bosqichlarida sodir bo'luvchi jarayonlarda, fosforlanishda ishtirok etadi va fotosintez mahsuldorligiga bevosita ta'sir qiladi. Fosfor kislotalari qoldiqlari fotosintezdagi CO_2 ni qabul qiluvchi oraliq mahsulotlar tarkibiga kiradi. ADF va ATF sintezida ishtirok etadi, CO_2 ni o'zlashtirish reaksiyalarida qatnashadi. P yetishmasligi ayniqsa yuqori yorug'likda kuchli seziladi. Ammo P elementining haddan tashqari ko'p bo'lishi ham fotosintezga salbiy ta'sir qiladi. Bu ehtimol membranalar o'tkazuvchanligining buzilishi bilan ro'y berishi mumkin.

Kaliyning fotosintez jadalliligiga ta'sir ko'p qirrali. Agar u yetishmasa fotosintez intensivligi qisqa vaqtda pasayadi. Shuningdek, xloroplastlardagi granalar tuzilishi buziladi, barg og'izchalari yorug'likda kuchsiz ochiladi, qorong'ilikda esa to'liq yopilmaydi. Buning natijasida barg hujayralarining suv rejimi yomonlashib, fotosintez jarayonlari tubdan buziladi. K sitoplazmada suv miqdorini oshirish orqali

fotosintezga bilvosita ta'sir qilishi mumkin. Shuningdek K fosforlanish jarayonini faollashtiradi.

3.5. Qishloq xo'jaligida fotosintezdan samarali foydalanish.

Fotosintez jarayonini turli xil agrotexnik usullar yordamida tezlashtirib yuqori hosil olish imkonini mavjud. Bunda o'simliklarning 1m^2 dagi soni va qatorlarning yo'nalishi alohida ahamiyatga ega. Ekinlar zich ekilganda fotosintez pasayishi mumkin. Yorug'sevlar o'simliklar keng qatorlab ekilsa, ular yorug'likdan to'liq foydalanadi. Bunda ular yaxshi yoritilishi bilan birga ozuqa maydoni ham katta bo'lishi kuzatiladi. Yorug'lik nuridan unumli foydalanish uchun o'simliklar qatorlarini yo'naltirish alohida ahamiyatga ega. Shimoli-g'arbiy zona sharoitida qatorlarni shimoldan janubga qaratib, janub sharoitida esa g'arbdan sharqqa qaratib yo'naltirish kerak bo'ladi. Yuqori hosil olish uchun yerga go'ng, torf va boshqa organik o'g'itlar solish, tuproqning ustki qismini CO_2 bilan to'yintirish kerak. Tuproq tarkibida chirindi ko'p bo'lsa, 1 gektar yerdan 100-250 kg CO_2 gazi ajralib chiqadi. Bundan tashqari, organik o'g'itlar tuproq tarkibini yaxshilaydi. Qo'shimcha oziq sifatida issiqxonaga CO_2 gazi berilsa, hosildorlik 2-2,5 barobar ortishi kuzatilgan. O'simliklarni sun'iy yorug'lik yordamida o'stirish natijasida har xil o'simliklar ko'chatini yetishtirish mumkin.

Yuqorida ta'kidlab o'tilganidek, fotosintezda o'simliklar bargi orqali atmosfera havosidan karbonat angidridni o'zlashtiradi. Karbonat angidridning juda kam qismi (umumiy o'zlashtiriladiganing 3-5% ga yaqin) o'simliklarning ildiz tizimi orqali yutiladi. O'simliklar bargi orqali atmosferadan kamroq S ni shuningdek, ildizdan tashqari oziqlantirishda N, P va ayrim mikroelementlarni o'zlashtirishi mumkin. Lekin tabiiy sharoitda barglar orqali C o'zlashtirilsa suv, N va boshqa moddalarning asosiy qismi ildiz orqali yutiladi.

O'simliklarning havodan oziqlanishi, ya'ni fotosintez jarayonini boshqarish ancha qiyin muammolardan biridir. Aksincha, o'simliklarni ildizdan oziqlanishini boshqarish birmuncha oson bo'lishi mumkin. Juda kam hollarda tuproqda o'simlik uchun zarur elementlarning hammasi jamlangan bo'ladi. Ko'pincha 2-3 ta, ayrim hollarda ulardan ham ko'p

oziq elementlar tanqisligi seziladi, qaysiki insonni o'simliklarning oziqlanishi jarayoniga bevosita aralashishini taqozo qiladi.

Nazorat savollari.

1. Fotosintez nima ? Xloroplastlar-chi?
2. Priestli va Yan Ingenhauzning fotosintezni o'rganish borasidagi ishlarini ayting.
3. "Quyosh, hayot va xlorofill" nomli risolaning muallifi kim?
4. Yorug'likda boradigan fotosintez reaksiyalarida qanday moddalar hosil bo'ladi? Qorong'ilikda boradigan reaksiyalarda-chi?
5. Qanday tashqi omillar fotosintez intensivligiga ta'sir qiladi?
6. Fotosintezning biosferadagi ahamiyati nimalardan iborat?

4. O'SIMLIKLARNING ILDIZDAN OZIQLANISHI.

4.1. Ildizning anatomik, morfologik tuzilishi va vazifalari.

Ildizning vazifalari. O'simliklarning bargsiz, kurtaksiz yerosti qismiga ildiz deyiladi. Ildiz - o'simlikning asosiy vegetativ organlaridan biri bo'lib, u quyidagi vazifalarni bajaradi:

- o'simliklarni tuproqqa mustahkam biriktirib turadi va uni shamol hamda boshqa mexanik ta'sirlarga qarshi chidamligini oshiradi;

- tuproqdan suv va unda erigan mineral hamda qisman organik moddalarni o'zlashtiradi;

- ildizda zapas oziq moddalar to'planadi. Ayrim o'simliklarda ildiz g'amlovchi organlarga aylangan;

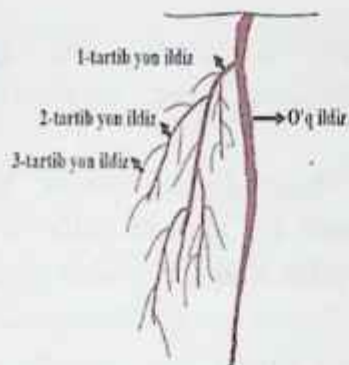
- vegetativ ko'payish uchun xizmat qiladi;

- ayrim o'simliklarda ildiz tuproqda yashovchi mikroorganizmlar bilan aloqa qilib turadi. Ildizdagi organik moddalar tufayli tuproqda yashovchi zamburug' va bakteriyalar doimo hamkorlikda simbioz holda yashaydi.

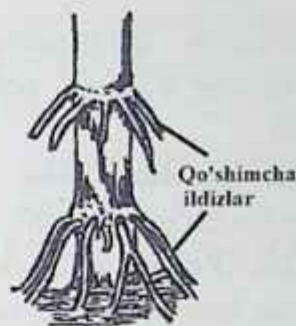
Ildizning morfologik tuzilishi. Ildizning morfologik tuzilishi uning bajaradigan vazifasiga to'liq muvofiq keladi. U tuproqqa chuqur kirib borib, tarmoqlanadi, yangi yon ildizlar hosil qiladi. Ildizning tuproq bag'rida tik va yon tomonlarga o'sishi hamda tuproq zarrachalarini o'rab olishi tufayli tuproqning har xil qatlamlaridagi suv va unda erigan oziq moddalarni shimib olish imkoniga ega bo'ladi.

O'simlik ildizining uch tipi farqlanadi: asosiy o'q ildiz, yon va qo'shimcha ildizlar. O'q ildiz urug'ning murtagidan o'sib chiqadi. Ikki pallali o'simliklarda urug' murtakda bitta ildiz, bir pallalilarda esa o'simlikning turiga bog'liq ravishda popuk yoki sachiq shaklida tarqoq holda bir nechta bo'lishi mumkin. O'sish jarayonida o'q ildiz shoxlanadi, undan yon ildizlar hosil bo'ladi.

O'q ildizdan hosil bo'lgan dastlabki yon ildizlar birinchi tartib yon ildizlar deb ataladi. Birinchi tartib yon ildizlari vujudga kelgach, ikkinchi tartib yon ildizlari, undan keyingi uchunchi, to'rtinchi va hokazo tartibdagi yon ildizlar shakllanadi (9-rasm).

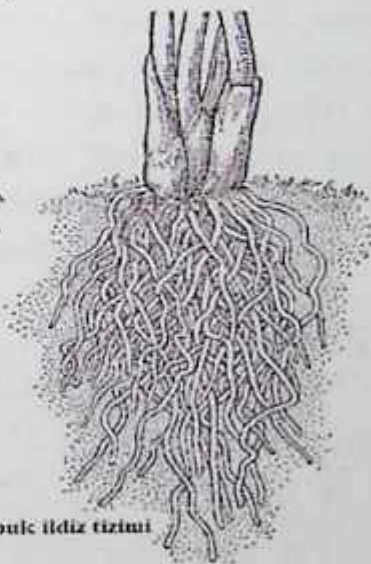
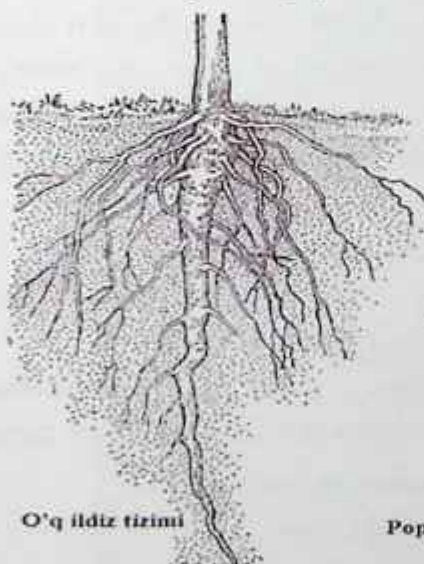


9-rasm. Yon ildizlar.



10-rasm. Qo'shimcha ildizlar.

Ko'pchilik o'simliklarda qo'shimcha ildizlar mavjud, ular o'simlikning yerustki organlaridan hosil bo'ladi. Qo'shimcha ildizlar o'simliklarning nam tuproqqa tegib turgan poyasidan shakllanadi (10-rasm). Bu ildizlar yon ildizlar singari shoxlanadi. Bir pallali o'simliklar ildizlarining asosiy qismini qo'shimcha ildizlar tashkil etadi.



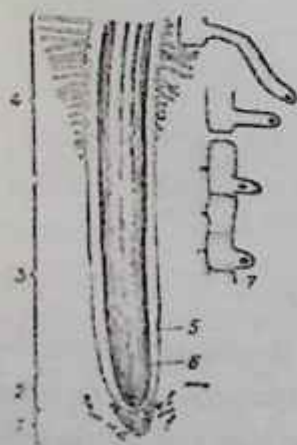
11-rasm. Ildiz tizimi tiplari.

O'q ildiz, yon ildiz va qo'shimcha ildizlar birgalikda o'simlikning ildiz sistemasi deb ataladi. Ildiz sistemasining ikki turi mavjud. O'q ildizli sistema yaxshi taraqqiy etgan va undan hosil bo'lgan yon ildizlarining bo'lishi bilan xarakterlanadi. Popuk ildiz sistemasida asosiy o'q ildiz rivojlanmaydi. Ildiz sistemasining asosiy qismini yuqorida

eslatganimizdek qo'shimcha ildizlar tashkil etadi. Bir pallali o'simliklarning barchasi popuk ildizli bo'lishi bilan xarakterlanadi (11-rasm).

Ildiz zonalari. Ildiz tuzilishi va bajaradigan vazifa hamda joylashuviga ko'ra bir necha qismga bo'linadi. Bu qismlar ildiz zonalari deb ataladi. O'simlik ildizi shakllanish paytidan boshlab o'sish konusida joylashgan hujayralarning bo'linishi va ulardan yangi hujayralarning shakllanishi-bo'linish zonasi, uzayishi (cho'zilish) suv shimish (ildiz tuklari) va shoxlanish zonalari bir-biridan farqlanadi.

Bo'linish zonasiga o'sish konusida ildiz qini ostida joylashgan bo'linuvchi va shu yo'l bilan ko'payuvchi qism kiradi. O'sish (cho'zilish) zonasida bo'lingan hujayralar uzunlashib, o'tkazuvchi nay hosil qila boshlaydi. Ko'pchilik hollarda har ikkala (bo'linishi va uzayishi - cho'zilish) zona o'sish zonasi deb ataladi. Bo'linish zonasi sirt tomonidan ildiz qini bilan himoyalangan bo'lib, bu qin ildizni tashqi muhit ta'siri natijasida jarohatlanishdan saqlaydi va ildizning o'sishida davom etishiga yordam beradi. Uzayish zonasini bir qadar oqish rangli ichki va qoramtir rangli tashqi qismlarga bo'lish mumkin. Ustki hujayralar dermatogen deb atalib, vaqt o'tishi bilan epiblema - ildizning kelgusi ustki qatlamini hosil qiladi (12-rasm).



- 1-ildiz qini,
- 2-hujayralarining bo'linish zonasi,
- 3-hujayralarning cho'zilish zonasi
- 4-shimish zonasi,
- 5-pereblema,
- 6-pileroma,
- 7-ildiz tuklarining epiblema hujayralaridan shakllanishi

12-rasm. Bug'doy (*Triticum durum*) o'simtasining ildizining zonalari.

Ildizning o'sish qatlami so'rish zonasi - epiblemadan o'simta shakllanib, ulardan, o'z navbatida, tuproq tarkibida mavjud suv va unda erigan oziq moddalarni shimib oladigan ildiz tuklari hosil bo'ladi. Ildiz tuklarining umri qisqa (10-20 kun) bo'lib, shimish vazifasini bajaradi. O'sish zonasiga yaqin joyda yangi ildiz tuklari hosil bo'ladi. Shuning uchun ham shimish zonasi o'zgarib turadi va har doim ildiz qini yaqinida joylashgan bo'ladi.

Ildiz tukchalari uzunligi 80–1500 mkm bo'lgan o'simtalardir (13-rasm). Bitta o'simlikda bir necha o'n mln dona ildiz tukchalari shakllanadi, natijada ildizning umumiy uzunligi va yuzasi juda katta raqamlarni tashkil qiladi.

O'tkazish zonasi ildizning butun bo'yi bo'ylab joylashgan. Bu joyda ildiz tukchalari bo'lmaydi va ildizning bu qismida shoxlanish boshlanadi.



13-rasm. Ildiz tukchasini mikroskop ostida ko'rinishi. *Ildiz tukchasi yoy bilan ko'rsatilgan.*

4.2. Ildiz uzunligi, hajmi, shimish yuzasi va zichligi.

Ildizning o'sishi novdaning o'sish sharoitidan tubdan farq qiladi. O'sayotgan ildiz qattiq tuproq zarrachalariga to'qnash keladi. Bunda ildizning o'sish tezligi va yo'nalishi o'zgaradi. Qum va qumloq tuproqlarda ildiz yer bag'riga chuqur kiradi va yaxshi tarmoqlanadi. Loy tuproqli yerlarda esa ildizning o'sishi ancha qiyin bo'ladi.

O'simliklar ildizida turgor bosimning kuchli bo'lishi sababli o'sish jarayonida ildizning o'suvchi uchki qismida har xil kislotalar ajratishi tufayli substratni parchalaydi va shu yo'l bilan o'sadi.

Madaniy o'simliklar ildiz sistemasining asosiy massasi 2-3 metr chuqurlikda joylashadi. Lekin shu bilan birga ular yon tomonga o'sib unga nisbatan bir necha barobar ko'p maydonni egallaydi. Tok ildizi esa tik yo'nalishda 5-7 metrga qadar kirib boradi. Yon tomonga 4-6 m maydonni egallaydi.

Ildizning yaxshi taraqqiy etishi shimish qobiliyatini oshiradi. Ildiz sistemasining qanchalik taraqqiy etishi haqida tasavvur hosil qilish uchun bir necha misolni keltirish mumkin. Agar bug'doy, arpa yoki sholi o'simliklarining bir tupdagi ildizini bir joyga to'plab uzunasiga bir-biriga ulab chiqsak, uning uzunligi 20 km ga, qovoq ildizi 25 km ga yetadi. Javdar o'simligining ildiz sistemasining egallagan umumiy maydoni yerusti organlari egallagan maydoniga nisbatan 130 barobar ortiq. Umuman olganda ham o'simliklarning yerosti organi yerusti organiga nisbatan bir necha barobar ortiq bo'ladi. Masalan, endigina unib chiqqan 2-3 barg hosil qilgan bedaning ildizi 100 sm ga, suli ildizi 80 sm ga, bug'doyniki 45 sm ga boradi.

O'simliklarning biologik xususiyatlaridan kelib chiqqan holda ildizning morfologik tuzilishi, shakllanish dinamikasi, rivojlanish sur'ati va tuproqqa kirib borish chuqurligi har xil bo'ladi. So'nggi xususiyat asosida A.R. Modestov asosiy qishloq xo'jalik ekinlarini bir nechta guruhga bo'lishni taklif qilgan:

a) uzun ildizli o'simliklar — beda, kungaboqar, qand lavlagi, lyupin, g'o'za 2,5-4,0 m va undan chuqur ;

b) o'rtacha ildizli o'simliklar — g'allagulli don ekinlari, makkajo'xori 1,5-2,5 m;

d) qisqa ildizli o'simliklar — no'xat, yashil no'xat, loviya, marjumak, soya, zig'ir, mosh, kartoshka 1,5 m gacha.

O'simlik turiga ko'ra ildiz uzunligi va kengligi turlicha bo'lishi mumkin (11-jadval). Ildiz sistemasining rivojlanish xarakteri va baquvvatligi, o'simlikning oziq elementlarini o'zlashtirish qobiliyati bilan belgilanadi.

11-jadval.

Asosiy qishloq xo'jalik ekinlarining ildiz uzunligi va kengligi.

Ekin turi	Chuqurligi	Kengligi
Kuzgi bug'doy	180-230	90
Makkajo'xori	163-171	80
Garox	141-152	67
Osh qovoq	190-204	192
Qand lavlagi	224-250	-
Pomidor	200	260
Osh lavlagi	181	142
Oqbosh karam	141-152	119-142
Bodring	110	145
Sabzi	183	95
Gulkaram	125	105
Bulg'or qalampir	72	67
Baqlajon	120	83
Fasol	78-92	51-61
Piyoz	82	35

Umuman olganda, oziq elementlarining asosiy miqdori yosh o'sayotgan ildiz tukchalarida yutiladi. Ildiz tukchalaridagi hujayralar boshqa hujayralarga nisbatan mineral oziqlanishda elementlarni intensiv o'zlashtiradi.

Ildizning rivojlanish xususiyatiga, tuproqni fizik xossasi, undagi namlik va oziq moddalarning tarqalishi ham ta'sir ko'rsatadi. Kuchli tarmoq otgan ildiz, oziq moddalarni ko'plab yutadigan sath hosil qiladi. Bunday xususiyat o'simlikning o'sish davrida o'zgarib boradi, eng yuqori ko'rsatkichga ega bo'lgan tarmoq otgan ildiz, odatda o'simliklarning gullash davrida kuzatiladi (12-jadval).

Bahorgi bug'doy ildiz sathini rivojlanishi.

Rivojlanish davri	Ildiz sathi, (m) 1 ta o'simlikda		Faol ildizni, faol bo'lmagan ildizga nisbati
	Umumiysi	Shu jumladan faol ildiz	
Gullash	9,6	4,91	1,05
Naychalash	29,39	10,81	0,59
Gullashni boshlanishi	36,73	17,07	0,86
Gullashni oxiri	40,09	24,76	1,30
Donni mum pishishi	30,86	14,80	0,92

D.A.Sabirin

Ildiz rivojlanish davrida ko'p hajmdagi tuproqni qamrab oladi, bu esa ularni doimiy o'sishi va yangilanib turishi bilan bog'liqdir.

Katta yoshdagi ildiz tukchalarining hayot faoliyati bir kundan oshmaydi, yangilari esa tez paydo bo'ladi. Ildiz tukchalari qurib qolgan joylarda hujayralar dag'allashadi, suv va oziq moddalarning yutilishi chegaralanadi. Bir yillik dala o'simliklarini kunlik ildiz o'sishi 1 sm gacha boradi. Yosh o'sayotgan ildizlar tuproq muhitidan radiusi 20 mm ni tashkil qilgan maydondan, ion almashinish jarayonida esa 2-8 mm radiusli tuproq yuzasidan oziq moddalarni olishi kuzatilgan.

Ildiz tukchalari ko'p bo'lganda ildizning singdiruvchi yuzasi juda tez va kuchli darajada oshadi (13-jadval). Ildiz tukchalari zonasi - singdirish zonasi hisoblanadi. Lekin, tajribalarda ildizning ildiz tukchalari bo'lmagan qismlaridan ham oziq elementlarining o'zlashtirilishi aniqlangan.

Turli o'simliklarda ildiz va ildiz tukchalarining rivojlanishi.

Ekin turi	Ildizlar			Ildiz tukchalari		Tuproqni ildiz bilan qamralgan qismi, %
	Uzunligi, m	Yuzasi, sm ²	Soni, mln.	Uzunligi, m	Yuzasi, sm ²	
Suli	4,5	216	6,3	743,7	3419	0,55
Javdar	6,4	503	12,5	1549,4	7677	0,85
Soya	2,9	406	6,1	59,9	277	0,91
Kungaboqar	38,4	2129	51,9	5166,3	15806	2,8

Xamdamov va boshqalar.

Rassel va Klarkson tajribalariga ko'ra, arpada fosfatlarning harakatlanishi ildiz tukchalarida ham va undan 40 sm yuqorida ham deyarli bir xil bo'lgan.

Ildiz tukchalari maxsus singdirish xususiyatiga ega emas. Bu to'g'rida Klarkson tajribalari quyidagi ma'lumotlarni beradi. Agarda suvli muhitda (suv kulturasida) arpa o'stirilganda eritma aeratsiyasi yaxshi bo'lsa (eritma aralashtirilib turilsa) ildizda, ildiz tukchalari hosil bo'lmaydi, ammo ionlarning yutilish intensivligi esa o'zgarmaydi. Demak, ildiz tukchalari ildiz yuzasini maksimal darajada oshirib, o'simlikni birinchi navbatda P bilan ta'minlash vazifasini bajaradi.

Ma'lumki, fosforning tuproqdagi harakati juda sekin borsa, o'simliklarga yutilishi esa juda tez boradi. Juda qisqa davr ichida ildizlar o'z atrofidagi fosforni o'zlashtirib oladi va yana o'zlashtirish uchun o'z yuzasini kengaytiradi. Boshqa ionlar fosforga nisbatan juda harakatchanligi tufayli ularni o'zlashtirishda ildiz tukchalarining ahamiyati kamroqdir. Shuni alohida ta'kidlash zarurki, tuproqda xemotropizm hodisasiga asosan, ildizlar oziq elementlar konsentratsiyasi yuqori bo'lgan tomonga qarab o'sadi.

Ikki pallali ekinlarda ildizlarning diametri va ularning kirib borish chuqurligi, donli ekinlarga qaraganda kattaroqdir. Beda, qand lavlagining asosiy ildizi o'simlik hayotining birinchi yilida 1,320 m chuqurlikka, ikkinchi yili esa 2,5-3,5 m chuqurlikka kirib boradi.

Ildiz tizimining massasi va ildiz uchi yuzasidagi ildiz tukchalar soni o'simliklarning mineral oziqlanish shartlariga, tuproqning harorati, zichligi va havo namligiga bog'liq. O'simliklarning biologik xususiyatlariga, agrotexnika, tuproq-iqlim sharoitlari va ekin zichligiga qarab, ekinlar ildizlarning massasi 2 dan 10 t/ga gacha o'zgarib turadi va 1 m tuproq yuzasi ostida joylashgan ildizlarning umumiy yuzasi 40-100 m² ni tashkil qiladi.

Turli ekinlarda ildizning tarmoqlanishi ham har xil. Ildizlarning eng katta zichligi kungaboqar va ko'p yillik boshqoli o'tlarda bo'lib, ularning katta qismi 6-20 sm qatlamda joylashgan. Donli ekinlar (javdar, bug'doy, arpa) va makkajo'xori o'rtacha ildiz zichligiga ega. Ildizlarning eng kam shoxlanishi kartoshka, zig'ir, loviya va soyada uchraydi.

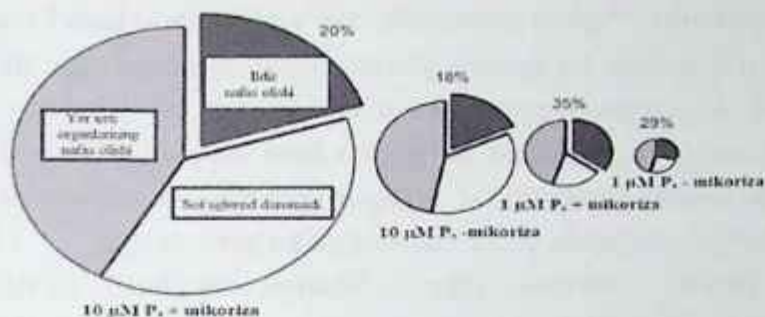
Shu munosabat bilan o'g'itlardan foydalanishda madaniy o'simliklar ildiz tizimining morfologik xususiyatlarini hisobga olish kerak. Rivojlanmagan ildiz tizimiga ega bo'lgan ekinlar mineral oziqlanishning yuqori darajasini talab qiladi.

O'simliklar o'sishi va rivojlanishi bilan ildiz tizimining uzunligi va vazni chiziqli ravishda o'sib boradi va gullash bosqichida deyarli barcha bir yillik ekinlarda maksimal qiymatga yetadi. Reproduktiv organlar shakllana boshlaganda ildiz uzunligi va og'irligi 10-15 kun davomida doimiy bo'ladi va keyin tezda kamayadi. Don va dukkakli ekinlar to'liq pishishi fazasiga o'tganda ularning ildiz uzunligi 3-5 marta qisqaradi (ildiz tuklari va ildiz uchlari o'lishi hisobiga), vazni esa 1,5-2 marta kamayadi.

4.3. Ildiz rivojlanishi va faoliyatiga turli omillarining ta'siri.

O'simliklarni ildiz sistemasi orqali oziqlanishi, nafaqat uning biologik xususiyatlariga, fotosintez mahsuloti bilan ta'minlanishiga, ildiz sistemasining rivojlanish tezligi va hajmiga, tuproq strukturasi va aeratsiyasiga, namlikka, eritma reaksiyasiga, oziq moddalar miqdori va ularning nisbatiga, tuproq mikroflorasining faoliyatiga, ildiz sistemasi ajratib chiqaradigan moddalarga va boshqa faktorlarga bog'liq bo'ladi. Quyida o'simliklarning yerosti qismlariga, yerusti qismlari orqali bevosita yoki bilvosita ta'sir qiluvchi omillarni ko'rishimiz mumkin.

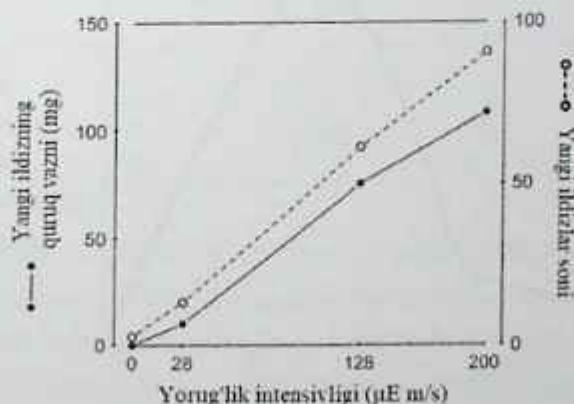
Uglevod ta'minoti. O'simlik turlari va atrof-muhit sharoitlariga qarab, kunlik fotosintez mahsulotlarining 15 dan 50% gacha qismi ildizlarga yunaltiriladi. Bu ildizlar o'sishi, oziq moddalar so'rilishi va assimilyatsiya qilish, nafas olish va boshqalar uchun sarflanadi. Turli o'tchil va yog'ochli o'simliklarda mikorizali simbioz uchun fotosintez mahsulotining 4% dan 20% gacha qismi sarflanadi. Ko'pincha oziq moddalar yetishmasligi ildizga uglevod sarflanishi va ildiz ajratmalar miqdorini oshiradi (14-rasm).



14-rasm. 35 kunlik loviyada fotosintez mahsuloti taqsimlanishiga, P ta'minoti va mikorizaning ta'siri. Har bir doira bo'lagi 24 soatda yerosti va yerusti qismlariga sarflangan hamda sarflanmagan fotosintez mahsulotini ifodalaydi. Nielsen va boshqalar ma'lumoti asosida Mareshner tomonidan qayta chizilgan (1998).

Yorug'lik. Yorug'likning ildizlarga to'g'ridan-to'g'ri ta'siri normal sharoitda o'zini ko'rsatmaydi, ammo ekinlarining fotosintetik faol qismlari yoritilishining pasayishi bilan yerosti qismlarining zaiflashishi aniqlangan.

Atrof-muhit sharoitlari, harorat, yorug'lik intensivligi va oziq moddalarining mavjudligi, fotosintezga, shu jumladan ildizni uglevod bilan ta'minlanishiga ta'sir qilish orqali ildiz o'sishiga ta'sir qiladi. Shuning uchun, ildiz o'sishi va yorug'lik intensivligi o'rtasida yaqin bog'liqlik mavjud (15-rasm).



15-rasm. Turli yorug'lik intensivligida 2 yoshli archa ko'chatlari 24 kun davomida yangi ildizlar hosil qilishi. Van den Driesshedan (1987).

Harorat. Tuproq gorizontlari bo'ylab harorat juda katta farq qiladi. Harorat maksimal bo'lganda, yerosti organlarining o'sishi to'xtaydi. Ildiz yerusti qismlariga qaraganda havo harorati past bo'lganda ham o'sa oladi. Hatto harorat noldan past bo'lganda ham ko'plab o'simliklarning ildizi o'sishi haqida ma'lumotlar olingan. Ildizlar o'simliklarning yer ustki qismlariga qaraganda yuqori haroratga ko'proq sezgir.

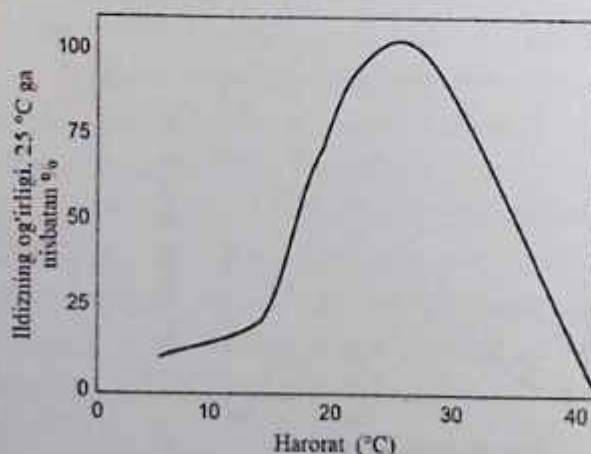
Tuproq harorati ildiz o'sishiga sezilarli ta'sir ko'rsatadi (16-17-rasmlar). Ildiz o'sishi uchun optimal harorat o'simlik turiga bog'liq (14-jadval).

14-jadval.

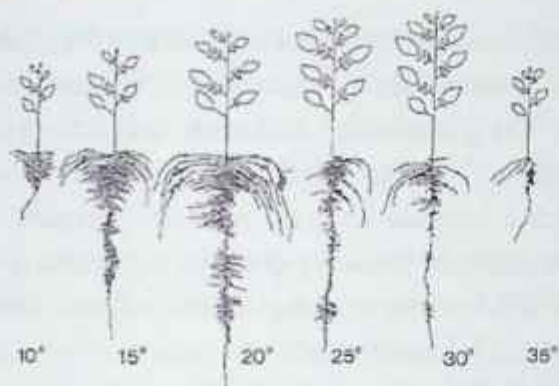
Ildiz o'sishi uchun optimal harorat oralig'i.

O'simlik turi	Harorat ($^{\circ}\text{C}$)	
	Minimal	Maksimal
Zig'ir	10	31
No'xat	9	33
Oddiy loviya	12	33
Makkajo'xori	17	37
Qulupnay	5	31
Raps	16	32
Suli	9	32

Klepper (1987).



16-rasm. Turli haroratda 24 kunlik makkajo'xori ko'chatlarining ildiz massasi. Kaspar va Bland (1992)



17-rasm. Kartoshka ko'chatlarining ildiz morfologiyasi va yer ustki organlarining o'sishiga haroratning ta'siri. Sattelmacher va boshqalar (1990c). Oksford universiteti nashriyotidan.

Past harorat odatda ildiz o'sishidan ko'ra, ko'proq yerusti organlarining o'sishini cheklaydi. Past haroratda ildiz quruq massasi yerusti organlariga nisbatan yuqori bo'ladi. (15-jadval). Past haroratda ildiz o'sish tezligining pasayishi hujayra devori cho'zilishining pasayishi tufayli yuzaga kelishi mumkin. Haroratni 30 dan 15°C gacha tushishi natijasida, makkajo'xori ildizining cho'zilish zonasidagi hujayralar devorining cho'zilishi 30°C haroratga nisbatan 25% gacha kamaygan.

15-jadval.

Har xil haroratda 20 kun davomida o'stirilgan kuzgi bug'doy ildizlarining o'sishi va rivojlanishi.

Harorat, °C	Seminal ildizlar uzunligi, m/o'simlik	Birlamchi lateral ildizlar		Maxsus ildiz uzunligi, m/g quruq massa hisobida	Ildiz/yerusti organlari nisbati
		dona/o'simlik	m/o'simlik		
10	77	56	63	45	2.2
20	98	167	463	125	0.5
25	275	556	1,536	160	0.6
30	138	389	352	125	0.6

Huang va boshqalar (1991).

Namlik. Yerosti organlarining rivojlanishida namlik hal qiluvchi omil hisoblanadi. Ammo ma'lum sharoitlarda namlik yerusti qismlariga qaraganda ildizlarga kamroq ta'sir qiladi. Donli ekinlar bilan o'tkazilgan ko'plab tajribalarga asoslanib, ekinlarni sug'orish natijasida tuproqning yuqori qatlamidagi ildiz massasi ko'payib, chuqurroq gorizontlarga kirib borish qobiliyati susayishi aniqlangan. Qurg'oqchil hududlarning tuproqlarida o'simlik ildizlari nam tuproqlarga qaraganda ko'proq

chuqurlikka kirib boradi. Bu ta'siming o'z chegarasi bor, namlik miqdori so'lish namligidan past bo'lganda, ildiz tuproq profilining pastki qatlamlariga kira olmaydi. Qurg'oqchilik yillarida deyarli barcha o'simliklarning ildizi tuproqning chuqur qatlamlariga kirib borishi odatdagi yillarga qaraganda 1,5-2 barobar ko'p bo'lishi aniqlangan.

Ildizlarning o'sishi va shoxlanishi umumiy qonuniyatga amal qiladi: tuproq namligi yuqori bo'lsa, ildizlarning uzunligi kamayadi va ularning shoxlanishi ortadi, tuproqda namlik kamayganda esa asosiy ildiz o'sadi. Namlik yanada pasaysa ildiz tizimi rivojlanishdan to'xtaydi.

Havo. Ildiz tizimiga birinchi navbatda CO_2 va O_2 konsentratsiyasi ta'sir qiladi. Sholida O_2 ning yetarli darajada ta'minlanishi ildiz aereximasi orqali amalga oshadi. Ildizga ta'sir qiluvchi tuproqdagi O_2 konsentratsiyasi turli o'simliklar uchun turlicha. Tuproqning gazsimon fazasida O_2 konsentratsiyasi 15-10% gacha kamaysa ham ko'pgina mezofit o'simliklarning ildiz o'sishiga ta'sir qilmaydi. Biroq, O_2 konsentratsiyasi 21 dan taxminan 10% gacha kamayishi makkajo'xorini ildiz nafas olishiga ta'sir qilmasa-da, boshqa jarayonlarga salbiy ta'sir qiladi.

Tuproq havosida CO_2 ning yuqori konsentratsiyasi natijasida ildiz o'sishi susayadi, ammo madaniylashgan tuproqlarda CO_2 ning toksik konsentratsiyasi faqat istisno hollarda paydo bo'ladi.

Atmosfera tarkibidagi CO_2 konsentratsiyasiga nisbatan, tuproq havosi CO_2 konsentratsiyasi yuqori. Tuproqdagi CO_2 konsentratsiyasi 10-20 sm chuqurlikda 2-4%, 40-60 sm chuqurlikda 10-15% gacha bo'lishi mumkin. Tuproq havosidagi CO_2 konsentratsiyasi 1-2% bo'lganda o'simlikka salbiy ta'sir qilib, 5% bo'lganda ildiz o'sishini ingibitorlaydi.

Boshqa turlardan farqli o'laroq, ko'pgina cho'l o'simliklari yuqori CO_2 konsentratsiyasiga juda sezgir. Tuproq havosida CO_2 konsentratsiyasi 0,5% dan oshsa agave kaktusining ildizi o'sishdan to'xtaydi.

O'rmon o'simliklari masalan, Norvegiya archasi ildizining o'sishi tuproq havosidagi CO_2 konsentratsiyasining 0,5% dan ko'payishi bilan ortib borgan. Ayniqsa, bu 40 sm chuqurlikda yaqqol nomayon bo'ladi.

Oziq moddalar. Oziq moddalar ta'minoti ildiz o'sishi, morfologiyasi va ildiz tizimining substratda tarqalishiga kuchli ta'sir qiladi. Bu ta'sir ayniqsa, N bilan yaqqol, P bilan esa kamroq sezilib Mg va Ca dan tashqari boshqa oziq moddalar ildizning rivojlanishiga sezilarli ta'sir qilmaydi.

N o'simlik hayotining asosiy oziq elementi sifatida ko'pchilik ekinlar yerosti organlarining o'sishini belgilaydi. Ta'sirchan diapazonda (ya'ni, oziq moddalar o'simliklarning o'sishini cheklaydigan konsentratsiya oralig'ida) azot ta'minotining ko'payishi yer ustki organlar va ildizning o'sishini yaxshilaydi, lekin odatda poyaning o'sishi ildiz o'sishidan ko'ra ko'proq nomoyon bo'lib, bu N ta'minoti ortishi bilan ildiz va yerusti organlari nisbatining pasayishiga olib keladi (16-jadval).

16-jadval.

Oziq eritmasida turli xil miqdordagi nitrat konsentratsiyasining kartoshka ildizi va yerusti organlarining o'sishiga ta'siri.

N ta'minoti, mM	Quruq modda g/o'simlik		Ildiz va yer usti organlar nisbati	Ildiz yuzasi, sm ² /o'simlik	Ildiz uzunligi (m/o'simlik)
	Yerusti organlari	Ildiz			
0.05	0.8	0.45	0.56	0.63	67
0.5	3.5	1.39	0.40	3.14	277
5.0	9.2	1.82	0.20	5.77	502

Sattelmacher va boshqalar (1990a).

N ta'minotining makkajo'xorni ildiz o'sishi, ildiz va yer ustki organlari nisbatiga ta'siri (17-jadval).

17-jadval.

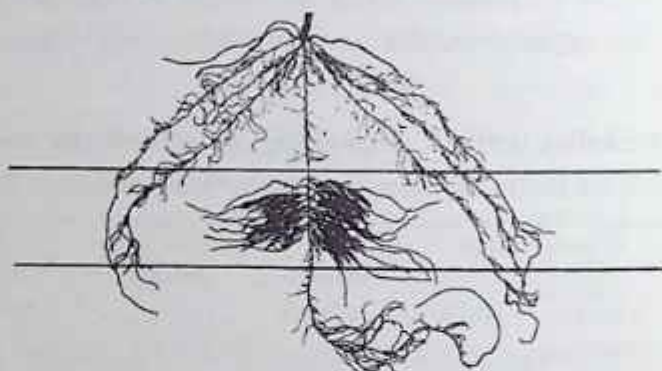
Azot (NH₄NO₃) ta'minotining 15 haftalik dalada o'stirilgan makkajo'xori ildizning o'sishiga ta'siri

N ta'minoti, kg/ga	Quruq massa, g/o'simlik		Ildizlar		Ildiz va yerusti organlar nisbati
	Yerusti organlari	Don	Uzunlik m/o'simlik	Quruq massa/o'simlik	
0	186	54	2189	42	0.23
180	352	138	2521	38	0.11

Anderson (1988).

N yetarli darajada ta'minlangan o'simliklarda ildizlarning almashinish tezligi (jami tirik va o'lik (tik) ildiz biomassasining nisbati, foizlarda) N yetishmaydigan o'simliklarga nisbatan ancha yuqori. Keng bargli va ignabargli o'rmonlarning N bilan kam ta'minlangan tuproqlarida yiliga mayda ildizlarning almashinish tezligi 50% gacha bo'lib, N bilan yuqori ta'minlangan tuproqlarda 200% dan oshdi.

Ildizning o'sishi oziq moddalar kam joyga nisbatan yuqori joyda kuchayadi. Ildizning faqat bir qismiga oziq moddalar yetkazib berish ildiz tizimi morfologiyasiga ta'sir qiladi. 18-rasmda ko'rsatilganidek, lateral ildiz o'sishi nitrat konsentratsiyasi yuqori bo'lgan joyda kuchaygan.



18-rasm. 15 kun davomida ildiz o'qining o'rta qismi 1 mM nitrat, qolgan ildiz qismlari 0,01 mM nitrat bilan ta'minlangan. Drew va Saker (1975) Oksford universiteti nashriyotidan.

Oziq moddalarning yetishmasligi ildiz morfologiyasiga ham ta'sir qiladi. Masalan, nitrat konsentratsiyasining pasayishi bilan moyli raps ildiz tuklarining zichligi va uzunligi kamaygan.

Ildiz o'sishida fosforning roli ancha zaif bo'lib, u yerosti va yerusti organlarining rivojlanishiga teng ta'sir qiladi. Uning ildiz morfologiyasiga ta'siriga kelsak, shuni ta'kidlash kerakki, P ko'pchilik o'simliklar ildizning uzunasiga o'sishiga to'sqinlik qiladi va shoxlanishni kuchaytiradi. Mahalliyashtirilgan holda ildizning o'rta qismiga P qo'llanilganda yon (lateral) ildizlarni o'sishi kuztilgan (18-jadval).

21 kunlik arpaning lateral ildiz uzunligi va quruq vazniga ildiz o'qi bo'ylab yoki mahalliy qismiga (faqat o'rta qism) P qo'llashning ta'siri.

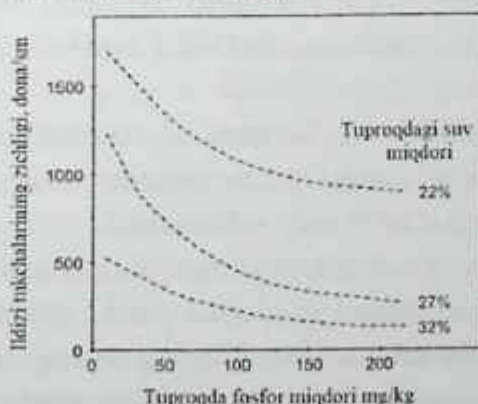
Ildiz zonasi	Ildiz o'qi bo'ylab	Mahalliy lashtirilgan ta'minot	
		Yon ildizlar	
		Uzunligi, m	Quruq massa, mg
A (Bazal-bosh qismi)	40	9	14
B (o'rta)	27	4	332
C (apikal-uchki qismi)	18	10	11
			5

Drew va Saker (1978.)

P ildiz o'qining B(o'rta) qismiga 4 sm qalinlikda qo'llanilgan

Arpa 21 kun mobaynida P bilan ta'minlanganda jami lateral ildizlarning uzunligi 10 barobardan ko'proq oshdi. Tariq bilan o'tkazilgan tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, ildizning yon qismiga juda oz miqdorda P joylashtirish (har biriga 0,25, 0,50 va 1,0 mg eruvchan P) yon ildizlar o'sishni kuchaytiradi.

Raps, ismaloq va pomidorda ildiz tuklarining shakllanishi yuqori P konsentratsiyasi tufayli ($>100\mu\text{M}$) kamayadi, past konsentratsiyada ($<10\mu\text{M}$) esa ortadi. Tuproqda o'stirilgan makkajo'xori ildiz tuklari uzunligiga P ta'minotining kamayishi hech qanday ta'sir ko'rsatmaydi, lekin ildiz tuklari soni ortadi (19-rasm).



19-rasm. P ta'minoti va suv miqdori har xil bo'lgan tuproqlarda 21 kunlik makkajo'xori o'simliklarida ildiz tuklarining zichligi.

Makkay va Barber (1985).

P tanqisligi, N tanqisligi kabi, ildiz va yer ustki qismining nisbati oshishiga olib keladi (19-jadval). P tanqisligi davomiyligi ortishi natijasida ildiz quruq vaznini, ayniqsa, ildiz uzunligi ortadi, shuning uchun ildizlar ingichka bo'lib qoldi. P yetishmaydigan o'simliklarda ildiz yuzasi ortishi tuproqdan P olishni kuchaytirish strategiyasidir.

19-jadval.

**P ta'minotsiz 1-6 kun davomida yetishtirilgan makkajo'xori
ko'chatlari ildizning o'sishi**

Fosforsiz kunlar	Yerusti qismi		Ildiz		
	Quruq massa, g/idish	P konsentratsiyasi mg/kg	Quruq massa, g/idish	Uzunligi, m/idish	Raduis, mm
1	2.10	9.5	0.27	46	2.3
2	2.34	6.5	0.31	58	2.2
4	1.93	3.2	0.40	76	2.0
6	1.65	2.7	0.43	91	1.8

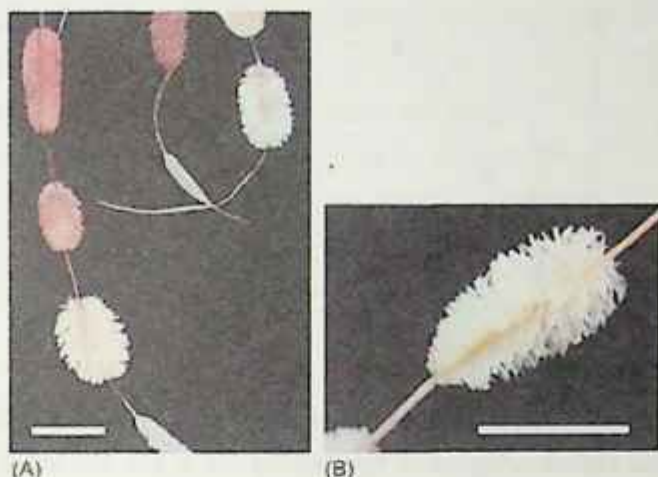
Anghinoni and Barber (1980).

P mavjudligi ildiz o'sishi va rivojlanish jihatlari, shu jumladan ildiz tukchalari uzunligi va zichligi, kortikal aerenxima shakllanishi, cho'zilish, ikkilamchi rivojlanish, shoxlanish, qo'shimcha ildiz shakllanishi va gravitropizmning asosiy regulyatoridir.

Ba'zi o'simlik turlarida ildiz klasterlari(proteoid)ning shakllanishi tanqisligiga moslashishidir (20-rasm). Klasterli ildizlar Proteaceae, yricaceae, Casuarinaceae, ayrim dukkakli daraxtlar hamda oq lyupinda chraydi.

Ca va Mg ildizlarning ko'proq shoxlanishiga yordam beradi. Ularning yetishmasligi apikal meristemada hujayralar bo'linishini susaytiradi va natijada ildiz o'sishi sekinlashadi.

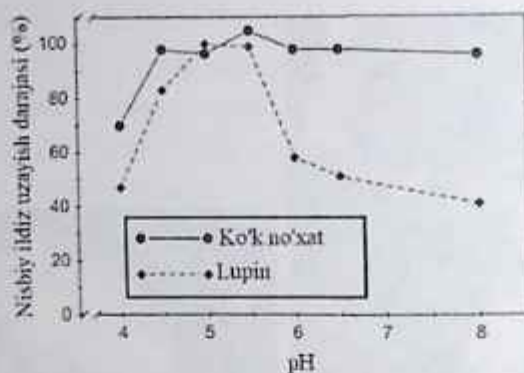
Jahon adabiyotida mikroelementlarning ildiz tizimiga ta'siri haqida juda kam ma'lumotlar mavjud va ular ko'pincha bir-biriga ziddir. Biroq, yerosti organlari uchun mikroelementlarning ahamiyati yerustidagilardan kam emas. Mutloq yetishmasligi ham, ortiqcha miqdori ham ildizlarning rivojlanishida salbiy rol o'ynaydi.



20-rasm. Ozuqaviy eritmaning past ($<1\mu\text{M}$) P konsentratsiyasida o'stirilgan Proteaceae turlarining klaster (proteoid) ildiz morfologiyasi. Bu yerda; (A) *Hakea petiolaris* va (B) *Hakea prostrata*. Ikkalasi ham juda past P konsentratsiyali tuproqlarga yaxshi moslashgan va g'arbiy Avstraliyaning janubi-g'arbiy botanik provinsiyasi uchun endemik. Oq chiziq 20 mm ga teng. Maykl Sheyn.

Gumus. Tuproqda gumus mavjudligi ildiz tizimining rivojlanishiga ijobiy ta'sir ko'rsatadi. Hatto tuproq profilida chuqur joylashgan chirindi qatlamlarida chirindiga kambag'al bo'lgan yuqori qatlarga qaraganda ildizlar ko'proq kirib boradi.

Tuproq eritmasi muhiti. Ildiz o'sishi diapazoniga pH 5,0–7,5 darajasi juda oz ta'sir qiladi. pH ildiz o'sishiga bevosita yoki bilvosita ta'sir qiladi. Kuchli ishqoriy muhitning ildizga bevosita ta'siri plazma membranasi bo'ylab anion kotransporti, elektrokimyoviy gradiyentlarni va protonni o'rnatish, saqlash bilan bog'liq. Kuchli ishqoriy muhit bilan bog'liq yana bir to'g'ridan-to'g'ri ta'sir ammiakning toksikligidir. Ammiak konsentratsiyasining 0,05 mM dan ortishi ildiz o'sishini jiddiy ravishda ingibitorlaydi. Kuchli ishqoriy muhit va yuqori bikarbonat konsentratsiyasi natijasida ishqoriy muhitga chidamsiz o'simliklarining ildiz o'sishi ingibitorlanadi. Lyupinning ildiz o'sishi yuqori pH ga sezgir bo'lib, pH 6,0 da depressiyaga uchraydi (21-rasm).



21-rasm. 60 soat davomida turli pH ko'rsatkichi turli ozuqa eritmasida yetishtirilganda lyupin va ko'k no'xat ildizlarining o'sishi. *Tang va boshqalar. (1992).*

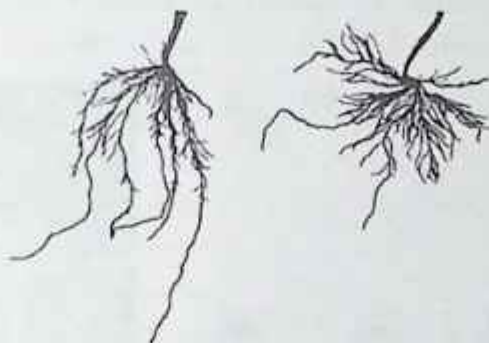
Tuproq reaksiyasi yerosti organlarining rivojlanishiga bilvosita (tuproq juda kislotali bo'lganida ajralib chiqadigan alyuminiy ionlarining toksikligi natijasida) ta'sir qilishi mumkin. pH 5,5 dan past bo'lgan kislotali tuproqlar eritmasida Al konsentratsiyasining oshishi ildiz o'sishiga salbiy ta'sir qiladi.

Madaniy o'simliklarning ba'zi turlari o'zgaruvchan pH ta'siriga sezgir. Masalan, beda ildizlarining o'sishi pH 4,8 qiymatida butunlay to'xtaydi. Kislotaligi ortib borayotgan tuproqlarda ko'pchilik ekinlarda ildiz shoxlanishi cheklanadi, ildiz tuklari soni kamayadi, ba'zan ildiz uchlarining qalinlashishi va hujayra devorlarining zaiflashishi kuzatiladi.

Sho'rlanish. O'sayotgan maysaning yosh ildizlariga tuzlarni ortib borayotgan konsentratsiyasi, shuningdek, mineral o'g'itlarning yuqori miqdori salbiy ta'sir ko'rsatadi. Bunday hollarda, tuproq eritmasini osmotik bosimi ta'sirida, ildiz hujayralarining yorilishi, ularning nobud bo'lishi yoki kasallanishi paydo bo'lishi mumkin.

Tuproq zichligi. Ildizning rivojlanishi tuproq zichligiga ham bog'liq. O'simlik ildizi o'sish davomida zich tuproq qatlamlariga duch kelgan holda, o'tmishdosh ekinlarning ildizlari tomonidan qoldirilgan yoki tuproq tuzilishi tufayli yuzaga kelgan yoriqlar orqali chuqurlikka kiradi.

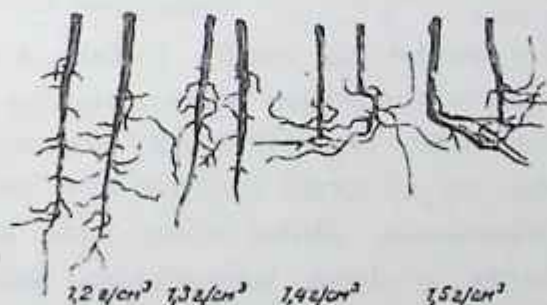
Ekinlar uchun optimal tuproq zichligi $1.1-1.3 \text{ g/sm}^3$ ni tashkil etadi. Tuproq zichligi odatda transport vositalari harakati va qishloq xo'jaligi tuproqlarida ishlov berish va boshqalar natijasida ortadi. Zichlik ortishi natijasida ildizlarning o'sishi asta-sekin sekinlashadi (22-rasm).



22-rasm. Har xil zichlikdagi tuproqlarda $1,35 \text{ g/sm}^3$ (chapda) va $1,50 \text{ g/sm}^3$ (o'ngda) o'sgan yosh arpa o'simliklarining ildiz tizimi.

Skott-Rassel va Gossdan (1974).

Agar tuproqning zichligi eng maqbul chegaradan yuqori bo'lsa, yuzaga keladigan salbiy sharoitlar natijasida paxta hosildorligi keskin kamayadi. Bunda turli darajadagi tuproq zichligi, avvalo, g'o'za ildizning rivojiga ta'sir etadi (23- rasm).



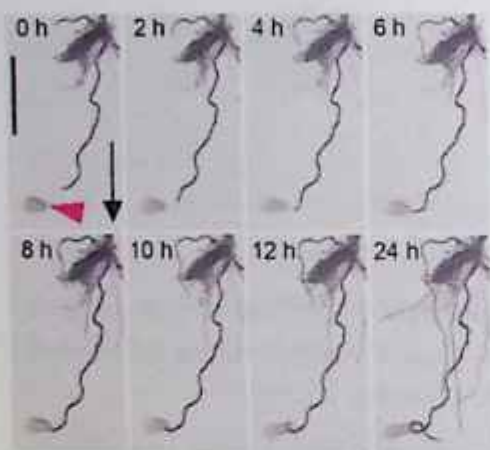
23-rasm. Tuproq zichligining g'o'za ildizi rivojlanishiga ta'siri.

P.Uzoqov va boshqalardan (2010).

Tuproq zichligi $1,4-1,5 \text{ g/sm}^3$ bo'lganda, ildizlar qattiq qatlamdan o'ta olmay, faqat ustki qatlamda yonga qayrilib o'sadi. Zichlanish normal ($1,2 \text{ g/sm}^3$) bo'lganda ildizlar to'g'ri va chuqur kirib borib yon ildizlar atrofga yaxshi tarqaladi. Natijada paxta hosili zichlik $1,4-1,5 \text{ g/sm}^3$

bo'lgan sharoitda normal zichlikka ($1,2 \text{ g/sm}^3$) nisbatan 30-34 foiz kam bo'ladi.

Xemotropizm. O'simliklarda kimyoviy moddalar ta'siri natijasida sodir bo'ladigan harakat xemotropizm deyiladi. Bu hodisa o'simliklarga ildizni ozuqa manbasiga yo'naltirishga yordam beradi. O'simliklarda xemotropizmga sezgirlik ildiz tukchalarida joylashgan.



24-rasm. Sholi o'simligi ildizida musbat xemotropizm jarayoni. Bu yerda h-soat. Oziq modda qizil uchburchak bilan belgilangan.



25-rasm. Makkajo'xori ildiz tizimida manfiy xemotropizm. O'ngda salbiy ta'sir etuvchi omil $25 \mu\text{M Al}$ mavjud, chapda esa Al mavjud emas. Marschner (2012).

Xemotropizm musbat va manfiy bo'lishi mumkin. Musbat xemotropizm asosan oziq moddalari ta'sirida vujudga keladi. Chunki, ildizlar ular tomon o'sadi (24-rasm). Manfiy xemotropizm kislotalar, ishqorlar va boshqa har xil zararli moddalar ta'sirida vujudga keladi (25-rasm). Bu xususiyatlar ildizlar uchun katta ahamiyatga ega. O'simliklarda suvda eriydigan minerallardan tashqari gazsimon birikmalarga nisbatan ham xemotropizm bo'lishi mumkin.

Xemotropizm tufayli ildizlar tuproqdagi organik va anorganik o'g'itlar tomon o'sadi va ulardan foydalanadi. Shuningdek, ildizlar noqulay kimyoviy tarkibga ega bo'lgan tuproq qatlamidan qochadi.

4.4.Oziq moddalarning ildiz o'qi bo'ylab so'rilishi.

Ildiz tuproq qatlami bo'ylab tik va yon tomonlarga o'sishi hamda tuproq zarrachalarini qamrab olishi tufayli tuproqdagi suv va unda erigan oziq moddalarni shimib olish imkoniga ega.

Ildiz tomondan oziq moddalar so'rilish jadalligi, ildiz uchidan uzoqlashgan sari pasayish tendensiyasi mavjud. Biroq, bu tendentsiya oziq modda ionining o'ziga xosligi, o'simlikning oziq moddalar bilan ta'minlanishi va o'simlik turiga bog'liq. Makkajo'xori ildizlarining turli qismlariga K yoki Ca qo'llanilganda (20-jadval) apikal zonada K ning so'rilish darajasi subapikal zonaga nisbatan bir oz past bo'lgan. Shunga o'xshash kuzatuvlar boshqa don ekinlarida shuningdek, Norvegiya archasi kabi ko'p yillik o'simlik turlarining uzun ildizlarida ham kuzatilgan. K dan farqli o'laroq, Mg ayniqsa, Ca ni qabul qilish subapikal ildiz zonalariga qaraganda apikalda yuqoriroqdir.

20-jadval.

Makkajo'xori maysasi ildizlarining turli zonalarida K (^{42}K) va Ca (^{45}Ca)ning o'zlashtirilishi va translokatsiyasi.

(Ma'lumotlar 24 soat ichida 12 o'simlik uchun mM sifatida ifodalangan).

Oziq modda l mM	O'zlashtirilishi va tashilishi	Ta'minlangan ildiz zonasi (uchdan masofa, sm)		
		0-3	6-9	12-15
K	Yerusti qismiga tashilish	3.8	14.6	15.6
	Ta'minot zonasida to'planish	11.5	3.8	1.9
	Ildiz uchiga ko'chirish	-	4.3	2.0
	Jami	15.2	22.7	19.5
Ca	Yerusti qismiga tashilish	2.4	2.2	2.4
	Ta'minot zonasida to'planish	4.1	1.6	0.4
	Ildiz uchiga ko'chirish	-	-	-
	Jami	6.5	3.8	2.8

Marshner va Rixter (1973).

Ildiz o'qi bo'ylab P ni o'zlashtirilishi ham ildizning uchki qismida yuqori bo'lib, bu o'simlikning P bilan ta'minlanishiga bog'liq. P yetishmovchiligida P o'zlashtirilishi apikal zonada past, bazal zonada yuqori bo'lishi mumkin (21-jadval).

21-jadval.

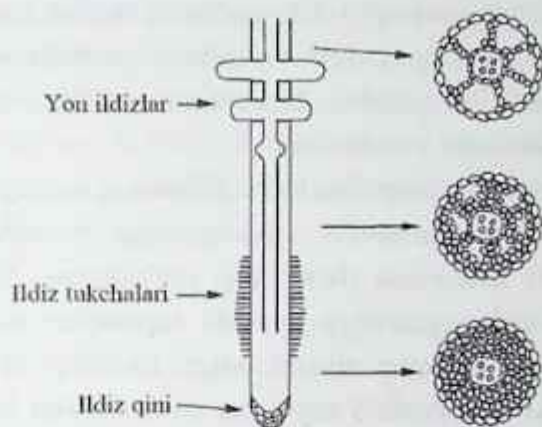
Arpa o'simliklarining turli ildiz zonalari tomonidan P ni o'zlashtirish darajasi.

9 kun davomida oldindan ishlov berish	24 soat ichida P qabul qilish darajasi, p mol/mm ³ ildiz zonasi (ildiz uchidan masofa, sm)		
	1	2	3
P bilan	2,019	1,558	970
P siz	3,150	4,500	4,613

Clarkson va boshqalar (1987).

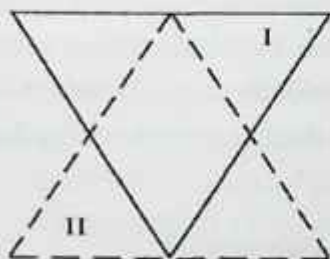
Ayrim, o'simliklarda Fe tanqisligi sharoitida vaziyat boshqacha bo'lib, bu yerda bazal emas, balki apikal ildiz zonalari Fe ni qabul qilish qobiliyati 100 martagacha oshadi.

Oziq modda ta'minotidan qat'iy nazar apikal yoki subapikal ildiz zonalari nitrat va ammoniyni eng ko'p o'zlashtiradi. Darhaqiqat, shuni ta'kidlash kerakki, ildizlarning bazal (eski) mintaqalaridagi rizodermis va korteks hujayralari nobud bo'lganda ko'pchilik elementlarning o'zlashtirilishi susayadi. Natijada, bazal ildiz zonalarida kortikal gaz bo'shliqlari (aerenxima) shakllanadi (26-rasm). Aerenximaning hosil bo'lishi botqoq sharoitlariga moslashgan o'simliklarda ildiz zonasida kislorod tanqisligiga odatiy javobdir. Ushbu anatomik o'zgarishlarga qaramay, bazal ildiz zonalari ionlarni qabul qilishi mumkin.



26-rasm. Makkajo'xori ildizining o'qi bo'ylab anatomik o'zgarishlarning sxematik ko'rinishi. *Bazal zonlarda kortikal hujayralar degeneratsiyasi va uchinchi darajali endodermis hamda aerexima hosil bo'lishi kuzatiladi.*

Ildizni tuproqda tarqalishini sxematik tarzda bir-biriga teskari yo'nalishda joylashtirilgan konuslar shaklida ifodalash mumkin (27-rasm).



27-rasm. O'simliklar ildiz tizimining massasi (I) va shimish yuzasi (II) o'rtasidagi munosabat.

Birinchi konus to'ntarilgan ko'rinishda bo'lib, ildizning shakli va massasini ifodalaydi, ya'ni ildiz massasi tuproqning yuza qatlamlaridan pastki qatlamlarga qarab kamayib boradi. Ikkinchi konus to'g'ri holatda joylashgan bo'lib, ildizning shimish yuzasini ifodalaydi.

Ildizning tik va yonlama tarqalishi, massasi va hajmini bilish ekinlarning qator oralariga ishlov berish, o'g'itlash va sug'orishni to'g'ri tashkil qilishda muhim amaliy ahamiyatga ega.

O'simliklar rivojlangan ildiz tizimi evaziga tuproq namligi va oziq moddalaridan samarali foydalanadi. Tuproqning nafaqat haydalama

qatlamlarida, balki chuqurroq (3-5 m gacha va undan ko'p) qatlamlarida ham N, K, Ca, P va boshqa makro va mikroelementlarning harakatchan birikmalari bo'ladi. Shu sababli, dala ekinlari ildizini tuproqqa chuqur kirib borishi oziqlanishni yaxshilaydi.

Ammo, qishloq xo'jaligi ekinlari ildizlarning asosiy qismi (80-90%) haydaladigan tuproq qatlamida, massasining yarmidan ko'pi esa tuproqning yuqori qatlamida (0-15 sm) joylashgan. Yuqori qatlamda joylashgan ildizlarni vegetatsiya davrida tuproqdan oziq moddalarini umumiy so'rishiga nisbatan ulushi atigi 15-20% ni tashkil qiladi. Tuproqning pastki qatlamida o'sayotgan yosh ildizlar kichik massasiga (umumiy massaning 10-20%) qaramay, katta shoxlanish va adsorbsion yuzasi tufayli yuqori singdirish qobiliyati, shuningdek, fiziologik jarayonlarning yuqori intensivligi bilan ajralib turadi.

Ikki pallalilarning ildiz tizimi bir pallali (donli) ekinlarning ildiz tizimidan sezilarli farq qiladi. Ikki pallali o'simliklar markaziy (asosiy) ildizni, keyin esa yon ildizlarni hosil qiladi. Asosiy ildiz yon ildizlarga qaraganda ancha kattaroqdir va odatda ildiz tizimi massasining 50-70% ni tashkil qiladi, lekin uning yuzasi ildiz tizimining umumiy yuzasi va oziq moddalarining so'rilish hissasiga nisbatan kichikdir. Shuni ta'kidlash kerakki, o'simliklarni tuproqdan oziq moddalarni o'zlashtirishi ildiz massasiga emas, balki ularning shoxlanish darajasiga va o'ziga xos sirt maydoniga bog'liq.

4.5. Ildizda organik moddalar sintezi.

Yaqin-yaqingacha organik moddalar o'simliklarning yer ustki qismida sintezlanadi deb hisoblanar edi. Hozirgi kunga kelib o'simliklar ildizda tarkibi va sifati jihatidan rang-barang murakkab organik birikmalar sintezlanishi, ularning bir qismi o'simliklarning yer ustki qismiga uzatilishi, bir qismi esa bevosita ildizning o'zida sarflanishi isbotlangan.

Ildizda fermentlar, nuklein kislotalar, oshlovchi moddalar, fosfororganik birikmalar, porfirinlar, o'sish garmonlari (kininlar, gibberellin) kabi murakkab organik moddalar sintezlanadi.

Nishonlangan atomlar usuli asosida oshqovoqda fotosintez mahsulotining 18-45% i ildizga uzatilishi va ularning ildizda N bilan birikishidan aminokislota hosil bo'lishi aniqlangan. Makkajo'xori tarkibida ildizlar tomonidan o'zlashtirilgan azotning 50-70% organik birikmalar, shundan 15-30% aminokislota shaklida yerusti qismiga uzatiladi. Makkajo'xorining yerosti va havo ildizlarida gistidin, arginin, asparagin, serin, glitsin, glutamin kislotasi, alanin va prolin aminokislotasi sintezlanadi. Ildizda poya va barglarga qaraganda 10-15 marta ko'proq erkin aminokislota mavjud.

Oshqovoq ildizida 20 ta, g'o'za ildizida esa 17 ta aminokislota sintezlanadi. O'simlik ildizlari tomonidan so'rilgan CO_2 aminokislota sintezida akseptor bo'lgan organik kislotalarning hosil bo'lishida ishtirok etadi.

H.G.Popotovning aniqlashicha, ba'zi mineral moddalarning murakkab organik birikmalarga o'tishi ildiz to'qimalarida ro'y beradi. Masalan: makkajo'xori tomonidan o'zlashtirilgan azotning 50-70 % i organik birikmalar holida, ularning 30 % aminokislota shaklida poya va barglar tomon harakatlanadi. A.A.Kusunov C^{14} va N^{15} izotoplarini qo'llab, ildiz orqali o'zlashtirilgan CO_2 gazi organik kislotalar tarkibiga o'tishini aniqlagan. P^{32} ni qo'llash natijasida u ildiz orqali yutilib, o'zlashtirilib, o'simliklarning poya va barglarida nuklioprotied va lipoidlar tarkibiga kirganligini aniqlagan.

A.A.Shmuk va G.S.Ilyinlarning tamaki ustida o'tkazgan tajribalarida radioaktiv uglerod (^{14}C) nikotin tarkibida faqat ildiz tizimiga ega bo'lgan o'simliklarda topilgan.

Fotokimyoviy pigmentlarning sintezi ildiz tizimlarida sodir bo'ladigan reaksiyalar bilan ham bog'liq.

Ayrim o'simliklarning ildizida o'ziga xos moddalar sintezlanadi: kanakunjutda retsipin, lyupinda lyupanin, tamakida nikotin. 28-rasmda o'simliklar ildiz tizimining so'rish va sintezlash mahsulotlari hamda yerusti va ildiz tizimi assimilyatlarining aylanishi tasvirlangan.

ildizlari to'g'ridan-to'g'ri ildizda topilmaydigan aminokislota (prolin, g-aminobutirik kislota) rizosferaga ajratishi aniqlangan.

Ildiz ajratmalarini shartli ravshda ikki guruhga bo'lish mumkin:

— past molekulyar og'irlikdagi moddalar (ionlar, aminokislota, organik kislotalar, shakar va fenollar)

— yuqori molekulyar og'irlikdagi moddalar (polisaxaridlar va oqsillar).

Hammasi bo'lib ildiz ajratmalari tarkibida molekulasida uglerod mavjud bo'lgan 200 dan ortiq ildiz ajratmalari aniqlangan.

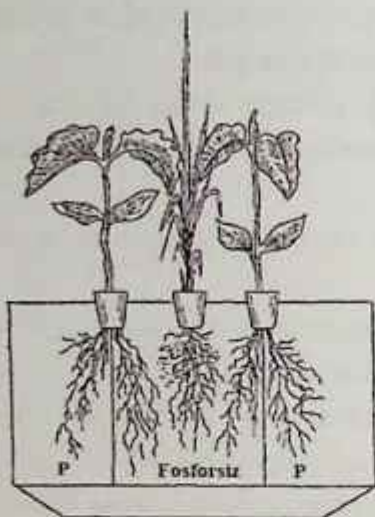
Ildiz ajratmalari tuproqni oziq elementlar bilan boyitish, qiyin eriydigan birikmalarni o'simliklar o'zlashtiradigan shaklga o'tkazish jarayonlarida, shuningdek, tuproq mikroorganizmlari hayotida muhim ahamiyatga ega.

Ildiz ajratmalari tarkibidagi organik kislotalar, fitosideroforlar, shakar, vitaminlar, aminokislota, purinlar, nukleozidlar, fermentlar noorganik ionlar (HCO_3^- , OH^- , H^+) hamda gazsimon molekulalar (CO_2 , H_2) tuproqdagi oziq moddalarni o'zlashtirilishiga bevosita yoki bilvosita ta'sir etadi.

O'simlik ildizlari rezosferaga olma, limon, oksalat kislotalarini ajratib, ildiz atrofidagi muhit(pH)ni pasaytiradi. Natijada, Ca, Fe, Al bilan bog'langan erimaydigan shakldagi fosforning eruvchanligi oshadi. Shuningdek, ayrim o'simliklar xelat hosil qiluvchi pitsid kislotasini chiqaradi bu ham temirni eruvchanligini oshiradi. Moyli raps, lyupin, no'xat kabi ekinlar organik kislotalarni ildizida to'playdi. O'simliklarda P tanqisligi yuqori bo'lganda ildizida organik kislota odatdagidan ko'p miqdorda sintezlanadi. Ayniqsa, ildizning bo'linuvchi va so'ruvchi zonalarida konsentratsiya yuqori bo'ladi.

D.N.Pryanishnikov tadqiqotlarida lyupin, xantal va no'xat ildizlari tomonidan ajralib chiqadigan kislotali moddalar qiyin eriydigan fosfatlarni eritishi va so'rilishiga yordam berishini aniqladi.

Ildiz ajratmalarini o'rganish uchun A.I.Ahromeyko izolyatsiyalangan qum kulturasida usulidan foydalangan (29-rasm). Lyupin, no'xat, vika, marjumak va xantalning ildiz tizimi fosfor kislotasini ishlab chiqarishga qodir ekanligi aniqlandi.



29-rasm. Izolyatsiya qilingan tajribalar uchun idishning tuzilishi.

Tajriba natijasiga ko'ra, dukkakli o'simliklar ildizlaridan idishning o'rta qismiga fosfor kislotasi ajraladi, undan suli o'simliklari foydalangan (29-rasm).

O'simliklarni ildizdan fosfor kislotasini ajratishiga ko'ra ikki guruhga bo'lish mumkin. Birinchi guruhga ildizlari normal o'sish sharoitida fosfor kislotasi va boshqa mineral moddalarni (don, ildiz ekinlari, ildiz, sabzavot va boshqalar) ajratmaydigan o'simliklar kiradi. Ikkinchi guruhga ildizlari fosfor kislotasi va boshqa mineral moddalar (dukkaklilar, moyli o'simliklar va boshqalar) ajraladigan o'simliklar kiradi.

Lyupin, xantal va raps ildizlari tomonidan fosfor kislotasining chiqishi o'simlik tomonidan so'rilgan barcha fosfor kislotasining 14-34% ni tashkil qiladi.

Ayrim olimlarning fikricha, fosfor kislotasining ildizlar orqali chiqishi o'simlikning normal fiziologik faolligi bo'lib, organizmdagi moddalar almashinuvi natijasida yuzaga keladigan plastik moddalar tuzilishidagi fizik-kimyoviy va biokimyoviy o'zgarishlardan kelib chiqadi.

U Gelriegel oziq aralashmasini uch qismga bo'lingan idishga qo'lladi. Bunda, fosforsiz oziq aralashma o'rta qismga va fosforli oziq aralashma esa ikki tashqi qismlarga (KH_2PO_4) qo'llanildi. Jo'xori ko'chatlari idishning o'rta qismiga va dukkakli ekin ko'chatlari esa idishning ikki tashqi qismlariga ekilgan, tashqi qismlariga ekilgan o'simliklarning ildiz tizimining bir qismi idishning o'rta qismiga joylashtirilgan.

Ildiz ajratmalari tarkibidagi fenol birikmalari ham tuproqdagi harkatchan fosfor miqdoriga ta'sir qiladi. Antibiotik xususiyatiga ega ildiz ajratmasi tarkibidagi ba'zi fenol birikmalar (izoflavonoidlar) nafaqat ildiz patogenlariga qarshi turishi balki, fosfor mobilizatsiyasida ishtirok etuvchi mikroblarni nobud qilishi mumkin.

Makkajo'xori, lyupin, pomidor kabi ekinlarining ildiz ajratmalari tarkibidagi organik kislotalar tuproqdagi nitrat va ammoniy miqdoriga ijobiy ta'sir qilgan, olma va limon kislota miqdorining ortishi bilan nitrat miqdori ortgan.

Ildiz ajratmalari tarkibidagi fitosideroforlar bilan Fe, Zn, Cu, Co va Mn kabi oziq moddalarning barqaror xelatlarini hosil bo'ladi. Provardida ularning harakatchanligi ortadi. Ayniqsa, bu holat neytral va ishqoriy tuproqlarda ko'proq seziladi. O'simliklarning fitosiderofor xelatli Fe ni o'zlashtirishi erkin Fe ga nisbatan 100 barobar, fitosiderofor xelatli Zn ni o'zlashtirilishi esa erkin Zn ga 5 dan 10 gacha barobar yuqori.

Ildiz rezosferasiga chiqarilgan organik kislotalar nafaqat makroelementlarni, balki, mikroelementlar eruvchanligini ham oshiradi. Makkajo'xori, javdar va bug'doyning ildiz ajratmasi tarkibidagi siklik gidroksamik kislota Fe^3 ionlari bilan kompleks hosil qiladigan manbadir. Bu siklik gidroksamik kislotalar Fe ni o'simlik tomonidan qabul qilishida muqobil mexanizm bo'lib rol o'ynashi mumkin.

Oziqlanishga ta'sir etuvchi tashqi omillarning me'yordan u yoki bu tomonga sezilarli og'ishi ildiz ajratmalar miqdorining ortishi va o'simliklar oziqlanishining yomonlashishiga sabab bo'lishi mumkin.

O'simlik ildiz ajratmalari hosil bo'lishida ham biroz assimilyatlar sarflaydi. Masalan, dukkakli ekinlar ildiz ajratmalaridagi organik moddalar tarkibida atigi 0,5-0,7% uglerod bo'lib, bu barglarda yutilgan uglerodning bir qismidir.

Ildizni ajratmalar chiqarish funksiyasi oziq moddalarini o'zlashtirishi bilan bevosita bog'liqdir. Masalan: lyupin o'simligining ildiz ajratmalari nordonligi tufayli, fosforning suvda qiyin eriydigan birikmalarini eritadi va o'zi o'zlashtira oladigan holatga keltiradi.

O'simlik ildiz ajratmalarining miqdori va tarkibiga, o'simliklarning nav va tur xususiyatlariga bog'liq. Dukkakli ekinlar ildiz ajratmalari, g'alla ekinlarinikiga nisbatan aminokislota bo'y bo'ladi.

Steril sharoitda ildizlar izolyatsiyalanganda ildiz ajratmalar to'planishi ildizlarni o'sishga to'sqinlik qilgan, ya'ni ildiz o'sishi susayadi. Bu ildiz ajratmalarining asosiy komponenti-aminokislota miqdorini o'simliklarga zararli ta'sir etadigan konsentratsiyadan oshganligi bilan izohlanadi.

Nazorat savollari.

1. Ildiz vazifalarini sanab bering.
2. Qanday ildiz tiplarini bilasiz?
3. Ildiz rivojlanishiga va faoliyatiga ta'sir etuvchi ommilarni aytib bering.
4. Xemotropizm nima?
5. Qanday organik moddalar ildizda sintezlanadi?
6. Qanday moddalar ildiz ajratmalari tarkibida uchraydi?
7. Ildiz ajratmasining vazifalarini aytib bering.

5-§. ILDIZDAN TASHQARI MINERAL OZIQLANISH.

Bargdan o'g'itlash (yoki bargdan oziqlantirish)- o'simlik bargi va poyasiga oziq moddalar eritmalari purkalsa, o'simlik ularni o'z tanasiga singdira oladi. Bu ekinlar oziqlanishini yaxshilashning hayotiy (biroz bahsli bo'lsa-da) vositasidir.

O'simlik barglari orqali suv va oziq moddalarini o'zlashtirish qobiliyati taxminan uch asr oldin olimlar tomonidan tan olingan.

Barglar orqali oziqlanish imkoniyati XIX-asr boshlarida ingliz kimyogari X.Davi tomonidan asos solingan va 1878-yilda fransuz kimyogari va o'simliklar fiziologi J.B.Bussingo tomonidan eksperimental tarzda tasdiqlangan. 1844-yilda o'simliklarning "xloroz kasalligi" ga qarshi vosita sifatida temirning sulfatli tuzlari qo'llanilgan.

Shundan so'ng, o'simlik barglari kutikulasining kimyoviy va fizik tabiati, barg hujayralari fiziologiyasi va tuzilishini o'rganish hamda tavsiflash, shuningdek, oziq moddalarni bargga kirib borishni potensial mexanizmlariga e'tibor qaratish bo'yicha tadqiqot ishlari olib borildi. XX-asrning birinchi yarmida dastlab lyuminescent, so'ngra radio-yorliqlash texnikasining paydo bo'lishi bilan oziq moddalarni bargga kutikular orqli kirib borishi va o'zlashtirilish mexanizmlarini o'rganishning aniqroq usullarini ishlab chiqish mumkin bo'ldi.

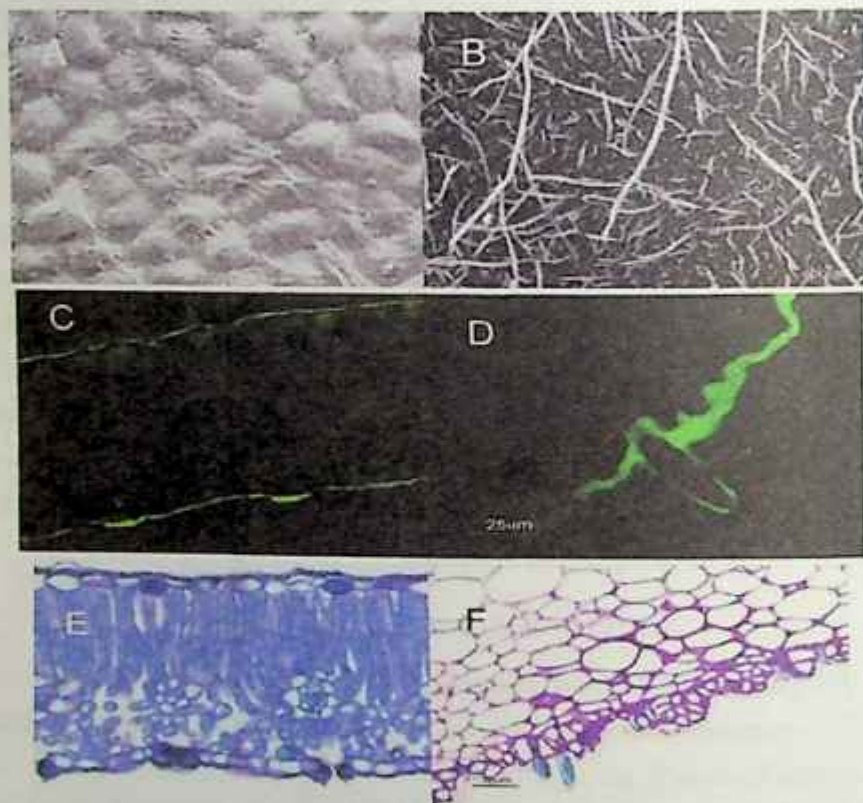
5.1.Barg tashqi qavatining tuzilishi.

Barglarga qo'llaniladigan oziq eritma o'simlikka so'rilgandan so'ng bargdagi metabolik faol hujayra bo'linmalariga yetkaziladi, keyin boshqa organlarga tashiladi, so'ngra o'simlik tomonidan foydalaniladi.

Bu jarayonlarni tushunish uchun bargning anatomik tuzilishini bilish zarur. Bargning anatomik tuzilishi darslikning "Havodan oziqlanish (fotosintez)" mavzusida bayon etilgan. Quyida esa mineral oziq moddalarni yutishilishida muhim ahamiyatga ega bo'lgan bargning qismlariga to'xtalamiz.

Bargning tashqi qavati o'simliklarni noqulay nurlanish, harorat, shamol, chang, yomg'ir, ifloslantiruvchi moddalar, antropogen kimyoviy moddalar, hasharotlar va patogenlar ta'siridan himoya qiladi.

O'simliklar bargining yuzasi odatda gidrofobik kutikula bilan qoplangan bo'lib, trixomalar yoki barg og'izchalari kabi o'zgargan epidermal hujayralarga ega. Barglar singari, mevalar ham kutikula bilan himoyalangan bo'lib epidermal tuzilmalar masalan, barg og'izchalari yoki trixomalar uchrab suv va oziq moddalarini so'rilishiga hissa qo'shadi. Bargining tashqi qavati kutikula qavatining mikroskopik tasviri 30-rasmda berilgan.

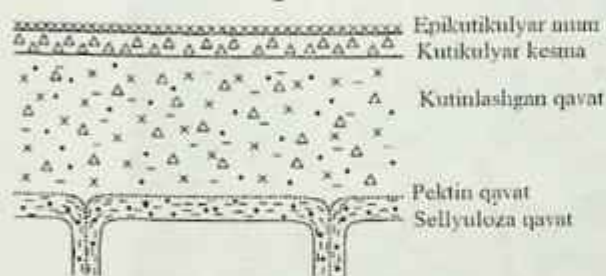


30-rasm. Shaftoli bargi va mevasining mikrografiysi. Bargning sirt topografiyasi (A) va meva (B) skanerli elektron mikroskopiya (x400). Shaftoli bargi va shaftoli mevasining ko'ndalang kesmasi auramin O bilan bo'yalagan tasviri (ultirabinafsha nurlarini kuzatish; C va D) va toluidin ko'ki bilan bo'yalgan tasviri (yorug'lik o'tkazuvchanligi; E va F). Fernandes, Lopez-Kasado E; E. Dominguez.

Shaftoli bargi va mevasining sirt topografiyasi va ko'ndalang kesmasi bo'yashdan keyin skanerli elektron mikroskopda ko'rinishi

30-rasmda ko'rsatilgan. Shaftoli mevasi va bargning kesmasi auramin O bilan bo'yalgandan so'ng ultrabinafsha nurlari ostida kuzatilganda kutikula qavatini yashil-sariq fluoressensda ifodalangan (30-rasm. C va D). Bargning old va orqa tomoni hamda shaftoli mevasining yuzasi kutikula va trixomalar bilan qoplangan. Shaftoli bargi orqa tomonining 1 mm² yuzasida 220 ga yaqin barg og'izchalari (30-rasm. A) va shaftoli mevasi yuzasida faqat trixomalar (30-rasm. B) uchraydi. Old va orqa barg kutikulasi orasida mezofill hujayralari uchraydi. Yuqorida ustunsimon va uning ostida esa bulutsimon hujayralar (30-rasm. E) joylashgan. Meva yuzasida kutikula, bir hujayrali trixomalar va epidermis ular ostida tartibsiz parenxima hujayralari joylashgan (30-rasm. F).

Kutikula va ularning maxsus epidermis tuzilmalari. Tashqi epidermis devorining tuzilishi 31-rasmda sxematik tarzda keltirilgan.



31-rasm. Barg hujayralari tipik tashqi epidermis devori qatlamlarining sxematik chizmasi.

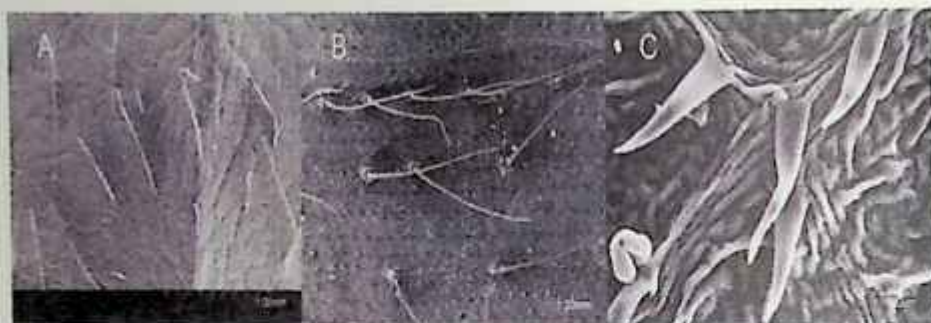
Bu yerda: x-mum; Δ-kutin; •-pektin; -sellyuloza. Lyshede (1982)

O'simlikning tashqi tomoni kutikula va epikutikula qatlami bilan qoplangan bo'lib, kutikula asosini mumlar tashkil qiladi. Bu mumlar epidermis hujayralari tomonidan chiqariladigan va polimer spirtlar va yog' kislotalari, ketonlar va efirlardan iborat.

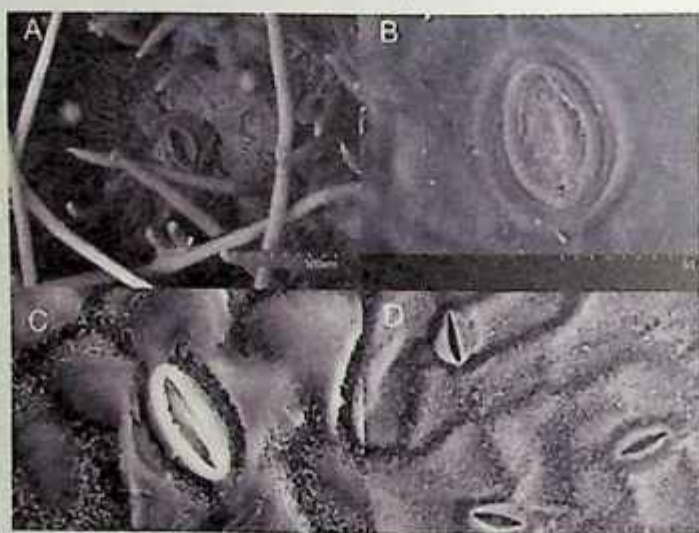
Kutinlashgan qatlam odatda epidermis devorining eng qalin qismi bo'lib kutin, mum pektin va sellulyozadan iborat.

Kutikula va kutinlashgan qatlamning asosiy vazifa bargni transpiratsiya orqali ortiqcha suv yo'qotilishi, yog'ingarchilikda bargdagi noorganik va organik moddalarning haddan tashqari yuvilishidan himoya qilishdir.

Bargning tashqi qavatida epidermal tuzilmalardan trixomalar (32-rasm) uchraydi. Trixomalar o'simlikning barcha qismlarida o'sishi mumkin. Trixomalar "bezli" yoki "bezsiz" bo'lishi bilan tasniflanadi.



32-rasm. Bargning old (adaksial) yuzasi: (A) soya, (B) makkajo'xori, va (C) olcha bargi. V.Fernandes (2010).



33-rasm. Barg yuzasidagi barg og'izchalarning skanerlash elektron mikrografigi. A) shaftoli mevasi B) olcha mevasi C) atirgul va D) brokkoli karamining ort (abaksiyal) barg yuzasi. Fernandes (2010).

Barg og'izchalari o'zgargan epidermal hujayralar bo'lib, barglarning gaz almashinuvi va transpiratsiyani nazorat qiladi (33-rasm). Ular odatda bargning orqa tomonida, ba'zi o'simlik turlarida esa bargning old tomonida uchraydi. Barg og'izchalari shaftoli, olxo'ri, gilos kabi ko'plab mevalarning epidermisida ham uchraydi. Barg og'izchalarining soni, morfologiyasi, o'simlik turlari va organlariga ko'ra farq qiladi. Ularning soni fotosintezning CAM yo'lli bilan boradigan o'simlik turlarida har bir mm^2 barg yuzasida taxminan 20 tagacha, ko'p yillik

o'simliklarda 100-200 tagacha va ba'zi daraxt turlari(chinor)da 800 undan ko'p bo'ladi. Barg og'izchalari soniga oziq moddalar yetishmasligi, yorug'lik intensivligi kabi omillar ta'sir qiladi.

O'simlik barg og'izchalari orqali nafaqat atmosfera bilan (CO_2 , O_2) gazlar almashinadi. Balki gaz holidagi mineral ozuqalar (masalan, SO_2 , NH_3 va NO_2) ham barglarga asosan barg og'izchalari orqali kirishi va o'simliklar metabolizmida qatnashishi mumkin. So'nggi yillarda bu gazlarning barglar orqali o'zlashtirilishi olimlarda katta qiziqish uyg'otdi, chunki bu gazlar havo ifloslanishining asosiy komponentlari bo'lib, ularni o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi atmosfera havosini tozalashda muhim ahamiyatga ega.

Qishloq xo'jaligi hududlarida chorva mollari chiqindisi NH_3 gazining asosiy manbasidir. Bu gazni o'simliklar osonlik bilan qabul qiladi. NH_3 konsentratsiyasining ortishi o'simliklarning o'sib-rivojlanishini yaxshilaydi va tarkibidagi N konsentratsiyasini oshiradi (22-jadval).

22-jadval.

N bilan kam ta'minlangan tuproqlarda, atmosfera havosining turli NH_3 konsentratsiyalarida 33 kun davomida o'stirilgan raygras o'simligining tarkibi va NH_3 ni o'zlashtirishi.

NH_3 konsentratsiyasi, $\mu\text{g}/\text{m}^3$	Bir tup o'simlik poyasining quruq massasi, gr	Poya quruq massasidagi N miqdori, %	Bir tup o'simlikning NH_3 shaklidagi N ni o'zlashtirishi, mg
14	6.4	0.89	8
123	7.8	1.14	42
297	9.0	1.47	121
498	10.2	1.92	230
709	10.7	2.80	341

Recalculated

5.2. Gazlarning so'rilishi.

Atmosferadagi azot (IV) oksidining (NO_2) barg og'izchalari orqali o'zlashtirilishi o'simliklarning N bilan oziqlanishga sezilarli hissa qo'shishi mumkin.

S (IV) oksidi (SO_2) ham barg og'izchalar orqali osongina so'riladi. Barglarda S to'planishi atmosferadagi SO_2 konsentratsiyasining ortishi bilan chiziqli ravishda oshadi. Ammo yuqori konsentratsiya ($50 \text{ mg SO}_2 \text{ m}^{-3}$) fotosintez samaradorligini pasayishiga olib keladi. S yetishmaydigan tuproqlar sharoitida suli va raps o'simliklari o'zlashtirigan S ning deyarli yarmi atmosferadagi SO_2 hissasiga to'g'ri kelishi aniqlangan.

Vodorod sulfid (H_2S) ham barglar og'izchalari tomonidan o'zlashtirilishi mumkin. Ammo vodorod sulfidga sezgir o'simliklar uchun u zaharli hisoblanadi. Masalan, $0,7 \text{ mg/m}^3$ dan past konsentratsiyada ismaloq zaharlanishi aniqlangan.

5.3. Bargda oziq moddalarning so'rilish mexanizmi.

O'simlikka qo'llaniladigan minerallarning barglarda so'rilishi asosan kutikula yoriqlari, barg og'izchalari, suvli teshiklar va ektodesmatal teshiklar orqali amalga oshadi (32-rasm). Biroq so'rilishning qaysi yo'li boshqalarga qaraganda samaraliroq ekanligi hali ham yaxshi o'rganilmagan. Quyida minerallarning bargga so'rilishining asosiy mexanizm(lari) muhokama qilinadi.

Barg og'izchalari va suvli teshiklar orqali so'rilish. Minerallar barg og'izchalari orqali bargning ichki tomoniga elektrokimyoviy gradiyent bo'yicha kirib boradi. Bunga passiv diffuziya javobgardir. Fluorensensiya usuli orqali moddalarni diffuziya yo'li bilan barg og'izchalari orqali o'zlashtirishi tasdiqlandi.

Shuningdek, bargda "suvli teshiklar" mavjud bo'lib, ular gidrofil tabiatga ega va asosan bargning ichki qismiga suv kirishida ishtirok etadi. Bu ikkala teshikning o'rtacha radiusi $0,45 \text{ nm}$ dan $1,18 \text{ nm}$ oralig'ida. Bu diapazondagi radiusga ega bo'lgan minerallar masalan $0,126 \text{ nm}$ bo'lgan Fe ioni ikkala teshikdan ham osongina o'tishi mumkin.

Barg og'izchalarining morfologiyasi va zichligi minerallarning yutilish samaradorligiga ta'sir qiladi. Bu ko'rsatkichlar ekin turlari orasida farqlanadi. Masalan barg og'izchalari zichligi sholida past, bug'doyda eng yuqori, makkajo'xorida esa o'rtacha. Shunga ko'ra, bug'doy bargi minerallarni yuqori o'zlashtirish samaradorligiga ega. Shuningdek, bargning orqa tomonida barg og'izchalari soni ko'p

bo'lganligi sababli, old yuzasi bilan solishtirganda minerallarni so'rishi yuqori.

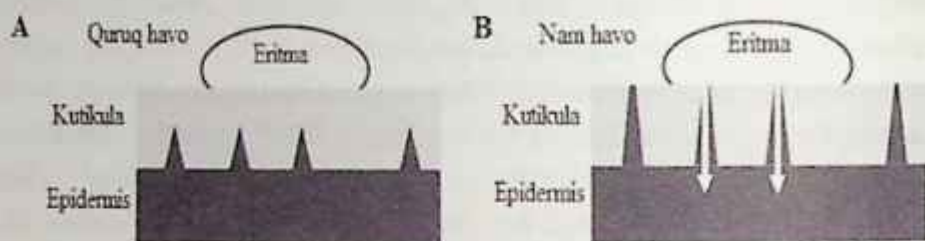
Oziq moddalarni barg og'izchalari orqali so'rilishi kationlarning kimyoviy xossalariga ham bog'liq. Masalan, yuqori valentli kationlarining hujayralarga kirish qobiliyati past bo'ladi va bir xil valentli kationlarining diametri oshishi bilan so'rilish kamayadi. Shunga ko'ra, barg epidermisi tomonidan kationlarning so'rilishi quyidagicha ketma ketlikda kamayib boradi: $\text{NH}_4^+ > \text{K}^+ > \text{Na}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+}$. Barg og'izchalari va suvli teshiklar orqali so'rilgan oziq moddalar ksilema yoki floemaga apoplast yoki simplast yo'llar bilan yetib boradi.

Kutikulyar va ektodesmatal so'rilish yo'llari. Kutikulyar membrana barg yuzasidagi eng tashqi himoya qatlami hisoblanadi. Bargning yuqori tomonidagi kutikula qavati pastki tomoniga nisbatan qalinroq va kam g'ovaklidir. Shuning uchun bunday qalin va gidrofobik kutikula qavati minerallarni erkin kirib borishini cheklaydi. Biroq, suv va unda erigan moddalarning katta qismi kutikula yoriqlari orqali o'tadi. So'nggi o'n yilliklarda kutikula orqali mineralalar kirib borishining asosiy mexanizmini o'rganish uchun bir nechta tadqiqot ishlari olib borildi. Tadqiqotlarga ko'ra, kutikuladagi karboksil guruhlar va pektin qatlami manfiy zaryadlangan galakturon kislotalarning ionlanishi, manfiy zaryad hosil qilib anionlarga nisbatan kationlarni bargning ichki qismiga kirishiga yordam berishi aniqlangan. Shuning uchun qutbli eritmalarining kutikulalar orqali oson kirib boradi.

Barg og'izchalari singari, kutikulyar so'rilish samaradorligi ma'lum atrof-muhit omillari va fiziologik sharoitlar bilan tartibga solinishi mumkin. Yuqori nisbiy namlikda kutikuladan minerallarni o'tishi tezlashadi (34-rasm). Ionlar passiv jarayon bilan kutikula teshiklari va yoriqlari orqali kirib boradi. Bundan tashqari, barg kutikulalari odatda past valentlikka nisbatan yuqori valentli kationlar kirishini ingibitorlaydi.

Kutikuladagi bu teshiklarning aksariyati diametri 1 nm dan kichik, zichligi esa taxminan sm^2 yuzada 10^{10} donani tashkil etadi. Bu teshiklar orqali karbamid (radiusi 0,44 nm) kabilar oson so'riladi, lekin sintetik xelatlar (masalan, Fe EDTA) kattaroq molekulalarga ega bo'lganligi uchun so'rilmaydi.

Shuningdek, suv va unda erigan moddalar gidrofıl mikrokanallar (ektodesma) orqali ham soʻriladi. Epidermis hujayralarining tashqi devorlarida ektodesma deb ataladigan plazmodesma tekshirish mavjud.



34-rasm. Qutbli eritmalar “kutikula teshikchalari” orqali soʻrlishiga havo nisbiy namligining taʼsiri boʻyicha sxematik chizma. *Quruq havoda (A) suv asosan pastki kutikulyar qatlam orqali soʻriladi. Holbuki, eng tashqi qatlamda kutikulada suvning soʻrilishi past. Nam havoda (B) kutikulada suvning soʻrilishi ortadi. Bunda, suv kutikulani kesib oʻtishi natijasida kutikula teshikchalari paydo boʻladi. Natijada, kutikula orqali qutbli eritmalarining kirib borishiga imkon beradi.*

5.4.Oziq moddalarning soʻrilishiga taʼsir etuvchi omillar.

Barglarga qoʻllaniladigan minerallarning samaradorligi bir qator omillarga masalan, (1) oʻgʻit turi, erigan moddalarning konsentratsiyasi, eritmaning EC va pH iga, (2) molekulyar ogʻirligi, suyuqlanish nuqtasi, eruvchanlik va elektr zaryadi va (3) oʻsimlik turlari, navi, barg fenologiyasi, sirt maydoni va yoshiga bogʻliq.

Oʻgʻit turi. Barglar tomonidan oziq moddalarni soʻrilishiga oʻgʻit turi taʼsir qiladi. Chunki, oʻgʻitning kimyoviy tarkibi, fizik-kimyoviy xususiyatlari, molekulyar ogʻirligi, eruvchanlik, uchuvchanlik, gigroskopikligi va suyuqlanish nuqtasi turli xil.

Karbamid azotli oʻgʻitlar ichida oʻsimliklar tomonidan tez va samarali assimilyatsiya qilinadi. Shuning uchun qishloq xoʻjaligida ildizdan tashqari oziqlantirishda koʻp ishlatiladi. Javdarda N ni yutilish tezligi nitrat va ammoniyga nisbatan karbamid qoʻllanilganda yuqori

bo'lgan. Bu hodisa kutikulyar membrana noorganik ionlarga qaraganda karbamidni 10-20 marta ko'proq o'tkazishi bilan bog'liq. Shuningdek, bu karbamid molekulasining kichik zaryadsiz tabiatining natijasidir. Ammoniy ionlarining barglarga singish tezligi nitrat ionlaridan tezroq, chunki manfiy zaryadlangan kationlarning kutikulyar teshiklari bo'ylab o'tishi yaxshi kechadi.

Ko'pchilik o'simlik turlarida bargga qo'llaniladigan magniy xlorid va nitrat tezlik bilan so'riladi. Olma bargiga Mg ni nitrat, xlorid, atsetat va sulfat tuzlari bir xil konsentratsiyada qo'llanilganda, barg tarkibidagi Mg mos ravishda 71, 66, 32 va 8 foizga oshgan. Olma barglariga $MgCl_2$ qo'llanilganda magniyni 90% i hatto 30% nisbiy namlikda ham so'rilgan. Holbuki $MgSO_4$ so'rilishi uchun 80% nisbiy namlik kerak bo'ladi.

Olma barglarida Zn birikmalari bir xil konsentratsiyada qo'llanilganda barglardagi Zn konsentratsiyasi quyidagi tartibda ortib boradi: Zn fosfat < Zn oksidi = Zn oksisulfat < xelatlangan organik kompleksli Zn < Zn nitrat.

Ildizdan tashqari oziqlantirishda Fe li o'g'itlarning yuqori va samarali manbalarini aniqlash muhim ahamiyatga ega. Fe xelatleri noorganik Fe tuzlariga nisbatan tez so'riladi. Bir qancha o'simliklarda turli temirli o'g'itlar turlicha samara bergan. Jumladan, yong'oqda Fe (II) sulfat Fe (III)-EDTA va Fe (III)-sitrat, kivida esa Fe (III)-DTPA, Fe (II) sulfat samarali hisoblanadi.

Eritma konsentratsiyasi. Ko'pchilik olimlarning fikriga ko'ra, bargga qo'llanilgan moddalar so'rilishi diffuziya oqimi bo'yicha boradi. Bu jarayonni purkaladigan oziq modda konsentratsiyasi har doim barg ichidagi konsentratsiyadan sezilarli darajada yuqori bo'lishi bilan izohlash mumkin. Ammo, me'yoridan yuqori konsentratsiya o'simlik to'qimalarini shikastlaydi. Eritmaning optimal konsentratsiyasi oziq modda turi, (masalan, makro yoki mikro) o'simlik turi, yoshi va oziqlanish holati hamda ob-havo sharoiti kabi omillarga qarab tanlanishi kerak. 23-24-jadvalda qishloq xo'jaligi ekinlarini ildizdan tashqari oziqlantirish uchun optimal oziq modda konsentratsiyasi berilgan.

Ekinlarda oziq elementlar yetishmasligi bilan bog'liq keng tarqalgan o'zgarishlar yetishmayotgan oziq moddalarni quyidagi konsentratsiyasi bilan bargga ishlov berilganda tuzatilgan.

Ekinlarda yetishmayotgan oziq modda	O'g'it turi	Barglarga purkash tavsiya etiladigan me'yor, *Lbs/100 *gallon (24-jadval)da berilgan
N	Karbamid sifatida azot	
P		
Shakarqamish	Ortofosfat kislotasi	2-3
Shakarqamish	Ammoniy digidrofosfat	3-15
	Kaliy digidrofosfat	3-15
K	Kaliy sulfat	5-10
Sitrus ekinlar	Kaliy nitrat	25-100
Ca		
Pomidor	Kalsiy nitrat	10-20
Selderey	Kalsiy nitrat	5-10
Mg		
Selderey, pomidor	Magniy sulfat	10-20
Apelsin, olma	Magniy nitrat	10-20
Fe		
Ananas, jo'xori	Temir sulfat	10-15
Mn		
dukkaklilar, soya, selderey, pomidor, sitrus va boshqalar	Marganes sulfat	5-10
Zn		
Makkajo'xori, pomidor, loviya shaftoli, nok, o'rik, uzum	Rux sulfat	1-2
	Rux sulfat (hosil yig'ilgandan keyin)	1-2
Cu		
ekinlar va mevali daraxtlar	Bordo aralashmasi Mis sulfat	1-3
B		
Beda, lavlagi, mevali daraxtlar	Eruvchan boratlar	0.5-2
Mo	Natriy molibdat	
Sitrus ekinlar va gulkaram	Ammoniy molibdat	2-4

*Lbs-Funt yoki funt-massa bu Buyuk Britaniya va AQShning odatiy massa o'lchov birligi. 1 Lbs=0,453 kg

*Gallon – Buyuk Britaniya va AQShning odatiy hajm o'lchov birligi. 1 gallon = 3,78 l.

Steve va boshqalar (1994).

Turli konsentratsiyadagi karbamid eritmasiga o'simlik barglarining tolerantligi. 100 gallon/funt.

Ekinlar	Tolerantlikni yuzaga keltiruvchi miqdor	Ekinlar	Tolerantlikni yuzaga keltiruvchi miqdor
Bodring	3-5	Ananas	20-50
Loviya	4-6	Kakao	5-10
Pomidor	4-6	Shakarqamish	10-20
Qalampir	4-6	Banan	5-10
Shirin jo'xori	4-6	Paxta	20-50
Aysberg karami	6-12	Tamaki	3-10
Karam	20	Sitrus ekinlar	5-10
Sabzi	20	Uzum	4-6
Selderey	20	Malina	4-6
Piyoz	20	Olma	4-6
Kartoshka	20	Yertut	4-6
Shakar lavlagi	20	Olxo'ri	5-15
Makkajo'xori	5-20	O'rik	5-20
Bug'doy, suli	20-80	Gilos	5-20

Steve va boshqalar (1994).

Eritma muhiti (pH). Eritma muhiti oziq moddalarning so'rilishiga sezilarli ta'sir qiladi. Bu kutikulaning polielektrolit bo'lganligi bilan izohlanadi.

Olma barglarida karbamidning yuqori so'rilishi eritma (muhiti) pH 5,4 dan 6,6 gacha bo'lganda, sitrus ekinlarida esa pH 5,5 dan 6,0 gacha bo'lganda qayt etilgan. Fe birikmalari pH 5 atrofida, Ca pH 3,3 dan 5,2 gacha bo'lganda olma barglari tomonidan maksimal o'zlashtirilgan. Biroq, CaCl_2 eritmasi tarkibidagi Ca gilos tomonidan pH 7 bo'lganda yaxshi yutilgan. Xrizantema barglari tomonidan maksimal P so'rilishiga Na-fosfatda pH 3 dan 6 gacha, K-fosfatda esa pH 7 dan 10 gacha bo'lganda erishilgan.

Tuz turi eritma (muhiti) pH ni keskin o'zgartiradi. Masalan, Fe (III) tuzlarining aksariyati juda kislotali, 1% CaCl_2 yoki 8% K_2SO_4 eritmalarining pH qiymati 9 dan yuqori.

O'g'itlarning tuz indeksi. O'g'itlarning barglarga toksiklik ta'siri ularning tuz indeksiga ham bog'liq. O'g'itlarning tuz indeksi 25-jadvalda berilgan. Tuz indeksi bu-o'g'it erishi natijasida hosil bo'lgan osmotik

bosimni natriy nitrat (NaNO_3) bosimi bilan taqqoslaydigan nisbatdir. Natriy nitratning nisbiy qiymati 100 ga teng.

25-jadval.

Ba'zi o'g'itlarining tuz indeksi.

O'g'itlar	Tuz indeksi
Azotli	
Ammiak suvi 82% N	47.1
Ammoniy nitrat 34% N	104.0
Ammoniy sulfat 21 % N, 24 % S	88.3
Karbamid 46% N	74.4
Kalsiy nitrat 15.5 N%	65.0
Natriy nitrat 16.5 %	100.0
Fosforli	
Superfosfat 20% P_2O_5	7.8
Ammofos 11 % N, 52 % P_2O_5	26.7
Diammofos 18% N, 46% P_2O_5	29.2
Ammoniy polifosfat 10% N, 34% P_2O_5	
Ortofosfat kislotasi 54% P_2O_5	20.0
Ortofosfat kislotasi 72% P_2O_5	
Kaliyli	
Kaliy xlorid 60% K_2O	116.2
Kaliy nitrat 13% N, 44% K_2O	69.5
Kaliy sulfat 50% K_2O , 18% S	42.6
Kaliy magnezিয়া 22% K_2O , 11% Mg, 22% S	43.4
Kaliy fosfat 52.2% P_2O_5 , 34.6% K_2O	8.4
Oltingugurtli	
Gips 23% Ca, 17% S	8.1
Magniy sulfat 10% Mg, 14% S	44.0

<https://www.heritagefs.com>

Tuz indeksi - o'g'it eritmaning osmotik bosimini qanchalik oshirishini o'lchash usulidir. Bu bosim qanchalik baland bo'lsa, o'simlik ildizlari, bargi yoki urug'lari tomonidan suvni shimish shunchalik qiyin bo'ladi.

Tuz indeksi yuqori bo'lgan o'g'itlar bargni "kuydirish" mumkin. Bu holatda barglarining sarg'ayishi, jigarrang tusga kirishi kuzatiladi. Yuqori tuz indeksli o'g'itlar yuqori konsentratsiyada qo'llanilganda namlik hujayra ichidan tashqi muhitga chiqadi, to'qimalar turgorligini yo'qotadi

natijada zararlangan to'qimalar nobud bo'ladi va o'simlik o'sishdan to'xtaydi.

Eruvchanlik. Oziq moddalar erigan shaklda so'riladi. Ildizdan tashqari oziqlantirishda oziq moddalarning tuzlari, xelatlar va kompleks birikmalarini eruvchanligi haroratga bog'liq. Ma'lum haroratda turli o'g'itlar turlicha miqdorda erishi mumkin (26-jadval).

26-jadval.

Mineral o'g'itlarning eruvchanligi.

O'g'it turi	Eruvchanlik, gr/l (20°C)	O'g'it turi	Eruvchanlik, gr/l (20°C)
Ammoniyli selitra	1920	Monakaliyfosfat	230
Kalsiyli selitra	1220	Ammoniy sulfat	750
Magniyli selitra	2250	Magniy sulfat	710
Kaliyli selitra	320	Kaliy sulfat	110
Ammofos	380	Kaliy xlorid	330
Mochevina	1030		

Barg yoshi. Tajribalarda oziqlanish samaradorligi o'simliklar va barglarning yoshiga bog'liqligi aniqlangan. Barglarda minerallarni o'zlashtirish tezligi ular qarigan sayin kamayib boradi. Masalan, ^{15}N izotopini saqlagan karbamid va KNO_3 eritmaları qo'llanilganda greyfurtning ikki oylik barglari olti oylik barglariga qaraganda 6 barobar ko'p ozuqani o'zlashtirgan. Yosh olma barglari qarilariga qaraganda P ni ko'proq yutishi, yosh pista, yong'oq barglari qari barglarga qaraganda 55 va 25% ko'proq Zn ni o'zlashtirishi hamda zaytun va olxo'rining yosh barglari yetuk barglariga qaraganda K ni ko'proq o'zlashtirishi isbotlangan. Bunda kutikula va epikutikulyar muamlarning yalpi miqdori o'simlik yoshiga bog'liq bo'lib, qarigan sayin bu ko'rsatkich oshib boradi. Oziq moddalar yupqa kutikula qavatidan ko'p, qalin kutikula qavatidan esa kam so'riladi.

Bargning orqa yuzasi old yuzasiga qaraganda mineral oziq moddalarni tezroq o'zlashtiriladi. Bunga sabab, orqa yuzada yupqa kutikulyar qavat mavjudligi va barg og'izchalari son ko'pligidir.

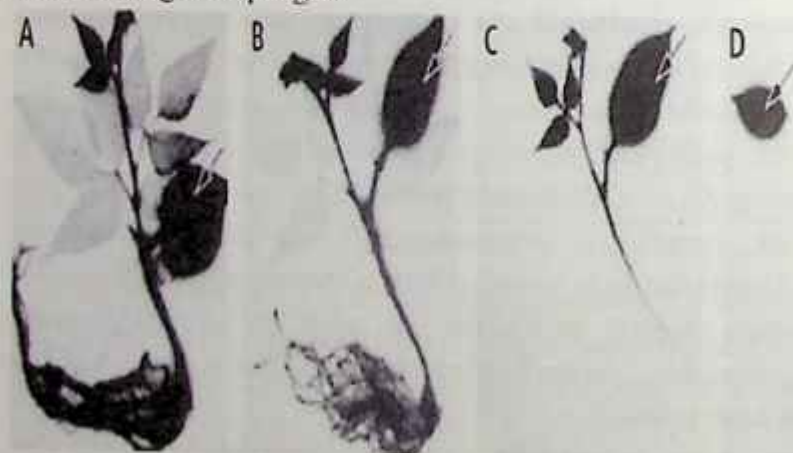
Ca bargning orqa yuzasi orqali ancha yuqori so'riladi. Karbamid esa bargning orqa yuzasida dastlabki 24 soat ichida so'rilishi tez bo'lib, keyin

pasayadi. Shuningdek, bargning old yoki orqa yuzasidan mineralalarni o'zlashtirish tezligi ekin turiga bog'liqligi isbotlangan.

Iyun-iyul oylarida bodom va zaytunga qo'llanilgan karbamid eritmasi aprelda qo'llanilganga qaraganda ko'proq samara bergan, bu barg yuzasi kattaligi bilan izohlanadi.

Qo'llaniladigan oziq moddalarining o'zlashtirilishi kabi o'simlikda taqsimlanishi ham bargning yoshiga bog'liq. Yosh barglarga so'rilgan azotni oqsilga ko'proq singishi tufayli, o'simlikda harakatlanishi kamayadi. Qari barglarda esa oqsil sintezi pasayishi natijasida azotning boshqa qismlarga harakatlanishi ortadi. Shuningdek, P elementi ham yosh barglarda harakatsiz, qari barglarda esa harakatchan bo'ladi.

Turli yoshdagi loviya barglariga radioaktiv ^{32}P bilan ishlov berib 48 soatdan keyin o'simliklarni rentgen plyonkalariga joylashtirilganda P ni harakatlanishi turlicha bo'lgan (35-rasm). ^{32}P yetuk barglarga qo'llanilganda (A va B) P yosh rivojlanayotgan barg va ildizlarga tez tashilgan. Yoshroq barglarga qo'llangan (C), P ning harakatlanishi sekin bo'lsada, poya bo'ylab yosh barglarga tomon tashiladi, ammo ildizga tashilmaydi. Juda yosh barglar P bilan ishlov berilganda (D) P ning barchasi bargda saqlangan.



35-rasm. ^{32}P bargga qo'llanilgandan so'ng 24 soat o'tgach o'simlikda nishonlangan P ning tarqalishi. *Fernandez (2013)*.

O'simlik turlari va navlari. Bargda oziq moddalarning so'rilish intensivligi o'simlik turiga ham bog'liq. Zaytun va bodom o'simliklarida

karbamidni barglar tomonidan soʻrilishi oʻrganilgan. Oʻrtnish natijalariga koʻra zaytunda barg maydoni birligida bodomga qaraganda 15 marta koʻproq karbamid soʻrilgan. Zn pistaga qaraganda yongʻoqda kam soʻrilgan. Ushbu past samaradorlik yongʻoqdagi yuqori gidrofobik kutikulyar mum qatlami bilan bogʻliq boʻlib, u Zn ning kirib borishini cheklaydi.

Oziq moddalarni soʻrilishi ekin navlariga ham bogʻliq boʻlib, shaftoli, olxoʻri, olma va sitrus ekin navlarida oziq moddalar jumladan N soʻrilishi turlicha boʻladi. Shuningdek, olmaning "Cox's Orange Pippin" navi "Jeyms Grieve" naviga qaraganda Ca ni besh marta koʻp oʻzlashtirgan.

Yorugʻlik. Oziq moddalarni barg orqali soʻrilishiga yorugʻlik toʻgʻridan-toʻgʻri taʻsir etmasada ammo bilvosita taʻsir qiladi. Yorugʻlik, shu jumladan fotosintetik faol nurlanish bargda sintezlanadigan mumlarning miqdori va tarkibiga taʻsir qiladi. Har xil oʻsimlik turlari past yorugʻlik intensivligiga nisbatan baland yorugʻlik intensivligida oʻstirilganda kutikulaning qalinligi va miqdori yuqori ekanligi aniqlangan. Masalan, olma ochiq havoda oʻstirilganda issiqxonada oʻstirilganga nisbatan uch barobar koʻp kutikula mumlarini sintezlagan. Kutikula mumlarining qalinlashishi oziq moddalarni kutikula orqali soʻrilishini qiyinlashtiradi.

Koʻpgina tadqiqotchilar oziq moddalarining soʻrilishida yorugʻlikni qisqa muddatli stimulyatorli taʻsirini ham koʻrsatadilar. Masalan, olma va loviya karbamid va PO_4^{3-} ni oʻzlashtirish qobiliyati va yorugʻlik intensivligi oʻrtasida bogʻliqlik aniqlangan. Shuningdek, K yorugʻlikda makkajoʻxori bargiga koʻproq soʻrilishi aniqlangan.

Bir qancha tadqiqotchilar Fe^{3+} xelatlarining ultrabinafsha nurlanishiga chidamli ekanligini isbotladilar va natijada xelatlarining bargga kirib borishi tunda sodir boʻlishi toʻgʻrisida xulosaga keldi. Shuning uchun Fe ni asosan barglarda kech tushdan keyin qoʻllash tavsiya etiladi. Biroq, tunda barg ogʻizchalarining yopilishi tufayli koʻpchilik oziq moddalar soʻrilish tezligi cheklanishi mumkin.

Harorat. Harorat eritmaning qurish tezligiga taʻsiri orqali oziq moddalar soʻrilishiga taʻsir qilishi mumkin. Yuqori harorat suspenziya

tomchilarini quritadi va soʻrilishini kamaytiradi. Biroq doimiy yuqori havo harorati sharoitida mum komponentlarining barg yuzasi qoplamasi kamayadi, bu esa oziq moddalarining soʻrilishini oshirishga imkon beradi. Oziq moddalarning soʻrilishiga haroratning u yoki bu darajadagi taʼsiri oʻsimlik turiga va qoʻllaniladigan mineral elementlarga bogʻliq. Pistaga eritma qoʻllanilgandan keyin 24 soat davomida harorat 8 dan 31°C gacha koʻtarilganda Zn ning soʻrilishi 9 dan 14% gacha koʻtarildi. Xuddi shu harorat oraligʻida yongʻoqda Zn soʻrilishi faqat 4% dan 6% gacha oshdi. Greyfrutda eritma qoʻllanilgandan keyin 4-6 soat ichida karbamid soʻrilishi haroratning 19 dan 28°C gacha koʻtarilishi bilan ortdi. Ammo Schoʻnherr tadqiqotlarida, harorat 15 dan 30°C gacha koʻtarilganda Ca va K ning soʻrilishi va 15 dan 35°C gacha harorat koʻtarilganda xelatlangan Fe^{3+} ning kirib borish tezligi oʻzgarmagan.

Umuman olganda oziq moddalarni bargga qoʻllash uchun optimal havo harorati 12-20°C, minimal harorat 4°C, maksimal harorat esa 25°C hisoblanadi. Optimaldan past harorat oziq modda soʻrilishini sekinlashtiradi. 25°C dan yuqori haroratda eritma suvining tez bugʻlanishi tufayli oʻsimlik toʻqimalariga zarar yetkazish xavfi ortadi.

Namlik. Yorugʻlik va harorat kabi, namlik ham soʻrilish tezligiga taʼsir qiladi. Namlikning oziq moddalarining soʻrilishiga taʼsiri birinchi navbatda suspenziya tomchilarining havo orqali qurish tezligiga bogʻliq. Yuqori nisbiy namlik soʻrilishni ragʻbatlantiradi, chunki u eritmaning tez qurishi va kristallanishini susaytiradi. Bundan tashqari, havoning yuqori namligi kutikulyar membrananing shishishiga olib keladi. Natijada gidrofil birikmalarning yutilishi ortadi. Shuning uchun namlik oziq moddalarni soʻrilish tezligiga ikkita mexanizm bilan taʼsir qiladi; a) kutikulaning shishishi; b) tuzning gidratlanishi va havodagi namlik taʼsirida tuzning erish qiymati-eruvchanlik nuqtasi kabilardir.

Namlik tuzlarning eruvchanlik nuqtasidan yuqori boʻlganda kutikuladagi tuz qoldigʻi eriydi va soʻriladi, aksincha boʻlganda esa soʻrilish toʻxtaydi. Namlik miqdorining tuzlar eruvchanlik nuqtasidan ortishi va soʻrilish oʻrtasida chiziqli oʻsish mavjud. Bu munosabatlar mineral tuz tabiati va turlarga bogʻliq.

Ammo bir qancha olimlarning tadqiqotlarida olma o'simligida Ca ning so'rilishi havo namligining pasayishi bilan ortib borishi aniqlangan. Ushbu hodisa Ca konsentratsiyasi ortishi natijasida diffuziya uchun konsentratsiya gradiyenti o'sishi bilan izohlanadi.

Barglarga ozuqaviy moddalarini purkash uchun optimal namlik haavoning nisbiy namligi 70 % ni tashkil etganda erishiladi. Bunday namlik erta tongda yoki tushdan keyin kuzatilishi mumkin. Ammo daladagi atmosfera hovosining nisbiy namligiga ta'sir etuvchi omillar ko'p.

Barglarga ozuqaviy moddalarini purkashda tuzlarning eruvchanlik nuqtasini hisobga olish zarur. Eruvchanlik nuqtasi bu quruq gigrosikopik matireal (masalan, o'g'it) erishi uchun yetarli bo'lgan atmosferaning nisbiy namlik nuqtasi. Yoki, eritmadagi o'g'itni qurishiga olib keladigan nisbiy namlik nuqtasi.

Tuzlarning erishi uchun yetarli bo'lgan nisbiy namlik nuqtasi 27-jadvalda keltirilgan. Namlik tuzlarning eruvchanlik nuqtasidan yuqori bo'lsa, kutikuladagi tuz qoldiqlari eriydi va namlik tuzlarning eruvchanlik nuqtasidan pastga tushganda bargga so'rilish to'xtaydi.

27-jadval.

Turli tuzlarning eruvchanlik nuqtasi.

Moddalar	Suyuqlanish nuqtasi (nisbiy namlik bo'yicha) %	Moddalar	Suyuqlanish nuqtasi (nisbiy namlik bo'yicha) %
$\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	33	K_2HPO_4	92
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	56	KH_2PO_4	95
$\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	33	NH_4NO_3	63
$\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	56	Ca-proponat H_2O	95
MgSO_4	90	Ca-laktat $5\text{H}_2\text{O}$	97
$\text{Zn}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	42	Ca-atsetat	100
ZnSO_4	90	$\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	44
KCl	86	$\text{Fe}(\text{NO}_3)_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$	54
KNO_3	95	$\text{Mn}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	42
K_2SO_4	98	$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	60
$\text{K}_2\text{CO}_3 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	44		

Schönherr (2002).

Oziq moddalarning soʻrilish tezligi. Bargga oziq moddalar purkalgandan keyin 24 dan 48 soatgacha boʻlgan davrdagi yogʻingarchilik oziq moddalar yutilish samaradorligini kamaytirishi mumkin. Chunki, barcha oziq moddalar oʻsimlik toʻqimalariga darhol soʻrilmaydi. 28-jadvalda turli xil oziq moddalarining soʻrilishi yoki barg toʻqimalariga kirishi uchun ketadigan vaqt keltirilgan.

28-jadval.

Oʻsimlik toʻqimalariga oziq moddalarining soʻrilish tezligi.

Minerallar	50% soʻrilish vaqti	Minerallar	50% soʻrilish vaqti
N (karbamid)	0.5-2 soat	S	8-kun
P	5-10 kun	Zn	1-2 kun
K	10-24 soat	Mn	1-2 kun
Ca	1-2 kun	Fe	10-20 kun
Mg	2-5 kun	Mo	10-20 kun

Steve va boshqalar (1994).

Oʻsimlik toʻqimalarining oziq moddalarining singishiga atrof-muhit masalan, kunning qismi, harorat, namlik va shamol tezligi taʼsir qiladi. 29-jadvalda barglarga oziq moddalarni qoʻllashda foydalanish uchun qulay boʻlgan atrof-muhit sharoitlari umumlashtirilgan.

29-jadval.

Ildizdan tashqari oziqlantirish uchun qulay boʻlgan atrof-muhit sharoitlari.

Kun vaqti:	Tong 9 ⁰⁰ dan oldin va kechki 18 ⁰⁰ dan keyin
Harorat:	18-30 °C; 22°C ideal hisoblanadi
Namlik:	70 % dan yuqori nisbiy namlik
Harorat/namlik indeksi*:	140-160
Shamol tezligi:	2.2 m/s dan kam

Steve va boshqalar (1994).

*¹Harorat-namlik indeksi (HNI) termal stress darajasi bilan bogʻliq boʻlib, havo harorati va namlikning kombinatsiyalangan taʼsirini ifodalovchi qiymatdir. Ushbu indeks issiqlik stressi bilan bogʻliq yoʻqotishlarni

kuzatish va kamaytirish uchun ishlab chiqilgan. U quyidagi formula bilan topiladi:

$$HNI = TF - [0.55 - (0.55 \times NN/100)] \times (TF - 58)$$

Bu yerda: HNI-harorat-namlik indeksi,

TF-harorat, F

NN-nisbiy namlik, %

Tuproqdagi oziq moddalar miqdori. Bargga qo'llanilgan oziq moddalar so'rilishiga tuproqning oziq moddalar bilan ta'minlanganlik darajasining ham ta'sir etadi. Masalan, barglar orqali P so'rilishiga tuproqni P bilan ta'minlanganlik darajasining ta'siri 30-jadvalda ko'rsatilgan. Bunda, P yetishmayotgan o'simliklarning barglari tomonidan P ni o'zlashtirish darajasi P bilan yaxshi ta'minlangan o'simliklarga qaraganda ikki barobar yuqori bo'lgan. Bundan tashqari, P yetarli o'simliklarga nisbatan P yetishmaydigan o'simliklar bargiga so'rilgan P ildizlarga ko'proq ko'chirilgan.

30-jadval.

Turli P ta'minotida arpa barglariga fosforning so'rilishi va ko'chirilishi. Tajriba 3 kun davom etgan.

	P ning so'rilish va tashish tezligi ($\mu\text{mol P/gr}$ barg quruq massasi)	
	Nazorat o'simlik	P yetishmayotgan o'simlik
Barg tomonidan qabul qilingan	5.29 ± 0.54	9.92 ± 2.17
Bargdan tashilgan	2.00 ± 0.25	5.96 ± 1.08
Ildizga tashilgan	0.63 ± 0.04	4.38 ± 0.42

Marschnerdan (2012).

5.5. So'rilgan oziq moddalarning transporti.

Bargga purkalgan oziq moddalar samaradorligi nafaqat uning so'rilishiga shuningdek, so'rilgan moddalarni o'simlikning boshqa qismlariga, (masalan, meva, don, yosh barglari va boshqalarga) tashilishiga bog'liq.

O'zlashtirilgan moddalar epidermisdan floemagacha apoplastik va simplastik yo'llar orqali harakatlanadi. Barglarda oziq moddalar

hujayradan hujayraga asosan hujayralararo bo'shliqlar va plazma membranasidan passiv ravishda uniportlar, konsentratsiya gradiyenti bo'ylab yoki faol ravishda nasoslar, simportlar yoki antiportlar orqali o'tadi.

Ushbu minerallar vaqtincha barg vakuolasida saqlanishi, keyinchalik generativ organlarga tashilishi mumkin. Masalan, jami saqlanadigan Fe ning deyarli 77% bug'doy barglaridan floema orqali donlarga o'tishi mumkin. Bargga qo'llaniladigan minerallar tashilishida bir qancha tashuvchi oqsillar ishtirok etadi.

Moddalarni bargdan boshqa organlarga harakatlanish qobiliyati undan qayta foydalanish samaradorligini oshiradi. Ko'pchilik elementlar, masalan, Zn, Mn, Ca va Fe mahalliy ta'sir qilib, purkalgan joydan cheklangan masofada harakatlanishi mumkin. Shunga qaramay bu elementlar mahalliy harakatlansada o'simliklarni oziqlantirishda yuqori samara bermoqda.

Hozircha bargga qo'llanilgan oziq moddalarni harakatlanishi to'g'risida cheklangan ma'lumotlar mavjud. Barglarga qo'llanilgan oziq moddalar floema orqali tashiladi. Floemada minerallar tashilish mexanizmi va unga ta'sir etuvchi omillarni bilish o'simliklarni barg orqali oziqlantirish samaradorligini oshirishda qo'l keladi.

O'simlik turi va o'sib-rivojlanish davri elementlar harakatchanligiga muhim ta'sir ko'rsatadi. Floemada mikroelementlarning harakatchanligi muhim ahamiyatga ega. Chunki tuproqda mikroelementlar cheklangan sharoitlarda ularni bargga qo'llash muhim hisoblanadi. Floemada elementlarning harakatchanligi uchta omilga bog'liq: a) floemaga kirish qobiliyati; b) floema ichida harakat qilish qobiliyati; d) floemadan tashqariga (boshqa to'qimalarga) chiqish qobiliyati.

Marshner (1995) oziq moddalarning floemada harakatchanligiga 'ra uch guruhga ajratadi: yuqori harakatchan, oraliq yoki shartli atchchan va past harakatchan (31-jadval).

Oziq moddalarning floemada harakatchanligi.

Yuqori harakatchan	Oraliq yoki shartli harakatchan	Past harakatchan
K	Na	Ca
N	Fe	Si
S	Zn	Mn
Mg	Cu	B
P	Mo	
Cl		

Marshner (1995).

Umuman olganda, bargga soʻrilgan oziq moddalar qayta mobilizatsiyalanishi uchun oʻsimlik oziq moddalar bilan toʻyinishi kerak. Oziq moddalarning yetishmasligi ularning harakatchanligini kamaytirishi mumkin.

Mikroelementlar bilan kam taʼminlangan tuproqda oʻstirilgan oʻsimliklar bargiga mikroelementlar qoʻllanilganda ular (Cu, Zn va B)ning 90% dan koʻprogʻi barg hujayra devorida saqlangan yaʼni harakatlanmagan. Masalan, bugʻdoyning don rivojlanishi davrida yetarli darajada Cu bilan taʼminlangan bayroq barglarga purkalgan Cu ning 70 foizidan koʻprogʻi, Cu kam taʼminlangan barglarda esa 20 foizi boshqa organlarga harakatlangan.

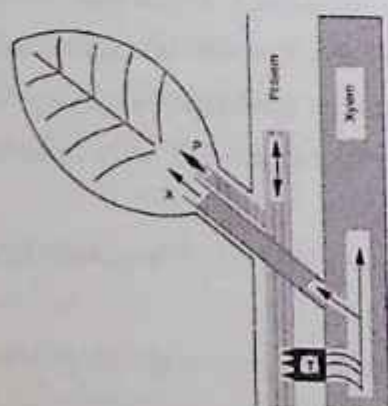
Yuksak oʻsimliklarning ksilema va floema shirasi komponentlari uchun odatiy diapazonlar 32-jadvalda keltirilgan.

Barglarga soʻrilgan va floemada harakatchan oziq moddalar koʻpincha aylanma yoʻlni bosib oʻtadi (36-rasm).

Nicotiana glauca o'simligi floema va ksilema shirasi tarkibidagi erigan moddalar konsentratsiyasi. (poyasi kesma, pH 7,9-8,0) va ksilema (traxeya, pH 5,6-5,9) gi (Marschner, 2012).

	Floema	Ksilema	Nisbat floema/ksilema
	mg/l		
Quruq modda	170-196	1.1-1.2	155-163
Saxaroza	155-168	a ¹	
	mg/ml		
Amino birikmalar	10,808	283	38.2
Nitrat	a	m.e. ²	
Ammoniy	45.3	9.7	4.7
K	3,673.0	204.3	18.0
P	434.6	68.1	6.4
Cl	486.4	63.8	7.6
S	138.9	43.3	3.2
Ca	83.3	189.2	0.44
Mg	104.3	33.8	3.1
Na	116.3	46.2	2.5
Fe	9.4	0.60	15.7
Zn	15.9	1.47	10.8
Mn	0.87	0.23	3.8
Cu	1.20	0.11	10.9

¹a-aniqlanmagan, ²m.e-mavjud emas. Hocking, 1980b.



36-rasm. Ksilema (X) va floemaga (P) poya orqali bog'langan barg, ksilemadan floemaga vositachilik qiladigan tashuvchi hujayralar(T)da uzoq masofalarga tashishning sxematik ko'rinishi. (Marshner, 2012).

Floemada oziq moddalarning harakat-chanligi urug'larning pishib yetilish davrida ayniqsa yuqori bo'ladi. Bu vaqtda oziq moddalarining asosiy qismi barglardan o'simliklar urug'lari tomon harakatlanadi. Oziq moddalarning qayta mobilizatsiyasi natijasida urug'dagi oziq moddalarining katta qismi bargdan o'zlashtiriladi.

33-jadvalda no'xatning gullash va pishish davrida oziq moddalarini qayta o'zlashtirishi berilgan.

No'xatning gullash va pishish davrida oziq moddalarini qayta o'zlashtirilishi.

	N	P	K	Mg	Ca
Poya va barglarning tarkibi (kg/ga)					
8-iyun (gullash)	64	7	53	5	31
22-iyun	87	10	66	8	60
1-iyul	60	7	61	8	69
12-iyul (pishish)	32	3	46	9	76
22-iyundan keyin o'sish yoki pasayish					
	-63	-73	-30	+10	+21
Urug' tarkibida jami, %					
	76	82	29	26	4

Marshner (2012).

O'simliklarning ko'plab turlarida rivojlanayotgan urug'larning N ga talabi ildizlarning yetkazib berish imkoniyatidan oshib ketadi. Bunda N tanqisligi barglardagi katabolizm (barg oqsillarining parchalanishi) natijasida hosil bo'lgan N va boshqa oziq moddalar urug'ga ko'chiriladi. Bargadgi oqsilining katabolizmi va reproduktiv organlarga qayta mobilizatsiyasiga Cu va Zn elementlari ijobiy ta'sir ko'rsatadi.

Floemada sust harakatlanuvchi elementlarning qayta mobilizatsiyaga ta'sir qiluvchi omillarni o'rganish ularni bargga qo'llash samaradorligini oshirishda katta ahamiyatga ega.

Ca odatda, sitoplazma va floemada 0,1 dan 10 mM gacha bo'lib, past konsentratsiyasi tufayli floemada harakatsizdir. Fosfatlar floema shirasining asosiy anioni bo'lib, Ca bilan birikishi natijasida eruvchanligi past fosfatlarni hosil qiladi va Ca tashilishi susayadi. Ca li suspenziyalarni erta mavsumda qo'llash mavsum oxirida qo'llanilganga qaraganda samaraliroq.

Fe odatda floemada oraliq harakatlanuvchi element hisoblanib, qari barglardan yoshlarga oz miqdorda qayta ko'chirilishi mumkin. Floemadagi Fe konsentratsiyasi 9,4 μ /ml ni tashkil qiladi, bu esa o'simlik talabidan juda past ko'rsatkichdir. Shuningdek, floemaning pH darajasi taxminan 7,8-8,0 ni tashkil qilib, Fe^{3+} ni erimaydigan birikmalari

shakllanishiga olib keladi. Shu sababli ham Fe floemada past harakatlanadi.

Fe ning harakatchanlik darajasi o'simlik turi, o'sish bosqichi va Fe ta'minotiga qarab farq qiladi. Masalan, Bug'doyning don pishish fazasida Fe, Cu ning yuqori konsentratsiyasi qo'llanilganda ularning qayta mobilizatsiyasi kuzatilgan. Fe ning murakkab shakllari (xelatlangan Fe birikmalari) noorganik tuzlariga nisbatan harakatchandir.

Zn konsentratsiyasi floema shirasi tarkibida 170 dan 3 μM gacha va undan past bo'ladi. Oddiy sharoitida Zn ning kichik qismi floema orqali harakatlanishi mumkin.

Zn floemada Mn yoki Fe ga qaraganda ko'proq harakatchan. Zn bug'doyda qari va yoshroq barglardan donga, sebgada barglardan reproduktiv organlarga tomon harakatlanishi aniqlangan. Shuningdek, ^{65}Zn apelsinga qo'llanilgandan so'ng, 120 kun o'tib umumiy so'rilgan Zn ning 14% i barglardan o'simlikning boshqa qismlariga ko'chirilgan. Boshqa sitrus ekinlarda ^{65}Zn izotopidan foydalangan holda olib borilgan tadqiqotlarda esa Zn harakatlanishi isbotlanmagan. Bu natijalar shuni ko'rsatadiki, ba'zi ekin turlarda Zn ni qayta mobilizatsiyasi sodir bo'lishi mumkin. Zn ni floemada harakati cheklangan bo'lib, tajribalarda bargdagi Zn ning 5-20 % qayta mobilizatsiyalanishi isbotlangan.

Mn oraliq harakatchanlikka ega bo'lib, u P dan kamroq, Ca ga qaraganda ko'proq harakatchan. ^{54}Mn bilan olib borilgan tajribalar shuni ko'rsatdi, bargga qo'llangan Mn qisman harakatlanishi mumkin.

Svietlik va Laduke tomonidan MnSO_4 suspenziyasi to'rt yil davomida apelsin va greyfurtga qo'llanilgan va natijada yangi barglarda Mn ni juda kichik (2 dan 5 ppm gacha) o'sishi kuzatilgan. Hocking tajribalarida esa Mn ni lyupin o'simligida harakatlanishi uning turlariga bog'liqligi aniqlangan. Masalan, *Lupinus albus* L. dagi konsentratsiya *Lupinus angustifolium* L dan doimiy ravishda yuqori bo'lgan va Mn ni urug'larga safarbar qilinishi ham farq qilgan. Shuningdek, bug'doy donida Mn miqdori butun hayoti davomida ko'paygan, hatto qarish davrida ham pasaymagan.

Mo oraliq harakatchanlikka ega bo'lib uning harakatchanligi ekin turi va boshqa omillarga bog'liq. Masalan, soya, guruch va loviyada Mo

yuqori harakatchanlikka, boshqa ko'plab ekin turlarida esa past harakatchanlikka ega. Mo o'simliklarda yetarli bo'lganda gullash davrida barglardan remobilizatsiyalanishi kuzatilgan. O'simliklarda Mo tanqis bo'lganda esa uning bargdagi konsentratsiyasi ko'payadi yoki doimiy bo'ladi, bu esa uni qayta mobilizatsiyalanmasligini ko'rsatadi.

B floemaning noyob elementi bo'lib, uning harakatchanligi shakliga bog'liq. Ko'pgina o'simliklarda B asosan ksilemada tashiladi va bargga yetkazilgandan so'ng sezilarli harakatsizlikni namoyon qiladi. Bu harakatsizlik B bilan floemadagi trans-membranalar mos kelmasligi bilan tushuntiriladi.

Floemada B ning cheklangan harakatchanligi kam B ta'minoti sharoitida paydo bo'lishi mumkin.

Aksariyat o'simliklardan farqli o'laroq, olma, olxo'ri, zaytun, qahva daraxti, va nok turlarida B qari barglardan qayta mobilizatsiya qilinishi mumkin. Mobilizatsiya asosan poliollarda osonlik bilan sodir bo'ladi. ¹⁰B dan foydalanilgan tadqiqotlar B ni remobilizatsiyani ko'rsatdi.

Floemada B harakatchan bo'lsa, B qayta mobilizatsiya qilinishi natijasida B yetishmayotgan to'qimalarga yetkazilib berilishi mumkin. Broun va boshqalar tomonidan B ning floemada harakatchiligini oshirishda gen injeneriyasi yechim bo'lishini isbotlovchi tajriba o'tkazildi. Bunda floemada B harakatsiz bo'lgan yovvoyi tamaki va B ni harakatchanligini qo'zg'atuvchi genni o'z ichiga olgan transgen tamaki 45 kun davomida yetarli miqdorda B ni o'z ichiga olgan oziq eritmada o'stirildi. So'ngra o'simliklar borsiz ozuqaga o'tkazilib har ikkala eritma o'simlik barglariga purkab turildi. Vaqt o'tgach yovvoyi tamakida B yetishmovchilik belgilari namoyon bo'ldi. Jumladan, gul tashlash va xloroz yuzaga keldi (37^a-rasm). Transgen tamakida B ni eski to'qimalardan yosh to'qimalarga ko'chirish qobiliyati tufayli B yetishmovchilik belgilari namoyon bo'lmadi (37^b-rasm).

B borat (H_3BO_3) molekulasida yuqori kutikula va membrana o'tkazuvchanligiga ega bo'lib barglar tomonidan osongina so'riladi. Biroq, B ni poliollar orqali tashiydigan shakllarini barglarga qo'llash ham

B ni bargdan floema oqimi orqali ildizlar, yosh barglar, reproduktiv to'qimalarga qarab harakatlanishini oshiradi.



37-rasm. B harakatsiz bo'lgan yovvoyi tamaki (a) va yuqori harakatchanlikni oshiruvchi gen kiritilgan transgen (b) tamaki navi. O'simliklar 45 kun davomida B bilan o'stirilgan, keyin borsiz muhitga ko'chirilgan 72 soatdan so'ng B tanqisligi belgilari yovvoyi turda kuzatilgan, lekin transgen o'simlikda kuzatilmagan. (Braun va boshq. 1999).

Tuzlarning barglar tomonidan so'rilishi almashinuv adsorbsiyasiga asoslangan. Barglar tomonidan so'rilgan oziq moddalar tezda boshqa organlarga, poyadan yuqoriga va pastga hamda ildizga o'tadi. So'rilgan minerallar oqsillar, fermentlar, plastid pigmentlar va boshqalar tarkibiga o'tadi va bir qator organomineral birikmalarni hosil qiladi.

Nazorat savollari.

1. Bargning anatomik tuzilishini aytib bering.
2. Barg og'izchalarining vazifasi nimadan iborat?
3. Bargning qaysi tomonida barg og'izchalar soni ko'p bo'ladi?
4. Qanday yo'llar bilan oziq moddalar bargda so'riladi?
5. Barg orqali oziq moddalar so'rilishiga ta'sir etuvchi omillarni aytib o'ting.
6. O'g'itning tuz indeksi nima?

6. BAKTERIYATROF OZIQLANISH.

Atmosfera havosi tarkibida 78-80% erkin N mavjud, ya'ni har 1 km² yerga 8 mln t N to'g'ri keladi. Ammo bu azotni hayvonlar va o'simliklar o'zlashtira olmaydi. Ushbu azotni o'simliklar o'zlashtirishi uchun N birmuncha kimyoviy o'zgarishi kerak. Bu o'zgarish ikki yo'l bilan boradi. Birinchi atmosferada elektr zaryadsizlanishi vaqtida (kuchli chaqmoq bo'lganda) azotning elektrokimyoviy oksidlanishi ro'y beradi, bunda N₂ shaklidagi azot NO₂ ga aylanadi. Hosil bo'lgan NO₂ suvda va tuproqda yana oksidlanib NO₃ ga aylanadi. Bu yo'l bilan bir yilda 1 m² maydonda 30 mg NO₃ to'planadi. Ikkinchi yo'lda molekulyar N mikroorganizmlar tomonidan to'planadi. Bu jarayon ham, fotosintez kabi, o'ta muhim jarayondir.

Hisoblashlar shuni ko'rsatadiki, mikroorganizmlar tomonidan bir yilda 270 dan 330 mln t gacha N o'zlashtiriladi. Undan 160-170 mln t si quruqlikda va qolgan 70-160 mln t si esa okeanlarda fiksatsiyalanadi.

Eramizdan 100-150 yillar ilgari o'tgan Rim va Grek donishmandlari dukkakli o'simliklar yer unumdorligini oshirishini qayd etgan. Bu hodisa dukkakli ekinlar bilan simbioz holda yashovchilarga tuganak bakteriyalarga bog'liq.

Bunga doir eng aniq birinchi tajriba fransuz olimi J.Bussengo tomonidan 1838-yilda amalga oshirilgan.

1886-1888-yillarda Gelrigel dukkakli o'simliklar ildizidagi o'simtalar bilan o'simliklar tomonidan erkin azotni o'zlashtirilishi orasida o'zaro munosabat borligini aniqladi.

M.S.Voronin (1886) dukkakli o'simliklar ildizida (tuganaklaridagi mikroskopik tanachalarda) mikroorganizmlar borligini aniqlagan.

Beyerink (1888) o'simliklar ildizidan tuganak bakteriyalarni ajratib oladi va o'sha bakteriyalarning tuganak hosil qilishi va azot o'zlashtirishini aniqlaydi. Kulturani Bact. Radikikola deb atadi (hozir bu bakteriyalar Rhizobium avlodiga kiritilgan). Bu bakteriyalar sun'iy muhitda yaxshi o'ssa, erkin azotni o'zlashtirmaydi. Erkin azotni o'zlashtirishi uchun ular simbioz holda yashashi zarur.

1893-yilda Berilo sterillangan va sterillanmagan tuproqda N miqdorining o'zgarishini tekshirib, sterillanmagan tuproqda N miqdorining oshishini ko'rsatib berdi.

1893-yilda Vinogradskiy N o'zlashtiruvchi mikroorganizmlarning sof kulturasini birinchi marta ajratib oladi va ularning anaerob va spora hosil qilish xususiyatlarini o'rganadi.

Silvester azot fiksatsiyalovchi organizmlarning simbiozlar sxemasini taqdim etdi. Masalan, tuganak bakteriyalar, yopiq urug'li o'simliklar, aktinomitsetlar esa, yopiq urug'li o'simliklardan olcha va jiyda o'simliklari bilan simbioz holda yashashlari mumkin.

Tuganak bakteriyalar. Dukkakli o'simliklar ildiziga kirib tuganaklar hosil qiladigan bakteriyalarga tuganak bakteriyalar deyiladi (38-rasm). Bakteriya va dukkakli o'simliklar o'rtasida simbioz munosabat shakllanadi, ya'ni bakteriya o'simlik sintezlagan organik moddalar bilan oziqlanadi, o'simliklar esa bakteriyalarning havodan o'zlashtirgan azotni bog'langan birikmalaridan foydalanadi. Dukkakli o'simliklardagi tuganaklar shakli, rangi va boshqa belgilari bilan o'zaro farqlanishi mumkin.

Tuganak bakteriyalarning madaniy dukkakli ekinlarga munosabati asosida Rhizobiumning quyidagi turlarini ajratish mumkin: Rhizobium avlodining quyidagi turlari, ya'ni Rhizobium leguminosarum - no'xatga, Rhizobium japonicum - soyaga. Rhizobium vigna - vignaga, moshga, yeryong'oqqa, Rhizobium lupini - lyupinga, Rhizobium tripolii - qashqar bedaga, Rhizobium meliloti - bedaga ixtisoslashgan tuganak bakteriyalardir.

Nafaqat tur, balki navga spesifiklik ham tuganak bakteriyalarida kuzatiladi. Ko'k no'xat, sebarga, beda va esparset o'simlik turlarining tuganak bakteriyalarida nav spesifikligi kuchsiz ifodalangan, soya, lyupin, xashaki dukkaklilar tuganak bakteriyalarda nav spesifikligi aniq namoyon bo'ladi. Albatta bir o'simlikning tuganak bakteriyasi ikkinchi bir o'simlikda N o'zlashtirishi ancha sust bo'lishi mumkin.

Turli o'simliklarning tuganak bakteriyalari bir-biridan bir muncha farq qiladi. Rhizobiumning alohida kulturalari xo'jayin-o'simlikka

nisbatan spesifiklikka, ya'ni tanlash qobiliyatiga ega. Bu xossa tuganak bakteriyalar sistematikasining asosini tashkil etdi.

Tuganak bakteriyalarining tur spesifikligi ayrim hollarda buziladi, Rhizobiumning ayrim kulturalari dukkakli ekinlarining bir nechta turida, ayniqsa yaqin turlarida simbioz hosil qiladi. Rhizobiumning nospesifik kulturalari bilan zararlangan o'simliklar atmosfera azotini kuchsiz fiksatsiyalaydi.

Nospesifik tuganak bakteriyalar tomonidan o'simlik ildizlarini keyingi zararlanishiga to'sqinlik qiladigan immunitetni hosil qiladi. Shuning uchun, keyin hosil bo'lgan yosh ildizlarda esa tuganaklar bo'lmaydi yoki kichik va siyrak bo'ladi.

Dukkakli ekinlar ildiz tizimining tuganak bakteriyalari bilan infeksiyalanish jarayonida tuganak bakteriyalarning virulentligi katta ahamiyatga ega. Virulentlik bu tuganak bakteriyasini ildiz to'qimasiga kira olish, u yerda ko'paya olish va tuganaklar hosil qila olish qobiliyatidir. Molekulyar azotni shiddatli o'zlashtirilishi qachonki dukkakli o'simliklar Rhizobiumning virulent kulturalari bilan infeksiyalansa va ularning faolligi hamda effektivligi yuqori bo'lsa yuz beradi.

Tuganak bakteriyalarning eng muhim xossalaridan biri ularning faolligi (effektivligi, samaradorligi) hisoblanadi. Tuganak bakteriyalarning faolligi bu ularni dukkakli o'simliklar bilan simbiozda havodagi molekulyar azotni assimilyatsiyalash yoki fiksatsiyalash qobiliyatidir. Tuproqda tuganak bakteriyalarning shtammi faol, nafaol yoki oraliq holatda bo'lishi mumkin. Dukkakli o'simliklarni tuganak bakteriyalarning faol shtamlari bilan zararlanishi molekulyar azotni faol fiksatsiyalanishini keltirib chiqaradi. Nafaol shtamlar virulentligi hisobiga dukkakli o'simliklarda tuganak hosil qiladi, lekin ularda azotning fiksatsiyalanishi yuz bermaydi.

Tuganak bakteriyalarining faol kulturalari bilan hosil qilingan tuganaklar pushti rangga bo'yalgan bo'ladi (38-rasm). Tuganaklarga ushbu rangni beradigan pigment leggemoglobin deb ataladi. Taxminlarga ko'ra, leggemoglobin molekulyar azotni o'zlashtirish jarayonini faollashtiradi. Rhizobiumning nafaol kulturasi bilan infeksiyalanishdan

hosil bo'lgan tuganaklar o'zida leggemoglobinni kam miqdorda saqlaydi va shuning uchun bu tuganaklar yashilsimon rangga ega bo'ladi.



38-rasm. Dukkakli o'simliklar ildizidagi tuganak bakteriyalari.

Dukkakli o'simliklar va ularning ildiziga kirib borgan tuganak bakteriyalari o'rtasida o'rnatilgan simbiotik munosabat shundan iboratki, tuganak bakteriyalar dukkakli o'simliklar sintezlagan organik birikmalar bilan oziqlanadi, o'simliklar esa tuganak bakteriyalardan bog'langan azot birikmalarini oladi.

Tuganak bakteriyalari N manbai sifatida turli xil birikmalar; ammoniy va nitrat tuzlari, ko'pgina aminokislota, purin va pirimidinli asoslar, biuret va hokazolarni o'zlashtiradi. Shuningdek, turli tuman uglevodlarni, jumladan ayrim polisaxaridlarni (dekstrin, glikogen) assimilyatsiya qilishi mumkin. Hozirda spesifik ozuqa muhitlarida tuganak bakteriyalar molekulyar azotni o'zlashtirishi aniqlangan.

Tuganak bakteriyalar fosforni mineral va organik birikmalardan osfataza fermenti yordamida o'zlashtiradi. K, Ca va boshqa elementlarni anorganik (mineral) moddalardan oladi. Tuganak bakteriyalar uchun ayrim mikroelementlar (Fe, Mo va boshqalar) ham kerak bo'ladi.

Tuganak bakteriyalar muhitda B guruhi vitaminlari bo'lganda yaxshi rivojlanadi. Umuman olganda, ularning o'zi ham bir qator vitaminlarni (tiamin, vitamin, riboflavin) va o'stiruvchi moddalarni (geteroauksin, gibberellin va hokazolar) sintezlaydi.

Shiddatli molekulyar N fiksatsiyalanishini ta'minlaydigan simbioz munosabat optimal namlik, yaxshi aeratsiya, harorat, optimal pH,

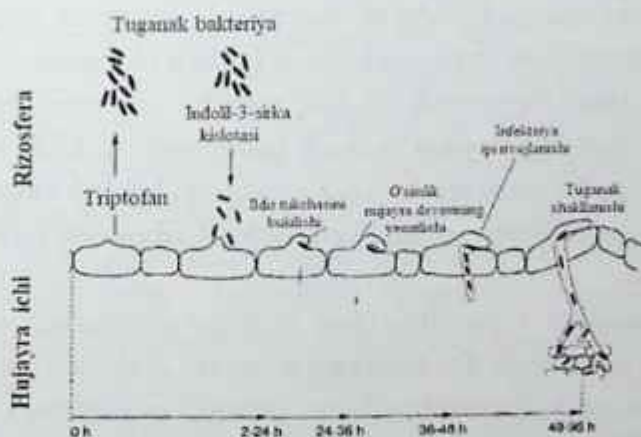
harakatchan holdagi P, K, mikroelementlar va.h.k. yetarlicha bo'lganda yuzaga keladi.

Ko'pchilik tuganak bakteriyalar uchun pH ning optimal qiymati 6,5-7,5 chegarasida bo'lib, pH 4,5-5,0 va pH 8,0 dan yuqori bo'lganda tuganak bakteriyalar o'sishdan to'xtaydi. Tuganak bakteriyalar uchun optimal harorat 24-26°C atrofida, harorat 5°C dan past va 37°C dan yuqori bo'lgan haroratda ular o'sishdan to'xtaydi.

6.1. Tuganak bakteriyalarning ildizga kirish mexanizmi.

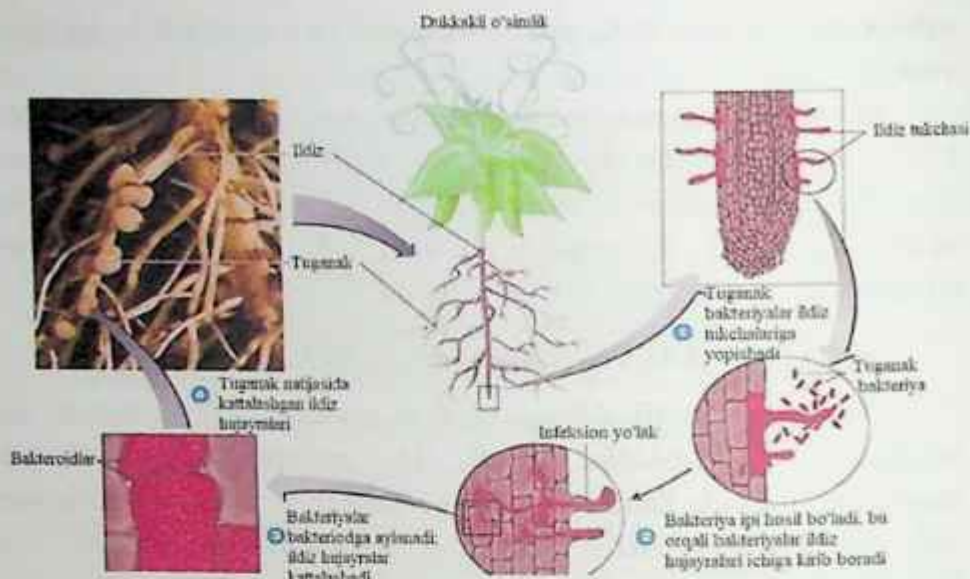
Dukkakli o'simlik ildiziga tuganak bakteriyalar kirib borishi ildiz tukchalari orqali amalga oshadi. Ildiz ajratmalarining turli-tuman mahsulotlari ichida katta miqdorda bo'lmagan triptofan aminokislotalari ham bor. Tuganak bakteriyalari ta'siri ostida triptofan indolil-3-sirka kislotalariga aylanadi.

Bu kislota ildiz tukchalarining shaklining o'ziga xos o'zgarishini keltirib chiqaradi. Kislota ta'sirida ildiz tukchalari ildiz tomon bukiladi. Natijada, tuganak bakteriyalar ildiz tukchalari orqali ildizga kiradi. Ildiz tukchalariga tuganak bakteriyalari tomonidan ishlab chiqariladigan yuqorida qayd etilgan indolil-3-sirka kislotalari ta'sir ettirilgandan so'ng ildizning qobig'i bakteriyalar uchun o'tkazuvchan bo'lib qoladi (39-40-rasm).



39-rasm. 96 soat davomida *Rhizobium* tomonidan xo'jayin o'simlik infeksiyalanishining dastlabki hodisalari modeli.

Djordjević va Weinmandan (1991).



40-rasm. Bakteriyalarning ildizda tuganak hosil qilishi.

O'simlik hujayralari sitoplazmasiga o'tgan bakteriyalar cho'ziladi va belbog'langan tayoqchalar ko'rinishini oladi. Bunday holatda tuganak bakteriyalar ko'payishda davom etadi. Keyin tuganak bakteriyalarning hujayralari bakteroidlarga aylanadi. Bakteroidlar bo'linmaydi, ya'ni ko'paymaydi, lekin ular sezilarli darajada kattalashadi, ya'ni hajmi ancha ortadi. Asta-sekin shishib, bo'rtib bakteroidlar o'simlik hujayrasining katta qismini egallay boshlaydi. Bunda ildiz hujayrasi ham o'z navbatida hajmini kattalashadi va tuganak hosil bo'ladi (40-rasm). Infeksiyalangan ildiz hujayralari tuganagida 20 000 tagacha bakteroid bo'lishi mumkin. O'simlik ildizi hujayrasiga tuganak bakteriyalarni kirib borishi o'simlik hujayralarida bir qator sezilarli o'zgarishlarni keltirib chiqaradi. Xususan, o'simlik hujayrasining yadrosi kattalashadi, ribosoma va mitoxondriyalar oni ortadi.

Tuganaklar o'simliklarning boshqa qismlariga nisbatan azotni o'zida ko'p saqlaydi. Bu molekulyar azotni o'zlashtirish jarayoni aynan tuganakda ro'y berayotganligini isboti hisoblanadi. N saqlovchi moddalarni tuganaklardan o'simliklarga transporti aminokislota shaklida amalga oshadi.

6.2. Azot fiksatsiyasining ximizimi va energetikasi.

Azot fiksatsiyasining ximizimi. Molekulyar azot o'ta inert modda bo'lib, boshqa elementlar bilan juda qiyinchilik bilan kimyoviy bog'lanadi. Masalan, atmosfera azotidan ammiak olish uchun 500°C issiqlik va 350 atm bosim zarur bo'ladi. Azotning biologik fiksatsiyasi esa, odatdagi sharoitda o'tadi.

Atmosfera azoti fiksatsiyasi qaytarilish yo'li bilan boradi. Mikroorganizm kulturalari tomonidan molekulyar azot fiksatsiyasini oziqlanish muhitda Mo, Fe birikmalari mavjud bo'lgandagina ushbu jarayon faol borishi mumkin. Bundan quyidagicha xulosa qilish mumkin: qayd etilgan elementlar molekulyar azotni ammiakka qaytarilishini ta'minlaydigan katalitik ferment tizimiga kiradi.

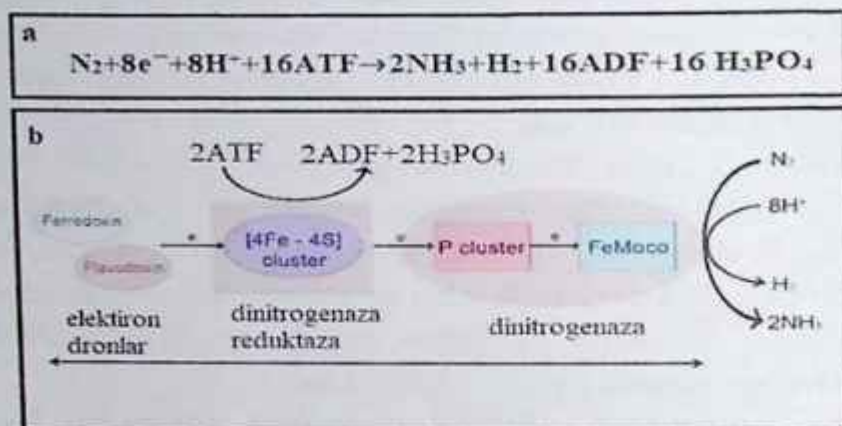
Azot fiksatsiyasi nitrogenaza fermenti ishtirokida boradi. 1934-yilda akademik A.N.Bax va uning hodimlari nitrogenaza saqlaydigan fermentli preparatni olishga urinib ko'rdilar. Bu o'ta murakkab vazifa ko'pchilik olimlarning ishlari evaziga yechiladi.

Nitrogenaza fermenti 2 ta fraksiyadan (dinitrogenaza reduktaza va dinitrogenaza) tashkil topgan (41-rasm). Bular alohida holda fermentativ faollikka ega bo'lmaydi. Dinitrogenaza reduktaza o'zida Fe saqlaydi va Fe oqsil deb ataladi. Uning tarkibiga sulfid guruhlari (Fe_4S_4) ham kiradi. Dinitrogenaza reduktaza tarkibidagi sulfid guruhlari (Fe_4S_4) ATFni bog'laydi va elektronlarni dinitrogenazaga o'tkazadi.

Dinitrogenaza ikkita Mo-Fe-S subbirlikni va o'zgaruvchan sonli Fe-S subbirliklarni o'z ichiga oladi hamda Fe-Mo oqsil deb ataladi. Dinitrogenaza 30 ta Fe atomi va 2 ta Mo atomini o'z ichiga oladi. Mo qaytaruvchi tizimni faollashtirib molekulyar azotni bog'lashda bevosita ishtirok etadi. Fe birikmalari esa, qaytaruvchidan elektronlarni molekulyar azotga olib kelinishda qatnashadi. Sulfid guruhi oksidlanish-qaytarilish potensialini pasayishiga ko'mak beradi. Bu ikkala ferment ham kislorod ta'sirida nafaollashadi.

N fiksatsiyasi jarayonida ferredoksin va flavodoksin tomonidan taqdim etilgan elektronlarni $[4\text{Fe}-4\text{S}]$ klaster qabul qiladi va hamda dinitrogenazadagi metall atom markaziga (P klasterlariga) o'tkazadi. P klasteri elektronlarni tashishidagi oraliq mahsulotidir. Shuningdek, Fe_4S_4

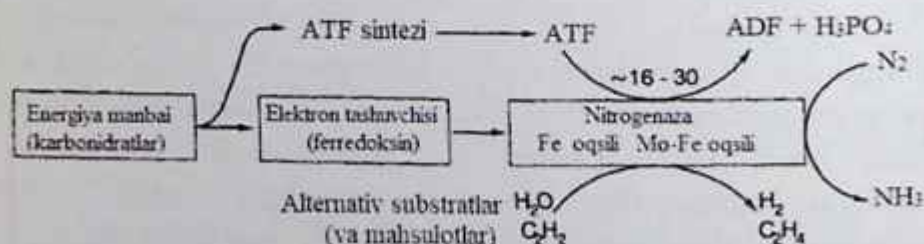
klasteri elektronlarni qabul qilish, saqlash va ularni FeMo kofaktoriga o'tkazish uchun javobgardir. Dinitrogenazaga elektronlar yetgazilgandan so'ng atmosfera azotidan NH_3 hosil bo'ladi (42-rasm).



41-rasm. Biologik N fiksatsiyasining reaksiyasi va uning molekulyar mexanizmi. (a) biologik N fiksatsiyasi uchun kimyoviy reaksiya formulasi; b) N qaytarilishining sxematik diagrammasi.

Elektronlar ferredoksin/flavodoksindan dinitrogenaza reduktaza orqali dinitrogenazaga o'tkaziladi. N ning har bir qaytarilishi uchun kamida 16 ta Mg atpmi va ATF molekulasi sarflanadi.

N fiksatsiyasi reaksiyasi uchun ATF va qaytaruvchi ekvivalentlar ko'rinishidagi energiya (elektronlar) talab qilinadi (42-rasm), bunda ferredoksin ATF va elektron tashuvchi vazifasini bajaradi.

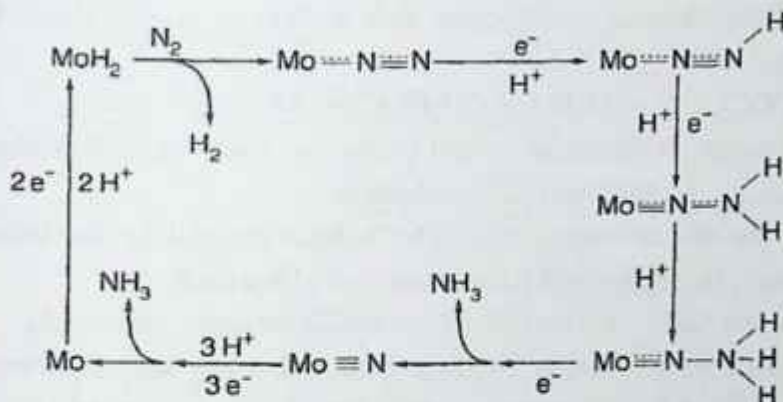


42-rasm. Nitrogenaza tizimining energiya ta'minoti va asosiy reaksiyalarini ko'rsatadigan sxema. (Evans va Barber, 1977).

Molekulyar azotni ammiakkacha qaytarilish jarayoni amalga oshishi uchun ATF ko'rinishidagi energiya manbai va magniy ionlari kerak bo'ladi:



Yuqoridagi reaksiyaga ko'ra hosil bo'lgan vodorod azot fiksatsiyasining "qo'shimcha mahsuloti" emas, balki 43-rasmda batafsilroq ko'rsatilganidek, N_2 ning bog'lanishi va qaytarilishi reaksiyasining bir qismidir.



43-rasm. Nitrogenazaning protonlanish va N_2 qaytarilish mexanizmidagi molibdenning roli. Richards (1991).

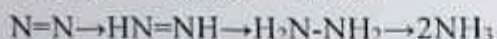
N_2 fiksatsiyasida umumiy elektronning o'rtacha 25% H_2 hosil bo'lishiga sarflanadi. Nitrogenaza qabul qilgan H_2 bo'linishi natijasida 2H^+ va 2e^- hosil bo'ladi. Elektronlarning bir qismi N_2 qaytarilishda qayta ishlatiladi. N_2 fiksatsiyasida H^+ manbasi bo'lib suv ishtirok etadi.

Nitrogenaza kislorodga (O_2) juda sezgir bo'lib uni himoya qilish uchun bir qancha mexanizmlar mavjud. Masalan, dukkaklilarning ildiz tugunlarida O_2 diffuziyasini mexanik to'siqlar orqali va enzimatik ravishda ya'ni, leggemoglobin orqali nazorat qilish. N_2 fiksatsiyasida hosil bo'lgan H_2 nitrogenaza tomonidan (C_2H_2) etilenni (C_2H_4) asetilenga qaytarilishida ishtirok etadi (42-rasm).

Molekulyar azotni N_2 ammiakkacha (NH_3) qaytarilishi bosqichma-bosqich amalga oshadi. Oldin molekulyar azot (N_2) diamidga ($\text{HN}=\text{NH}$), keyin gidrazinga ($\text{H}_2\text{N}-\text{NH}_2$) va oxirida ammiakka (NH_3) aylanadi (43-rasm).

Azotning fiksatsiyasining bosqichlarini quyidagicha tasvirlash mumkin:

125kal 63kal 37kal



Azot diamid gidrazin ammiak

Ayrim adabiyotlarda N fiksatsiyasida qatnashadigan vodorod mikroorganizmlar hujayrasida bir qator jarayonlar hosilasi bo'lishi bayon etilgan. Bakteriya hujayrasida vodorod hosil bo'lishining xususiy misoli bo'lib fosforoklastik reaksiyalar deb ataluvchi reaksiyalarni keltirish mumkin.



Pirouzum Ortafosfat Asetil fosfat vodorod karbonat angidrid
kislotalari kislotalari

N₂ fiksatsiyalanishidan hosil bo'ladigan ammiak ketokislotalar bilan bog'lanadi, bu esa aminokislota sinteziga olib keladi.

Keyinchalik aminokislota o'simliklarning yer ustki qismiga tashiladi va oqsil hamda organik birikmalarning sinteziga sarflanadi. Ayrim dukkakli ekinlarda tuganaklardan N saqlovchi moddalarni harakatlanishi amidlar shaklida amalga oshadi.

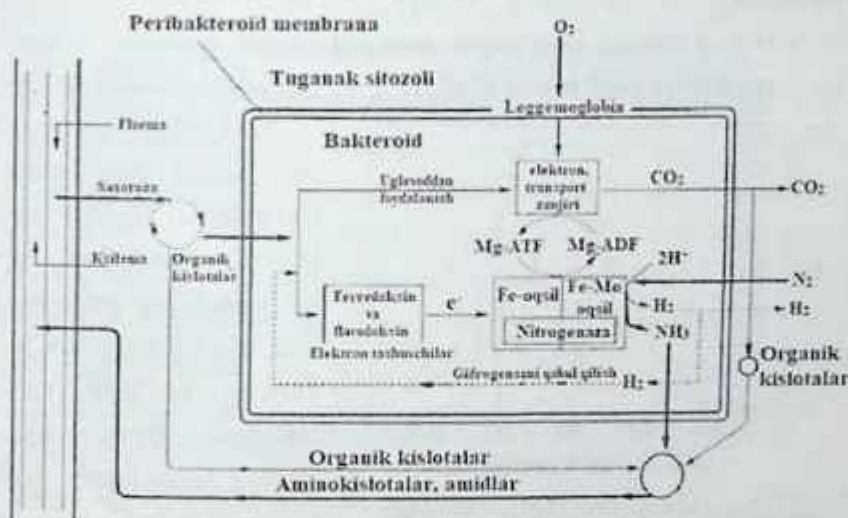
Oldin qayd etilgandek, N fiksatsiyasi katta miqdorda energiya talab qiladi. Bu energiya mikroorganizmlarda ATF ko'rinishida akkumulyatsiyalanadi. Tuganak bakteriyalari uchun N fiksatsiyasida biologik yoqilg'i bo'lib o'simlik barglari orqali keladigan fotosintez mahsulotlari xizmat qiladi.

Azot fiksatsiyasining energetikasi. Dukkakli o'simliklarda N₂ fiksatsiyasi normal kechishi uchun asosiy uchta omil muhim hisoblanadi; tugunlardagi N₂ fiksatsiya qiluvchi bakteroidlar fotosintez mahsulotlari bilan yetarli ta'minlanishi, nitrogenazani himoya qilish uchun tuganaklarning ichki qismida juda past O₂ konsentratsiyasini saqlash va fiksatsiyalangan azotni tez eksport qilish (44-rasm).

N fiksatsiyasi uchun energetik manba saxarozadir. U floema orqali tuganaklarga yetkaziladi. N assimlayatsiyasi O₂ konsentratsiyasi 10-40 nM oralig'ida kechadi. Bunda past O₂ konsentratsiyasiga ikki mexanizm orqali erishiladi, tuganakda O₂ diffuziyasiga to'siqning

mavjudligi (leggemoglobin), va energiya ishlab chiqarish uchun bakteroidlarning nafas olish tezligi (oksidlovchi fosforillanish).

Dukkakli o'simliklar tuganaklari sitozolida erkin kislorodning past konsentratsiyasi tufayli, uglevodlarning parchalanishi glikoliz yo'li bilan sodir bo'ladi. Bunda uglerodlar glikolizi natijasida C4 karboksilik kislotalar (olma, fumar va qahrabo kislotalar) hosil bo'ladi. Ular nitrogenaza uchun energiya substrati va NH_3 dan aminokislota sintezlanishi uchun bakteroidlarga tashiladi.



44-rasm. Azot fiksatsiyasining energetikasi.

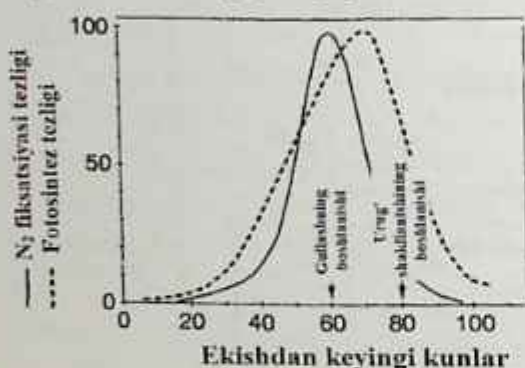
O'sish davrining ma'lum bosqichlarida, no'xat kabi dukkakli o'simliklar tomonidan ishlab chiqilgan fotosintez mahsulotlarining 50% gacha qismi tuganaklarga sarflanishi mumkin. Biroq, tuganak bakteriya nafas olishi natijasida hosil bo'lgan CO_2 ning 25 dan 30% gacha qismi tuganaklar tomonidan karboksilaza fermenti ishtirokida qayta assimilyatsiya qilinishi mumkin. Assimilyatsiya natijasida hosil bo'lgan olma kislota NH_3 ishtirokida aminokislota sintezlanishida qatnashadi (44-rasm). Tugunlardagi karboksilaza faolligi 20 marta (no'xat) va 1000 marta (soya) ildizlarning boshqa qismiga nisbatan yuqori. Bir g N_2 fiksatsiyasi uchun 6 g dan 12 g gacha C sarflanadi. N fiksatsiyasi uchun sarflanadigan uglerodning 36-39 % tuganaklar o'sishi va oziqlanishi

uchun, 42-45% nitrogenaza faolligi uchun, 16-22% esa NH_3 assimilyatsiyasi uchun sarflanadi.

6.3. Turli omillarning azot fiksatsiyasiga ta'siri.

Rizosfera muhitidagi turli omillar (kislotalilik, ishqoriylik, sho'rlanish, harorat, namlik, unumdorlik shu jumladan oziq moddalarning yetishmasligi) tuganak bakteriyalar va dukkakli o'simliklar o'rtasidagi simbioz jarayoniga ta'sir qiladi.

Fotosintez. N fiksatsiya tezligi va uglevodlarni tuganaklarga yetkazib berish o'rtasida bog'liqlik mavjud. Agar dukkakli o'simliklar yorug'lik intensivligi past joyda o'stirilsa N_2 fiksatsiyasi ham pasayadi.



45-rasm. No'xatning rivojlanish davrida fotosintez va N_2 fiksatsiyasi nisbiy tezligining o'zgarishi. *Herridge va Pete (1977).*

Dukkakli o'simliklar rivojlanish davrlarida N_2 fiksatsiyasi tezligi turlicha boradi. Jumladan, no'xat o'simligining gullash davrida N_2 fiksatsiyasi tezligi yuqori bo'ladi va tez pasayadi. Biroz vaqt o'tgach, fotosintez tezligining pasayishi ham sodir bo'ladi (45-rasm).

Fotosintez sodir bo'lmasa, N_2 fiksatsiyalanishi keskin pasayadi. Masalan, sebarga o'simligi defoliatsiya qilinganda bir necha soat ichida nitrogenaza faolligi 95% gacha pasaygan.

Sho'rlanish. Ko'pchilik dukkakli ekinlar sho'rlanishga sezgir. Bu fiksatsiyasiga salbiy ta'sir qiladi. Sho'rlanish bevosita xo'jayinlik o'sib-rivojlanishini, bilvosita tuganak bakteriya va xo'jayinidagi o'zaro ta'sirni buzish natijasida tuganak shakllanishini qaltirlash mumkin.

Sho'rlangan sharoitda bakteriyalarni xo'jayin o'simlik ildizlarga kirishi kamayadi, ya'ni ildiz tuklarining deformatsiyasi va bukulishi kuzatilmaydi. Sho'rlanish stressi natijasida, xo'jayin o'simlik

bakteriyalarni taniy olmaydi. Natijada, bakteriyalarning xo'jayin o'simlik hujayralari ichida ko'payishi cheklanadi. Buni, dukkakli o'simliklarga B va Ca qo'llash orqali yengillashtirish mumkin.

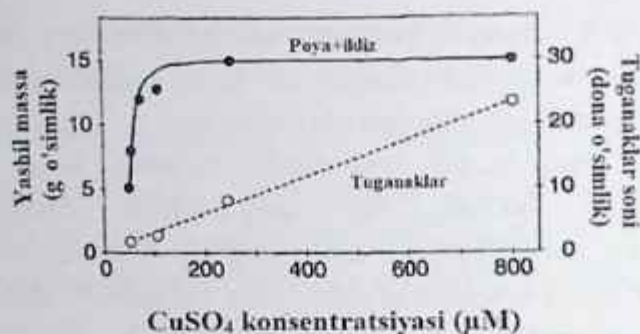
Namlik. Qurg'oqchil hududlarda tuganak hosil bo'lishi va ko'payishi kam bo'ladi. Bu qurg'oqchilik davrida tuganak bakteriyalarning nobud bo'lishi bilan bog'liq. Shuningdek, tuproqdagi past namlik miqdori o'simlik o'sishi, ildiz tuzilishi va ildiz ajratmalari tarkibining o'zgartirish orqali tuganaklarning hosil bo'lishi hamda rivojlanishiga ta'sir qiladi. Yuqori namlikning N_2 fiksatsiyasiga ta'siri kam o'rganilgan.

Harorat. Yuqori harorat tuganak bakteriyalarni tuproqda yashashini cheklaydi. Bundan tashqari, yuqori harorat tuganak hosil bo'lishiga ta'sir qiladi, leggemogloblin o'zgarishi orqali tuganak bakteriyalar faoliyatini o'zgartiradi. Shuningdek, yuqori haroratga ($40^{\circ}C$) bardoshli tuganaklarda nitrogenaza faolligi oshadi va tuganaklar qarishi tezlashadi. Sebgada N_2 fiksatsiyasi rezosfera harorati $12^{\circ}C$ dan 9 va $6^{\circ}C$ ga pasayishi bilan mos ravishda ikki barobar va to'rt barobarga kamaygan. Dukkaklilarda simbioz normal kechishi uchun optimal harorat 25 dan $30^{\circ}C$ gacha bo'lgan haroratdir.

Tuproq muhiti. pH dukkakli o'simliklarning N_2 fiksatsiyasida asosiy cheklovchi omil hisoblanib, pH $4,5-5,0$ past va pH $8,0$ dan yuqori bo'lganda tuganak bakteriyalar o'sishdan to'xtaydi. Kislotalik darajasi tuganak bakteriyalar va N_2 fiksatsiyaga ta'sir qiladi;

- pH $7,0$ da rhizobium-o'simlik simbioziga ta'sir qilmaydi.
- pH $6,0$ da tuganak bakteriyalar o'simliklarga kirishi cheklanadi.
- pH $5,0$ da tuganak bakteriyalar ko'payishi va infeksiyasialash qobiliyati pasayadi.
- pH $4,0$ da tuganak bakteriyalarning populyatsiyasi kamayadi.

Tuproqlar nordonlashishiga tuproq singdirish kompleksidagi H^+ , Al^{+3} ning yuqori konsentratsiyasi sabab bo'lib, bunday tuproqlarda Ca konsentratsiyasi past bo'ladi. Kislotali tuproqlarda Ca konsentratsiyasi ortishi natijasida tuganaklar soni va N fiksatsiyasi ortadi hamda xo'jayin o'simlik o'sib rivojlanishi yaxshilanadi (46-rasm).



46-rasm. pH 5.0 bo'lgan tuproqlarda Ca konsentratsiyasining beda yashil massa va tuganaklar soniga ta'siri. Louter va Loneragan (1968).

Oziq moddalar. Mineral ozuqalar N_2 fiksatsiyasiga turli xil ta'sir ko'rsatishi mumkin. Jumladan, oziq moddalar tuganaklarning rivojlanishi, funksiyasi va xo'jayin o'simliklarining o'sishiga ta'sir qiladi.

Fosfor. Nitrogenaza reaksiyalarida energiya almashinuvi uchun ko'p miqdorda ATF talab qilinishi tufayli fosfor N_2 fiksatsiyasida muhim rol o'ynaydi. Fosfor tanqisligi dukkakli o'simliklar tuganaklarining energiya holatiga salbiy ta'sir qiladi. Shuningdek, nuklein kislotalar va fosfolipidlarning sintezi ham fosforga bog'liq. Tuganaklarda bakteriyalar ko'payishi, bakterioidlarda fosfolipidlar sintezlanishi uchun ham ko'proq P kerak.

34-jadval.

P ta'minotining soya ildizi va yerusti organlar hamda tuganaklar quruq massasiga ta'siri.

P konsentratsiyasi, $\mu\text{g/l}$	Quruq massa, g/o'simlik		
	Ildiz	Tuganak	Yerusti organlari
0.5	0.60	0.07	1.21
20	0.76	0.10	1.55
50	0.79	0.16	1.86
200	1.23	0.35	4.22
500	1.35	0.64	6.57

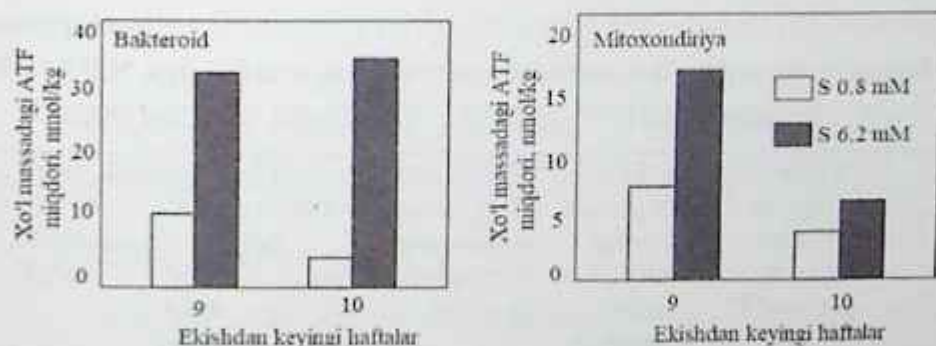
Massman va boshqalar (1980)

Tuganaklar hosil bo'lishi uchun o'simliklarga yuqori P ta'minoti kerak. 34-jadvalda ko'rsatilganidek, P ta'minotining ortishi soyaning ildiz yoki yer ustki organlari o'sishini kuchaytirgan. Tuganaklar hosil bo'lishi uchun zarur bo'lgan tuproqdagi P konsentratsiyasini 0,5 $\mu\text{g/l}$ dan 500 $\mu\text{g/l}$ gacha oshishi ildiz, yerusti organlari va tuganak quruq vaznining ko'payishiga olib keladi.

Tuganaklarda P konsentratsiyasi ildiz va yerusti organlariga qaraganda ancha yuqori bo'ladi. Ayniqsa, P bilan kam ta'minlanganda uch barobargacha yuqori bo'ladi.

Tuproqda P kam bo'lsa, tuganaklar P uchun boshqa vegetativ organlar (ildiz va kurtak meristemalari) bilan raqobatlashadi. Tuganaklar tashqi muhitdan fosfatni qabul qilish tizimlari bilan yuqori yaqinlikka ega.

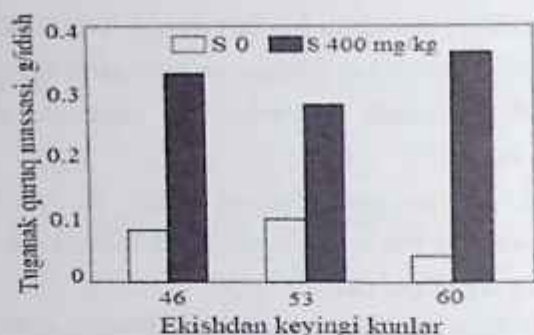
Oltingugurt. S tanqisligi ham N_2 fiksatsiyasini kamaytiradi. S yetishmasligi tuganaklarning rivojlanishi va funksiyasiga ta'sir qiladi, tuganaklarda bakteroid va mitoxondriyadagi ATF hamda leggemoglobin konsentratsiyasini pasaytiradi (47-48-rasm).



47-rasm. Turli S miqdorining bakteroidlar va mitoxondriyalardagi ATF konsentratsiyasiga ta'siri. Scherer va boshqalarga (2008).

Dukkaklilarda S yetishmasligi tuganaklar uchun kam uglevod ta'minotiga sabab bo'lishi mumkin. S nitrogenaza faolligi uchun muhimdir, chunki u dinitrogenaza reduktaza tarkibida Fe_4S_4 birligi holatida uchraydi. Bundan tashqari, N_2 fiksatsiyasiga jalb qilinadigan boshqa muhim fermentlarning faoliyati masalan, PEP-karboksilaza, malatdegidrogenaza yoki glutamat miqdori va faolligi S ta'minoti bilan bog'liq. S li o'g'itlarni S tanqisligi bo'lgan tuproqlarda qo'llash nafaqat

dukkaklilar hosil sifati va miqdorini oshiradi, balki, ildiz tuganaklari soni, og'irligi (48-rasm) va nitrogenaza faolligini ham oshiradi.



48-rasm. S ning tuganak quruq massasiga ta'siri.

Scherer va boshqalar. (2006).

Molibden. Bu element nitrogenazaning tarkibiy qismiga kirganligi sababli, barcha N_2 fiksatsiyalovchi o'simliklarni unga talabi yuqori. Mo bilan kam ta'minlangan tuproqlarda Mo li o'g'itlarni qo'llash dukkakli ekinlarda N_2 fiksatsiyasini oshiradi (35-jadval).

35-jadval.

Kislotali tuproqlarda o'stirilgan yeryong'oq o'simligiga N.P.Mo li o'g'itlarning ta'siri. (P-16 kg/ga, N-60 kg/ga, Mo-100 gr/ga)

	Ekilgandan keyin 68 kun		Ekilgandan keyin 90 kun (yetuklik davri)			
	Tuganak quruq massasi, g/o'simlik	Nitrogenaza aktivligi, $\mu\text{mol H}_2\text{C}_4$ /gr ho'l tuganakda	Barg quruq massasidagi N miqdori, mg/gr	Yashil massa, kg/ga		N olib chiqishi, kg/ga
				Ildiz	Yer ustki qismi	
P	80	50	25	861	1570	77
P+N	70	43	33	1817	1783	110
P+Mo	180	60	37	1380	1948	119

Hafner va boshqalar (1992).

Temir. Tuganak bakteriyalar faolligi uchun dukkakli o'simliklar boshqa ekinlarga qaraganda ko'proq miqdorda Fe ni talab qiladi. Nitrogenaza kompleksining bir nechta asosiy fermentlari, shuningdek elektron tashuvchisi ferredoksin faoliyati Fe ga bog'liq (42-rasm). Garchi Fe yetishmovchiligi barg massasiga sezilarli ta'sir ko'rsatmasada, u

tuganak massasi, leggemoglobin miqdori, bakteroidlar soni va nitrogenaza faolligini oshiradi (36-jadval).

36-jadval.

Yeryong'oqqa Fe qo'llashning tuganaklar rivojlanishiga ta'siri.

(Fe bargga qo'llanilgandan so'ng 15 kun o'tib barcha o'lchovlar bajarilgan)

FeSO ₄ holida bargdan oziqlantirish.	-Fe	+Fe
Barg yashil massasi, g/o'simlik	3.2	3.3
Tuganaklar ho'l massasi, g/o'simlik	15	60
Tuganaklar quruq massasi tarkibidagi Fe miqdori, µg/g	800	1470
Tuganaklar ho'l massasi tarkibidagi leggemoglobin miqdori, nmol/g	6	86
Ho'l massadagi bakteroidlar soni, 10 ⁶ /g	170	7500
Qaytarilgan asetilen miqdori, pmol/o'simlik	3	35

O'haraera va boshqalar (1988).

Gem komponenti leggemoglobin tarkibida mavjud. Shuning uchun ham dukkakli o'simliklarga Fe ko'proq miqdorda kerak bo'ladi (37-jadval).

37-jadval.

Oddiy loviya barglariga Fe qo'llashning tuganak quruq massasi va N₂ fiksatsiyasiga ta'siri.

Fe ta'minoti	Tuganak vazni, g/o'simlik	Fiksatsiyalangan N ₂ , mmol/o'simlik
+Fe	0.34	1.04
-Fe	0.17	0.55

Abdelmajid va boshqalar. (2008).

Karbonatli tuproqlarda Fe tanqisligi kuchli nomoyon bo'ladi. Bunday tuproqlarda Fe tanqisligi dukkaklilarda tuganaklar hosil bo'lishi va N₂ fiksatsiyasiga ko'proq salbiy ta'sir ko'rsatadi. Misol uchun, ishqoriy tuproqlarda Fe yetishmasligi yeryong'oqda tuganaklarning rivojlanishiga to'sqinlik qiladi va nitrogenaza sintezini kechiktiradi, hatto to'xtatadi.

Kalsiy. Ca tuganaklar hosil bo'lishining dastlabki bosqichi uchun muhimdir. Past Ca konsentratsiyasi N₂ fiksatsiyasini kamaytiradi. Chunki tuganaklar hosil bo'lishi uchun Ca kerak. Yuqori Ca miqdori tuganaklar sonini va ildizga tuganaklar kirishini qo'zg'atuvcchi ildiz ajratmalari miqdorini ko'paytiradi. Tuganak bakteriyalar signalizatsiyasiga

qatnashuvchi fermentlarni faollashtiruvchi sifatida Ca muhim rol o'ynaydi.

Bor. Dukkaklilar tuganaklar rivojlanishi uchun nisbatan yuqori konsentratsiyada B ni talab qiladi. Tuganakdagi B konsentratsiyasi ildizga qaraganda 4-5 barobar yuqori. B tanqisligi tuganak hosil bo'lish intensivligini pasayishi va tuganak rivojlanishini o'zgarishiga olib keladi. B infeksiyon yo'laklarini rivojlanishi va tuganak bakteriyalarni ildiz hujayralariga kirib borishi uchun talab qilinadi. B tanqisligi natijasida infeksiyon yo'lak devori qisqaradi. Natijada bakteriyalar infeksiyon yo'lak orqali ildizga yetib bora olmaydi. Shuningdek, B tanqisligi hujayra ichidagi bakteroidlarni o'rab turgan hujayra devorlari degeneratsiyasiga olib keladi. Natijada tuganak hosil bo'lmaydi. Tuganak rivojlanishidagi bu buzilishlar N_2 fiksatsiyasining pasayishiga va nekrozga sabab bo'ladi.

Kobalt. Kuchli Co yetishmasligi tuganak hosil bo'lishini pasaytiradi va tuganak shakllanishini sekinlashtiradi. Co leggemoglobin sintezi uchun zarur va shuning uchun ham azotni simbiotik fiksatsiyalaydigan dukkakli o'simliklar uchun Co muhim mineral ozuqa hisoblanadi.

Co ning turli miqdori tuganaklarning rivojlanishi va faoliyatiga turlicha ta'sir qiladi. Co tanqisligi lyupin o'simligining simbiotik N_2 fiksatsiyasi o'sishini susaytiradi, lekin Co yetishmaganda tuganak massasi ortadi (38-jadval).

38-jadval.

Olti hafta davomida Co ta'minotining lyupindagi tugunlarning rivojlanishi va funksiyasiga ta'siri.

Ko'rsatkichlar	CoSO ₄ · 7H ₂ O miqdori, (mg/6 kg tuproq)				
	0	0.01	0.05	0.1	0.5
Barg yashil massasi g/o'simlik	5.0	6.1	7.5	9.6	14.0
Tuganak massasi, g/o'simlik	2.9	2.8	2.5	2.3	1.1
Bir tuganakdagi bakteroid soni, 10 ⁶	6.0	12.0	12.5	20.5	22.5
10 ⁶ on ildiz ho'l massasidagi leggemoglobin miqdori, nmol/g	-	1	11	20	120
10 ⁶ on ildizda qaytarilgan C ₂ H ₂ miqdori, nmol/g	10	21	58	104	172

Riley va Dilworth (1985).

Nikel. Ni bakterioidlarning tarkibida aniqlangan, u turli xil qabul qiluvchi gidrogenazalarning tarkibiy qismida bo'ladi. Hozirda dukkakli ekinlarning N_2 fiksatsiyasi Ni yetishmovchiligi bilan buzilishini tasdiqlovchi dalillar yo'q.

Azot. Mineral ozuqalardan N ham (nitrat, ammoniy, karbamid, aminokislota) o'simliklarning biologik N_2 fiksatsiyasiga ta'sir ko'rsatadi.



49-rasm dukkaklilarda N_2 fiksatsiyasi hamda tuproq va o'g'it azotini o'zlashtirish o'rtasidagi bog'liqlik.

Marschner (1995)

Dukkakli ekinlarda azot ta'minot darajasiga qarab N_2 fiksatsiyasini kuchaytirishi yoki susaytirishi mumkin. 49-rasmda sxematik tarzda ko'rsatilganidek, ikkala N ta'minotining (tuproq yoki o'g'it azoti va fiksatsiyalangan N) o'sishi o'simlikdagi umumiy azotning o'sishiga olib keladi.

O'simlikdagi umumiy azotga nisbatan fiksatsiyalangan N_2 hissasi tuproq yoki mineral o'g'itlar azotining o'rtacha darajasida ko'payadi, lekin yuqori darajada kamayadi.

Dukkakli ekinlar ildiziga tuganak bakteriyalar kirib borishi va N_2 fiksatsiyasining boshlanishigacha bo'lgan davrda tuproqda N yetarli bo'lmasa, N_2 fiksatsiyasi pasayadi. Chunki, bu davrdagi kam N ta'minoti natijasida o'simliklarning o'sib-rivojlanishi susayib, barg yuzasi kichik bo'ladi. Natijada, xo'jayin o'simlik tomonidan tuganaklarni fotosintez mahsulotlari bilan ta'minlash yetarlicha bo'lmaydi. Eng yuqori N_2 fiksatsiyaga urug' tarkibida N zaxiralari ko'p va o'simliklar unib chiqqandan so'ng dastlabki haftalarda tuproqda yetarli miqdorda N bo'lganda erishiladi. Bu natijaga loyiqcha 25 kg/ga N qo'llanilganda erishilgan. Tuproq va o'g'it azotining miqdori oshganda, nitrogenaza faolligi keskin pasayadi va tuganaklar soni ham kamayadi. Biroq, yer ust organlari massasi o'sishda davom etadi, bu o'simliklarni simbioz N o'rniiga noorganik N bilan oziqlanishga o'tishini ko'rsatadi. Yerusti organlari quruq massasidagi eng yuqori N miqdori eng yuqori nitrogenaza

faolligiga to'g'ri keladi. Lekin yuqori nitrogenaza faolligida o'simliklarning quruq massasi bir muncha pastdir. Shubhasiz, ushbu tajriba sharoitida quruq moddalar kam hosil bo'lishi N_2 fiksatsiyasini cheklagan. Chunki, N_2 fiksatsiyasi yuqori bo'lishi uchun qo'shimcha fotosintez mahsulotlari talab qilinadi (39-jadval).

39-jadval.

Loviyada azotli o'g'itlar ta'minotining nitrogenaza faolligi, yer ustki qismi va ildiz quruq massasi hamda undagi N miqdoriga ta'siri.

Nitrat N bilan ta'minlanishi, kg/ga	Nitrogenaza faolligi, soat davomida hosil bo'lgan $\mu\text{mol C}_2\text{H}_4/\text{o'simlik}$		Yerusti qismidagi N, % (49 kun)	Quruq massa, g/o'simlik	
	35 kun	19 kun		Ildiz va yerusti organlari	Tuganaklar
0	1.13	0.19	1.54	2.53	10.18
25	2.26	0.33	1.82	3.35	0.28
50	0.60	0.10	1.67	3.65	0.13
100	0.14	0.03	1.69	4.35	0.11

Sundstrom va boshqalar (1982)

N ta'minotining yuqori darajasi ta'sirida tuganaklar faolligining pasayishi ko'p jihatdan o'simlik genotipiga va ta'minlangan N shakliga bog'liq. Dukkakli ekinlarda tuganak rivojlanishi ammoniyga qaraganda nitrat tomonidan ingibitorlanadi. No'xatda ammoniy N ning (1 mM) uzluksiz ta'minoti tuganaklar hosil bo'lishi va N_2 fiksatsiyasini oshiradi. Harper va Gibson tomonidan o'tkazilgan tajribalarda yuqori nitrat ta'minoti no'xat yoki lyupinga qaraganda soyada tuganaklar faoliyatini ko'proq ingibitorlaydi. Masalan, nitrogenaza faolligi lyupin va no'xatda kuchli ingibitorlanadi, lekin bedada esa ozgina pasayadi.

6.4. Qishloq xo'jaligida azot fiksatsiyasining ahamiyati.

Mikroorganizmlar tomonidan atmosfera azotining o'zlashtirilishi, o'simlikning umumiy miqdoriga katta ta'sir ko'rsatadi. Shuning uchun atmosfera azotining biologik yo'l bilan o'zlashtirilishini o'rganish qishloq xo'jaligi va biologiya uchun muhim ahamiyatga ega bo'lgan muammolardan biridir.

Yer yuzidagi o'simliklarning N ga bo'lgan yillik ehtiyoji 100-110 mln t ni tashkil etadi. Biologik N fiksatsiyasi qishloq xo'jaligida ekinlarni N li o'g'itlarga bo'lgan ehtiyojining bir qismini qoplaydi.

Dukkakli o'simliklarning 10000 atrofida turi mavjud bo'lib, ularning 200 ta turi qishloq xo'jaligida foydalaniladi. Ular tuproqni N bilan boyitishda katta rol o'ynaydi.

N to'plovchi tuganak bakteriya yordamida (D.N.Pryanishnikov ma'lumotlari bo'yicha) bir yilda 1 ga yerda beda 150-160 kg, sebarga 300 kg, lyupin 160 kg, soya 100 kg, burchoq 80 kg, no'xat 60 kg, loviya 70 kg N to'playdi.

Verner ma'lumotlariga ko'ra, dukkaklilar tomonidan mavsumda 24-250 kg/ga oralig'ida (40-jadval), ayrim manbalarda 340 kg/ga gacha N to'planadi.

40-jadval.

Turli dukkaklilarda o'rtacha azot fiksatsiyasi.

Ekin turlari	Mavsum davomida fiksatsiyalangan azot, kg/ga
<i>Arachis hypogaea</i> (Yeryong'oq)	100
<i>Cajanus cajan</i> (Ko'k no'xat)	91
<i>Calliandra calothyrsus</i>	
<i>Cicer arietinum</i> (No'xat)	135
<i>Glycine max</i> (Soya)	100
<i>Crotalaria grahamiana</i> <i>Crotalaria</i>	142
<i>Lens culinaris</i> (Yasmiq)	80
<i>Lupinus sp.</i> (Lyupin)	150
<i>Macroptilium atropurpureum</i>	64
<i>Medicago sativa</i> (Beda)	250
<i>Pisum sp.</i>	150
<i>Trifolium sp.</i> (Sebarga)	250
<i>Vicia faba</i> (Vika)	200

Werner (2005).

Yashil o'simliklar bog'langan azot va ugleroddan o'z tanasida oqsil va boshqa kerakli moddalarni sintez qiladi. Nobud bo'lgan o'simlik va hayvon qoldiqlari bakteriyalar tomonidan chiritiladi va NH_3 hosil bo'ladi. Ammiakning bir qismi o'simliklar tomonidan o'zlashtirilsa, qolgan qismi nitrifikatsiyaga uchraydi. N to'plovchilarning o'zi ham atmosfera azotini o'zlashtirib, oqsillar sintezlaydi. Bu oqsillar o'z navbatida chirituvchi

bakteriyalar tomonidan parchalanadi. Denitrifikatorlar nitratlarni parchalab, atmosferaga azotni qaytaradi.

6.5.Dukkakli bo'lmagan o'simliklarda azot fiksatsiyasi.

Turli xil sistematik guruhlariga mansub juda ko'p sondagi o'simliklarda tuganaklar aniqlangan. Dukkakli bo'lmagan o'simliklarda tuganaklarni paydo bo'lishi ildiz tizimiga N_2 fiksatsiyalovchi mikroorganizmlarni kirib kelishi bilan bog'liq. Bu mikroblarning simbioz faoliyati kam o'rganilgan, chunki ularni sof kulturaga ajratib olish juda qiyin amalga oshiriladi. Shunga qaramasdan, daraxt va butalarda tuganaklar N_2 fiksatsiyalovchi aktinomitsetlar tomonidan, o'tchil o'simliklarda bakteriyalar tomonidan hosil bo'lishi aniqlangan.

Yopiq urug'li daraxt va butalarda tuganaklar ko'p yillik va yirik o'lehamga ega. Tuganaklarda Frankia turkumiga mansub N fiksatsiyalovchi aktinomitset yashaydi. Hozirgi vaqtda Frankia bilan tuganak hosil qiladigan yopiq urug'li o'simliklardan daraxt va buta bo'lgan 17 ta turkum ma'lum. Bularga jiyda, chakanda kabi daraxtlarni kiritish mumkin.

Tuganaklar o'tchil o'simliklarning katta guruhida (donli o'simliklar)da bo'lishi mumkin. Bu o'simliklarning tuganaklaridan ajratib olingan bakteriyalar ayrim dukkakli ekinlarni zararlash qobiliyatiga ega.

Bir qator o'simliklarda tuganaklar barglarda ham topilgan. Ularda molekulyar azotni o'zlashtiruvchi bakteriyalar bo'ladi. Hozirgi vaqtda bargida tuganak hosil qiluvchi o'simliklarning katta qismi janubda topilgan. Bargli tuganaklar o'simlik to'qimalarini N bilan boyitadi.

Nazorat savollari.

1. Qanday bakteriyalarga tuganak bakteriyalar deyiladi?
2. Tuganak bakteriya faolligi nima? Virulentligi-chi?
3. Tuganak bakteriyalari N manbai sifatida o'zlashtiradi?
4. Tuganak bakteriyalarning ildizga kirish mexanizmi qanday amalga oshadi?
7. Molekulyar azotni fiksatsiyasiga ta'sir etuvchi omillarni sanab bering.

7. MIKOTROF OZIQLANISH.

Ko'pgina daraxt va o't o'simliklar turli xil zamburug'lar bilan simbiotik munosabatda bo'ladi. Ularning ildiz tizimi zamburug'lar bilan zamburug' - ildiz (mikoriza) deb ataladigan hosila hosil qiladi. Ildiz tizimi va zamburug'lar o'rtasida o'zaro munosabat mavjudligi to'g'risidagi taxmin juda qadimda paydo bo'lgan. Bu munosabat to'g'risidagi ta'limot rivojlanishida rus olimi F.M.Kamenskiy ishlari katta rol o'ynadi. U 1882-yilda *Monotropa hypopitys* o'simligi ildizlarining anatomik tuzilishini o'rganib, o'simlik ildizlari, ayniqsa, ularning uchlari qalin zamburug' mitseliy qatlami bilan qoplanganligini aniqladi. U zamburug' gifalari ildiz epidermisiga zich kirib yopishganini, zamburug' mitseliysi bilan to'liq o'ralganligini hamda bunday ildizlar tuproq bilan kontaktda bo'la olmasligini kuzatadi. U zamburug' va *Monotropa hypopitys* o'simligi ildiz tizimi o'rtasida simbiotik o'zaro munosabat bo'lishi to'g'risida xulosaga keldi.

Keyinchalik nemis tadqiqotchisi B.Frank keng yaproqli va ignabargli daraxtlar ildizining faol qismida zamburug' mitseliysi borligini aniqladi. O'simlik ildizi va zamburug' bilan hosil qilingan murakkab kompleksni Frank mikoriza deb atadi. Mikoriza yunoncha «mikes» - zamburug', «ridza» - ildiz, degan ma'noni anglatadi. Bu so'zma-so'z tarjima qilganda zamburug'li ildiz degan ma'noni beradi.

Mikoriza zamburug'lari tuproqdagi organik moddalarni parchalab, P, K, Ca va boshqa makro, mikroelementlarni o'simliklar tomonidan o'zlashtirishini yaxshilaydi, o'simlikdan esa bargda sintezlangan uglevodni oladi. Zamburug' o'simlik tanasida saxaroza shaklida tashiladigan uglevodni o'zlashtira olmaydi. Saxaroza o'simlik tanasida fruktoza va glyukozaga gidrolizlangach zamburug' tomonidan o'zlashtiriladi. O'simlikdagi uglevodning 4 dan 20% gacha bo'lgan qismini zamburug'lar tomonidan o'zlashtiriladi.

Turli o'simliklardagi mikorizani shakllantirishda ishtirok etadigan bir necha o'nlab zamburug' turlari ma'lum. Ular Basidiomycetes sinfiga kiradi. Ayrim o'simliklarda askomitsetlar, fikominetler va nomukammal zamburug'lar ishtirokida mikoriza hosil bo'ladi. Hozirda o'simliklarning 83% dan ortiq turida mikoriza hosil bo'lishi aniqlangan. Bir o'simlikda

turli zamburug'lar mikoriza hosil qilishi mumkin va bu o'simliklarining yaxshi rivojlanishi uchun muhim ahamiyatga ega.

Tuproqlari juda quruq yoki sho'rlangan, unumdorligi o'ta yuqori yoki juda past bo'lgan joylarda mikoriza uchramaydi. Global miqyosida ektomikoriza borealda, gumus gorizonti mo'tadil bo'lgan o'rmonlar va N cheklangan ekotizimlarda ko'p uchraydi. Endomikoriza issiqroq iqlim sharoitida quruqroq tuproqlarda ko'proq bo'ladi. Shuningdek, organik moddalar aylanmasi yuqori bo'lgan yaylovlarda, bargli o'rmonlarda va P ta'minoti cheklangan joyda ko'p uchraydi.

Yuksak o'simliklar ildizining zamburug'lar bilan simbiozi tarixan rivojlangan. Olimlar uzoq vaqt oldin yashagan o'simliklarning qazilmalarida zamburug' gifalarining izlarini topishgan.

Mikoriza nafaqat o'simliklar oziqlanishiga yordam beradi, balki parazitlik qilib o'simliklardan tayyor ozuqani olishi ham mumkin. Zamburug'larning mikoriza jarayonida neytral yoki parazitligi bir qator omillar; zamburug' va xo'jayin o'simlik turlari, P mavjudligi va yorug'lik intensivligiga bog'liq.

O'simliklarni yaxshi o'sishiga yordam beruvchi sharoitlar, odatda, mikoriza shakllanishini yaxshilaydi. Mikoriza shakllanishiga organik va ko'pchilik mineral o'g'itlar ijobiy ta'sir qiladi. Azotli o'g'itlarni qo'llash mikoriza hosil bo'lishiga to'sqinlik qiladi. Bu shu bilan tushuntiriladiki, o'simlikda yuqori miqdorda N bo'lishi uglevodlarni oqsil sarflanishiga olib keladi, buning oqibatida simbioz yashovchi zamburug'larning oziqlanishi yomonlashadi.

7.1. Mikoriza turlari.

Zamburug' gifasining o'simliklar ildizida joylashishiga qarab tashqi (ektotrof) hamda ichki (endotrof) mikoriza ajratiladi (50-rasm).

Endotrof mikoriza. Bu turdagi mikoriza eng ko'p tarqalgan bo'lib, o'tchil o'simliklar hamda ko'pchilik daraxt va butalarga xosdir. Endotrof mikoriza hatto tuganak hosil qiladigan o'simliklarda ham mavjud. Endotrof mikoriza shakllanishida zamburug' mitseliysi nafaqat po'stloq parenximasi hujayralari o'rtasida tarqaladi, balki, zamburug' gifalari o'simlik ildizi hujayralarigacha o'sib kiradi.

Endotrof mikorizali ildizlarda mitseliy uchlarning bir qismi tuproqqa kiradi. Bunday gifalar emission gifalar deb ataladi. Ular uncha qalin emas va ektotrof mikorizadagi kabi zamburug' g'ilofini hosil qilmaydi.

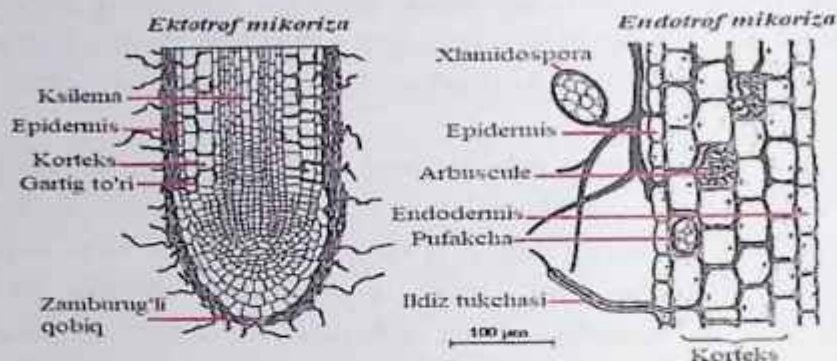
Bitta o'simlikning o'zida simbioz hosil qilish xususiyatiga ega bo'lgan turli xil zamburug'lar mikoriza hosil qilishi mumkin. Boshqa bir tomondan, bitta zamburug'ning o'zi turli xil o'simliklar bilan mikoriza hosil qiladi. Masalan, tol, terak, evkaliptlarda ektomikoriza va endomikoriza bir vaqtning o'zida uchraydi. Bir qator zamburug'lar mikoriza hosil qilishda ma'lum bir spesifiklikni namoyon qiladi.

Ektotrof mikoriza. Bu holatda o'simlik ildizi yetarlicha zich zamburug' g'ilofi bilan o'raladi va u yerdan barcha tomonlarga zamburug' gifalarining qalin tarmog'i tarqaladi.

Ektotrof mikorizada zamburug' gifalari ildizga kam chuqurlikda kirib boradi va ektodermaning hujayralararo oralig'i bilan cheklanadi. Bu yerda gifalar bir-biriga aralashib qalin to'rni hosil qiladi. Bu tarmoq uni kashf qilgan olim R. Gartig sharafiga Gartig to'ri deb ataladi. Ektotrof mikorizada zich zamburug' g'ilofi ildizni shunday o'raydiki bunda ildiz tukchalari ko'rinmay qoladi (50-51-rasm). Zamburug'lar ildizni zich o'rashi natijasida o'simlikka tuproqdagi suv va oziq moddalar zamburug' mitseliysi tomonidan yetkazib beriladi. Ildizning asosiy uchi (o'suvchi qismi) zamburug'ga nisbatan immunitetga ega va shuning uchun mikoriza hosil qilmaydi. Ektotrof mikoriza bir yillik hosila hisoblanadi va har yili yangilanadi.



50-rasm. Mikorizali ildiz tizimlar. Kartoshkaning ildizi *Glomus mosseae* tashqi gifalari bilan (chapda), Norvegiya archalarining ektomikorizal qisqa ildizlari (o'ngda). Hahn.



51-rasm. Ektotrof va endotrof mikoriza.

Shimoliy yarimsharda ektomikorizalardan Pinaceae, Betulaceae, Fagaceae, Salicaceae va boshqalarda keng tarqalgan. Shuningdek, ektomikoriza ba'zi tropik va subtropik o'rmonlarda ham paydo bo'lishi mumkin.

7.2. Mikoriza zamburug'larining fotosintez mahsulotlariga talabi.

Mikorizali zamburug'larning faoliyati uchun ildizlarga ajratilgan fotosintez mahsulotlarining katta qismini talab qilinadi. Mikoriza bo'lmagan ildizlarga qaraganda endomikorizali o'simliklarda ildiz nafas olishi 20-30% ga yuqori bo'lib, nafas olishning 87% i zamburug'larga to'g'ri keladi. O'simliklar tomonidan fiksatsiyalangan C ni 4 dan 20% gacha qismi endomikoriza zamburug'lariga sarflanadi.

Ektomikorizali o'simliklar fotosintez mahsulotlarining taxminan 60-70% i ildiz o'sishi, mikoriza va nafas olish uchun sarflanadi. Ektomikorizali o'simliklarda fotosintez mahsulotlarining 5 dan 30% gacha qismini zamburug'lar o'zlashtiradi.

O'rmonzorlarda ektomikorizali gifalar baland bo'yli o'simliklarda sintezlangan fotosintez mahsulotlarini soyalangan, nimjon ko'chatlarga o'tishi uchun kanal vazifasini o'taydi. Tashiladigan uglerod miqdori to'liq yorug'likda yoki qisman soyada o'sgan o'simliklarga qaraganda to'liq soyadagi o'simliklarga ko'proq o'tkaziladi (41-jadval). Qabul qilingan uglerodning atigi 13% i qabul qiluvchi o'simlikning yerusti organlariga

tashiladi. Shunga qaramay, bu C uzatish tizimi soyada ko'chatlar rivojlanishi uchun muhimdir.

41-jadval.

Donor (*Betula papyrifera*) o'simligidan qabul qiluvchi o'simlikka (*Pseudotsuga menziesii*) uglerod o'tkazish. Uglerod o'tkazmasi donordagi umumiy izotopning ulushi hisobida ifodalangan.

C ni qabul qiluvchi o'simlikni yorug'lik bilan ta'minlanishi	C tashilishi, %
To'liq yorug'lik	2.7
Qisman soya	4.5
Soya	9.5

Simard (1997)

7.3.O'simliklar oziqlanishida mikorizaning roli.

Yuksak o'simliklarning mikoriza ishtirokida oziqlanish usuli mikotrof oziqlanish deyiladi. Mikotrof yunoncha «mikes» zamburug', «trofe»- oziqlanish degan ma'noni bildiradi.

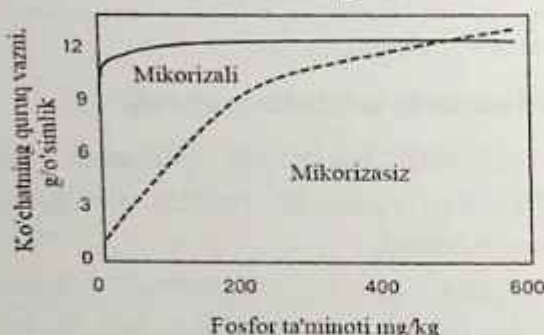
Ildizni o'rab turgan zamburug' gifalari uni shimish yuzasini oshiradi. Shuning uchun, o'simlik ildiz tizimi tuproqdan suv va oziq moddalarni yaxshi o'zlashtiradi. Zamburug' gifalarining diametri kichik bo'lib, u orqali o'simlik ildizi tuproqning kirish imkoni bo'lmagan g'ovvakliklariga kirishi mumkin. O'simliklarni mikorizalar bilan ildiz egallagan hajmi mikorizasiz ildiz hajmiga nisbatan 10 barobar ko'p.

Fosforning qiyin eriydigan birikmalari ildizda mikoriza mavjud bo'lganda u tomonidan tez o'zlashtiriladi. Mikorizali o'simliklar tomonidan fosforning so'rilishi organik moddalardan P ajralib chiqishini ta'minlovchi fosfataza va erimaydigan fosforli minerallarni erituvchi organik kislotalarga bog'liq. Mikorizali o'simliklar mikorizasiz o'simliklar bilan solishtirganda fosforni o'zlashtirishi, rizosferada fosfatazaning faolligi va konsentratsiyasi yuqoriligi aniqlangan. ^{15}N izotopi bilan o'tkazilgan tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, zamburug'larining gifalari orqali nitratlar tuproqdan o'zlashtirilishi va o'simlik hujayralariga ko'chirilishi mumkin. Shuningdek, mikorizali o'simliklar mikorizasiz o'simliklarga nisbat nitratlarni ko'proq o'zlashtiradi.

Mikoriza zamburug'lari o'simliklarni fosforgia bo'lgan umumiy ehtiyojining 80% ni, azotga bo'lgan ehtiyojini 25% ni ta'minlashi

mumkin. Qarag'ayning mikorizali rizosferasi, mikorizasiz rizosferaga nizzaban 3.2 marta fosforni, 1.8 marta ko'p azotni o'zlashtiradi.

Ildizda mikoriza bo'lgan o'simliklar qurg'oqchilikka chidamlilik oshadi. Ko'pchilik organik birikmalar mikoriza hosil qiluvchi zamburug'lar tomonidan minerallasishi mumkin, natijada o'simlikni oziqlanishi yaxshilanadi. Mikoriza hosil qiluvchi zamburug'lar biologik faol moddalarni ishlab chiqadi va buning evaziga o'simlik o'sishiga ijobiy ta'sir qilishi mumkin. Bu zamburug'lar tuproqdagi suvda erimaydigan mineral moddalarni o'zining fermentlari bilan eritib, parchalaydi.



52-rasm. Turli miqdordagi P ta'minotida mikorizali va mikorizasiz apelsin quruq vazniga ta'siri. Bolan (1984).

Mikoriza ildiz va yerusti organlarining o'sishiga ijobiy ta'sir qiladi. Tuproqda P kam bo'lganda, mikoriza orqali fosforni o'zlashtirish samaradorligi yuqori bo'ladi. Chunki, P ta'minotining ortishi bilan zamburug'lar orqali o'zlashtiriladigan P ga ehtiyoj kamayadi (52-rasm).

O'simliklar P bilan yetarli ta'minlanganda yerusti organlarining o'sishi ildiz o'sishiga qaraganda ko'proq kuchayadi, ildiz masasining yerusti organlari massasiga bo'lgan nisbati pasayadi.

Yuqori ozuqa ta'minotida o'simliklarning yerusti organlari o'sishi ildizga qaraganda ko'proq kuchayadi. Bu ko'proq mikorizali o'simliklarda namoyon bo'ladi. Chunki, zamburug'lar ildizlar tomonidan so'riladigan fotosintez mahsulotlarining bir qismini o'zlashtiradi. Natijada ildiz o'sishi susayadi.

Endomikoriza orqali oziqlanish. Endomikoriza o'simliklarni tuproqda haraktchanligi past bo'lgan oziq moddalar bilan ta'minlanishini yaxshilaydi. Tashqi gifa tuproqdan P ni o'zlashtiradi va xo'jayin o'simlikka o'tkazadi. Endomikorizali o'simliklarning bir birlik P ni qabul qilish darajasi mikorizasiz o'simliklarga qaraganda 2-3 barobar yuqori.

Bundan tashqari, kichik diametrli gifalar (1-12 mkm) o'simlik ildizlari kira olmaydigan tuproqning mayda g'ovakliklariga kira oladi. 54-rasmda ko'rsatilgandek, P ta'minot ortishi bilan endomikorizali o'simliklar zamburug' gifalari orqali P ni kam o'zlashtiradi. Chunki, tuproqda P yetarli bo'lganda o'simliklar P ni zamburug' gifalari orqali o'zlashtirishga ehtiyoj sezmaydi (42-jadval).

42-jadval.

Turli xil P ta'minotida mikoriza bo'lmagan (-M) va mikorizali (*Glomus fasciculatum*) (M) soyaning quruq vazn va oziq moddalarining konsentratsiyasiga ta'siri.

Tuproqdagi P miqdori, mg/kg	Yerusti organlari quruq massasi, g/o'simlik		Ildiz quruq massasidagi elementlar konsentratsiyasi								
			Fosfor g/kg	Cu		Zn		Mn			
				mg/kg							
				-M	+M	-M	+M	-M	+M	-M	+M
0	1.3	2.8	0.6	1.7	3.3	10.3	21	44	366	111	
60	1.6	3.2	0.8	2.1	3.7	7.9	27	35	515	109	
150	1.9	3.4	0.8	2.1	2.9	6.3	30	36	412	115	
270	2.8	3.8	1.4	1.8	3.5	4.6	29	33	556	123	

Lambert and Weidensaul (1991).

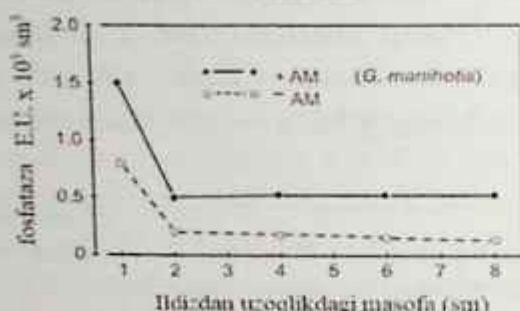
Mikoriza tuproqdagi qiyin eriydigan P larni o'zlashtirishda ijobiy ahamiyatga ega. Mikorizali o'simliklarda gifalar tomonidan umumiy P ning 70 dan 80% gacha qismi o'zlashtiriladi. Endomikoriza zamburug'lari tomonidan tuproqdagi organik P ni o'zlashtirish jarayoni mikorizasiz ildizlar bilan bir xilda kechadi.

Bunda endomikoriza zamburug'larining tashqi gifalari tomonidan tuproqqa fosfataza fermentini chiqariladi. Ferment organik moddalar tarkibidagi P ni o'zlashtirishini tezlashtiradi. Mikorizli o'simliklar ildizidan uzoqlashgan sayin fosfataza miqdori kamayib boradi.

Bu shuni ko'rsatadiki, mikorizali o'simliklar P ni mikorizasiz o'simliklarga nisbatan ko'p o'zlashtiradi (53-rasm).

Zamburug'lar tomonidan o'zlashtirilgan P, gifalarda polifosfat shaklida, vakuolalar orqali tashilib o'simlik ildiziga kirishidan oldin gidrolizlanadi. Gifalarda erigan moddalarning tashilishi ikki yo'nalish bo'yicha boradi.

Uglevodlar gifa uchlari tomon, P va boshqa elementlar xo'jayin o'simliklar tomon tashiladi.

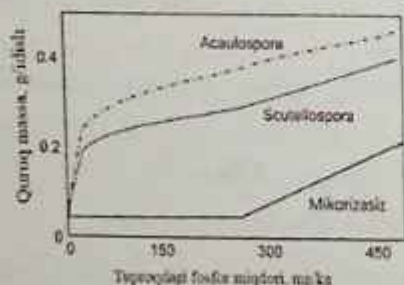


53-rasm. Mikorizali va mikorizasiz bug'doy rizosferasida fosfataza faolligi. Tarafdor va Marschner (1994).

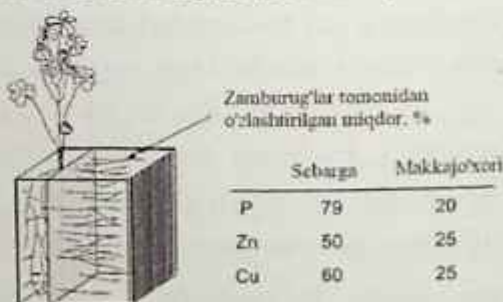
Endomikorizali zamburug'larning P ni o'zlashtirish samaradorligi xo'jayin zamburug' turlariga bog'liq. Masalan, mikorizali hamda mikorizasiz sebarga quruq massasi, tuproqdagi P miqdori o'sishi bilan ortib borgan, quruq massa mikorizali o'simliklarda yuqori bo'lgan.

Bu ko'rsatkich mikoriza hozil qiluvchi zamburug' turlarida ham farqlanib zamburug'larning Scutellospora turiga qaraganda Acaulospora turida yuqori bo'lgan (54-rasm). Chunki, Acaulospora gifalarning masofasi va tarqalish tezligi Scutellosporaga nisbatan uch barobar ko'p.

Endomikorizali o'simliklar mikorizasiz o'simliklarga qaraganda Zn va Cu ni ko'p o'zlashtiradi. Sebargadagi umumiy qabul qilingan Cu va Zn ning 50-60% i, beda va makkajo'xorida 25% i mikoriza zamburug'larining tashqi gifalari orqali o'zlashtirilgan (55-rasm).



54-rasm. Turli P ta'minotining mikimorizasiz hamda Acaulospora va Scutellospora zamburug'lari bilan mikoriza hosil qilgan sebarga quruq massasiga ta'siri. Schweiger va boshqalar (2007)



55-rasm. Mikorizali sebarga va makkajo'xorida zamburug'larning tashqi gifalari tomonidan P, Zn va Cu ning o'zlashtirilishi (umumiyga nisbatan foizda). Kothari va boshqalar (1991), Li va boshqalar. (1991b).

Zn va Cu dan farqli o'laroq, Mn konsentratsiyasi endomikorizasiz o'simliklarga nisbatan mikorizali o'simliklarda past bo'ladi (43-jadval). Sebgada endomikoriza va o'simlik tarkibidagi Mn miqdori o'rtasida salbiy korrelyatsiya mavjud. Mikorizali o'simliklarda Mn ni o'zlashtirishning kamayishiga tashqi gifalarda Mn ning kam so'rilishi va tashilishi sabab bo'lishi mumkin.

43-jadval.

Mikorizasiz (-M) va mikorizali (+M) makkajo'xorining quruq massa miqdori, suv munosabatlari va yerusti organlari tarkibidagi oziq moddalari konsentratsiyasi.

O'sish va suv munosabatlari									
	Quruq massa, g/o'simlik		Ildiz uzunligi		Ildiz tukchasi		Transpiratsiya	Suvni o'zlashtirish	
	yerusti organlari	ildiz	m/o'simlik	soni dona, mm	uzunlik, μ m				
-M	20.0	4.8	619	35	347	3.40	0.61		
+M	22.8	4.6	367	25	235	4.08	1.34		
Yer ustki organlari quruq massasida oziq moddalar miqdori									
	K	P	Mg	Ca	Zn	Cu	Mn	Fe	B
	g/kg				mg/kg				
-M	17	2.1	4.0	9.0	10	5.6	139	88	46
+M	12	3.7	4.1	5.3	36	7.1	95	58	35

Kothari va boshqalar. (1990b, c)

Mikorizali o'simliklar tarkibidagi past Ca miqdori ildiz morfologiyasi, masalan, endodermadagi yuqori lignifikatsiyasi va suberizatsiyasi kabi o'zgarishlar bilan bog'liq. Yuqori lignifikatsiya va suberizatsiya suvni, shu tariqa, oqim bilan yetkazib beriladigan elementlarning o'zlashtirilishi qabul qilishni cheklaydi.

Makkajo'xori ekini tarkibidagi Si konsentratsiyasi mikorizali o'simliklarga qaraganda mikorizasiz o'simliklarda pastligi aniqlangan.

Selderey umumiy qabul qilingan azotning 20% ni, endomikoriza orqali o'zlashtiradi. Agropyron repensda N ni gifal o'zlashtirishi 31% ga teng. Endomikoriza gifalarida N ni tashish tezligi o'simliklarning N bilan oziqlanishida muhim ahamiyatga ega. N o'simliklar hayotida

muhim ahamiyatga ega bo'lsada, endoginmikoriza tomonidan o'zlashtirilgan K va N ulushi P bilan solishtirganda nisbatan past.

Dukkakli ekinlar ildizlarida tuganaklar shakllanishi uchun fosfarga talab yuqori. P kam bo'lgan tuproqlarda, endomikoriza N_2 fiksatsiya qiluvchi tuganak bakteriyalar faoliyatini yaxshilaydi (44-jadval).

44-jadval.

Mikorizali (*Glomus mosseae*) va mikorizasiz soya o'simligining quruq vazni, tuganaklar soni, nitrogenaza faolligiga yuqori va past P ta'minotining ta'siri.

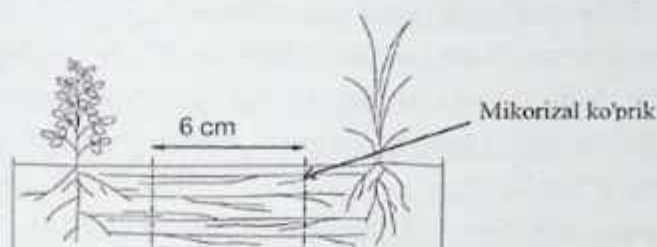
Ko'rsatkichlar	-M		+M
	P ta'minoti		
	Past	Yuqori	Kam
Yerusti organlari quruq massasi, g/o'simlik	2.8	3.8	5.6
Ildiz quruq massasi, g/o'simlik	1.7	1.9	2.0
P miqdori, mg/o'simlik	2.9	6.0	5.8
Tuganaklar soni, dona/o'simlik	33	30	97
Nitrogenaza aktivligi, $\mu\text{mol C}_2\text{H}_4/\text{o'simlik soat davomida}$	4.6	22.8	9.0

Brown va boshqalar (1988)

Fasolda endomikoriza N_2 fiksatsiyasini 40% ga, ildiz simbiozlari tomonidan fotosintez mahsulotlarini o'zlashtirishni 10% ga oshirdi. Endomikoriza dukkakli ekinlarda tuganaklar soni ko'payishiga olib keladi, bu esa bir vaqtning o'zida mikorizali va tuganak bakteriyali ildizlarni, tuganak bakteriyasiz va mikorizali ildizlarga qaraganda C ni ikki barobar o'zlashtirilishiga olib keldi. Ildizlarga taqsimlanadigan C miqdori *Rhizobium* va endomikorizaga ega o'simliklarda 14%, faqat mikorizaga ega o'simliklarda 4% ni tashkil qiladi.

Endomikoriza gifalari bir xil turdagi o'simliklar o'rtasida oziq moddalar almashinuvi uchun ko'prik vazifasini bajaradi. Masalan, dukkaklilar tuganak bakteriyalarida fiksatsiyalangan N_2 shakldagi N mikorizal ko'priklar orqali makkajo'xoriga ko'chirilishi mumkin (56-rasm). Faqat dukkaklilar mineral N bilan ta'minlanganda N ning katta niqdori dukkakli ekinlardan makkajo'xoriga o'tkazildi, lekin N_2

fiksatsiyasi natijasida o'zlashtirilgan N kam o'tkaziladi. Boshqa bir tadqiqotda arpa va no'xat o'rtasida N va P o'tkazish ham aniqlangan.



Soyaga N yetkazib berish	Quruq massa, g/o'simlik		Azot miqdori, mg/o'simlik	
	Soya	Makkajo'xori	Soya	Makkajo'xori
-N	3.9	7.2	30	33
+NH ₄ NO ₃	21.8	8.6	351	55
+N ₂ fiksatsiyalangan	25.1	6.9	419	40

56-rasm. Tuproqda yetishtirilgan makkajo'xori va soya o'simligidagi mikorizaning (*Glomus mosseae*) quruq modda miqdori va N o'zlashtirishiga ta'siri. Bethlenfalvay va boshqalar (1991).

Ektomikoriza orqali oziqlanish. Xo'jayin o'simlik oziqlanishida endomikoriza bilan ektomikoriza juda ko'p umumiy xususiyatlarga ega. Biroq, ildizlar va oziq moddalarni o'zlashtirish mexanizmlarida ba'zi asosiy farqlar mavjud.

Ektomikoriza mavjud o'simliklarda masalan, Norvegiya archasi ildizi qobiqlarining 90% dan ortig'i zamburug' bilan o'ralgan bo'lsa, evkaliptda bu 40-50% dan oshadi. Ildiz qobig'ini tashqi mitseliy va zamburug' gifasi bilan qoplanishi daraxt turlari, ildizlarning o'sish tezligi va yil fasliga qarab o'zgaradi. Tashqi mitseliy uzunligi ektomikoriza zamburug'lari va o'simlik turlari orasida sezilarli darajada farq qiladi. Masalan, tolning bir metr uzunlikdagi ildizida ektomikoriza kolonizatsiyasining uzunligi 300 m ni, sasnada esa 500 m ni tashkil etadi.

Endomikorizadan farqli o'laroq, ko'plab ektomikoriza hosil qiluvchi zamburug' turlari rizomorflarni hosil qiladi, ular orqali bir o'simlikdan ikkinchi o'simlikka oziq moddalar tashiladi. Rizomorflarda erigan moddalarning tashilishi konsentratsiya gradiyenti bo'yicha boradi.

Rizomorflarning katta diametrli (~100 μm) va ichi bo'sh bo'lishi eritmani tez tashish imkonini beradi. Endomikorizaga o'xshab, ektomikoriza gifalarida fosfor polifosfat shaklida tashiladi.

Ektomikoriza ham o'simliklarning P o'zlashtirishini oshiradi (45-jadval). Mikorizasiz o'simliklarga nisbatan ektomikorizali to'ni P o'zlashtirishi uch barobar ko'pdir. Ektomikorizali evkalipt fosforni mikorizasiz o'simliklarga nisbatan to'rt barobar ko'p, endomikorizali o'simliklarga nisbatan 2-3 barobar ko'p o'zlashtiradi. Ektomikoriza endomikorizaga nisbatan fosforni samarali o'zlashtiradi.

45-jadval.

Turli xil P ta'minotida mikorizasiz (-M) yoki *Laccaria laccata* (EKM) ektomikorizali evkalipt o'sishi, P miqdori va ektomikorizal ildiz uzunligi.

Tuproqdagi P miqdori, mg/kg		Quruq massa, g/o'simlik	P miqdor, mg/o'simlik	Nozik ildizlar ^a tomonidan P o'zlashtirilishi, mg/gr	Ektomikoriza uzunligi, m/o'simlik
0	-M	0.1	0.02	0.4	0
	EKM	0.2	0.07	0.7	0.25
8	-M	0.3	1.73	0.6	0
	EKM	2.2	2.41	2.2	4.10
16	-M	2.5	2.03	1.4	0
	EKM	3.5	4.26	2.1	4.71
32	-M	8.6	10.56	3.8	0
	EKM	8.7	11.57	3.6	0.90

Bougher va boshqalar (1990).

Nozik ildizlar^a -diametri ikki millimetr yoki undan kam bo'lgan o'simlik ildizi.

Ektomikoriza tomonidan chiqarilgan organik kislotalar minerallarni halashi natijasida K, Mg kabi elementlar o'zlashtiriladi. mikoriza zamburug'lari tomonidan chiqarilgan fosfatazaning faolligi nuncha yuqoridir. *Hymenoscyphus ericae* kabi ba'zi zamburug'lar nliklarga Fe ni ko'proq so'rilishini ta'minlaydi. Endomikoriza nburug'laridan farqli o'laroq, ektomikoriza zamburug'lari organik kislotalarni tashqi muhitga ko'p ajratadi. Bu organik kislota slyudalarning nurashida ham ishtirok etadi. *Paxillus involutus* kabi ba'zi ektomikoriza zamburug'lari ko'p miqdorda oksalat kislotasini chiqaradi. Oksalat

kislotali kam eriydigan Ca fosfatlarni eritadi. Eruvchan Ca esa o'simliklar tomon so'riladi. Ko'pgina o'simliklar singari, ektomikoriza zamburug'lari tomonidan nitratga qaraganda ammoniy N manbai sifatida ko'proq o'zlashtiriladi. Zamburug' hujayralarida o'zlashtirilgan ammoniy glutamatdegidrogenaza va glutamin sintaza ta'sirida glutamat va glutamin sintezida ishtirok etadi. Hosil bo'lgan aminokislota o'simlik hujayralariga qarab harakatlanadi.

Yuqorida ko'rsatilganidek, ekstremal ekologik sharoitlar (sho'rlanish, past harorat va boshqalar) o'simliklarda mikoriza rivojlanishiga salbiy ta'sir ko'rsatadi.

Mikorizaning hosil bo'lishi faqat tuproqda tegishli zamburug'lar bo'lganda amalga oshadi. Odatda, tuproq biotsenozida bunday zamburug'lar mavjud bo'ladi. Lekin, ayrim hollarda, masalan daraxt o'simliklarining mikoriza hosil qiluvchi zamburug'lari bo'lmagan dasht tuproqlarida o'rmon barpo etilganda tuproqqa mikoriza hosil qiluvchi zamburug'lar preparatini qo'llash maqsadga muvofiqdir.

Nazorat savollari

1. Mikoriza nima? Rizomorf-chi?
2. Mikorizaning qanday turlarini bilasiz?
3. O'simliklar oziqlanishida mikorizaning ahamiyati nimalardan iborat?
4. Mikoriza hosil qiluvchi zamburug'lar o'simliklardan nimalarni o'zlashtiradi?
5. Qanday tuproqlarda mikoriza hosil bo'lmaydi?

8. OZIQ MODDALARNING YUTILISHI.

O'simliklar tuproqdan mineral moddalarni ion shaklida o'zlashtiradi. Ilgari o'simliklarda suvning so'rilishi bilan bir qatorda minerallarning so'rilishi ham sodir bo'ladi, deb hisoblangan. Aslida, minerallarni singdirish va suvni singdirish jarayoni ikkita alohida jarayondir. O'simliklar tuproqdan har qanday minerallarni o'zlashtirishi uchun ular erigan shaklda bo'lishi kerak.

O'simliklar minerallarning ko'p qismini ildiz orqali o'zlashtiradi. Ildizlarning sirt maydoni va tuproqdan mineral moddalarni kichik konsentratsiyada ham o'zlashtirish qobiliyati ildizlarni boshqa organlarga qaraganda mineral singdirishda samaraliroq ekanligini ifodalaydi. Ildizlarda mineralning so'rilishi odatda ildiz uchining meristematik qismi orqali sodir bo'ladi.

O'simliklarning ayrim moddalarni ko'p yoki kam miqdorda o'zlashtirishi va to'plashiga ildizning tanlab yutish qobiliyati deyiladi. Har bir element hujayrada o'ziga xos fiziologik biokimyoviy funksiyalarni bajaradi va uning o'rnini boshqa bironta element (kimyoviy xossalari o'xshash bo'lsada) bosa olmaydi.

O'simliklar turli kation va anionlarni turlicha tezlikda va ma'lum nisbatlarda o'zlashtiradi. Oziq elementlar yutilish jarayonida hujayra membrana va tonoplast kabi to'siqlarni yengib o'tishi kerak.

Oziq elementlarni o'simlik ildizi tomonidan o'zlashtirilishini boshlang'ich bosqichlari yaxshi o'rganilmagan va hozirgacha ionlar yutilishining yaxlit, universal mexanizmi yaratilmagan.

Hujayraga suv, gazlar va yog'da eriydigan moddalar oson so'riladi va chiqib ketadi. Aminokislota, monosaxaridlar, glitserin, yog' kislotalari bir muncha qiyin, disaxaridlar va kuchli elektrolitlar juda qiyin o'zlashtiriladi.

O'simliklarga ionlar yutilishida energiya sarflanishiga ko'ra ikkiga bo'linadi. Bular faol va passiv yutilishni o'z ichiga oladi. Diffuziya natijasida, shuningdek, erkin bo'shliq energiyalari hisobiga sodir bo'ladigan yutilish sust yutilish, ATF ning metabolik energiyasi ta'siridagi yutilish esa faol yutilish deb yuritiladi.

8.1.Oziq moddalarning passiv yutilishi.

Ionlarni passiv yutilishi yuqori konsentratsiyadan pastroq konsentratsiyaga yoki potensial energiyaning kimyoviy gradiyentiga qarab harakatlanishi bilan boradi. Minerallarning passiv soʻrilishi uchun metabolitik energiya sarflanmaydi. Mineralni yutilishining bunday turi konsentratsiya gradiyent boʻylab oddiy diffuziya orqali sodir boʻladi. Quyida passiv yutilishiga oid nazriyalarni koʻrib chiqamiz.

Diffuz –osmotik nazariya. Bunda oʻsimlik hujayrasi osmotik-tizim sifatida qaraladi. Oziq moddalarning hujayra ichiga kirishida hujayra shirasi va tashqi eritma konsentratsiyalari oʻrtasidagi farq muhim oʻrin tutadi.

Diffuziya hodisasi passiv jarayon hisoblanib, bunda oziq moddalar yuqori konsentratsiyali joydan past konsentratsiyali hudud tomon harakatlanadi. Diffuziya jarayonida oziq moddalarni oʻzlashtirishi uchun hujayra tomonidan energiya sarflanmaydi. Aksincha, konsentratsiya gradeintlari potensial energiyaning bir shakli boʻlib, moddalar gradiyent yoʻqolgunga qadar harakatlanadi.

Ushbu nazariya 1837-yilda Pfeffer tomonidan yaratilgan. Ushbu nazariyani X.De-Vries, Mayer, R.Dyutroche kabi olimlar qoʻllab-quvvatlagan. Pfefferning fikricha, oziq moddalar diffuz harakat natijasida hujayraga kiradi va qoʻshni hujayralarga uzatiladi. Lekin mineral tuz ionlari kattaligini 0,4-0,6 nm ga, hujayra devorlari kanallari radiusini 5-20 nm ga tengligiga eʼtibor bersak va uni ildiz hamda tashqi ozuqa eritmasi oʻrtasida yagona toʻsiq deb hisoblasak, diffuziya natijasida ionlar konsentratsiyasining shunchaki tenglashishi sodir boʻlar edi. Vaholki, oʻsimlik hujayrasidagi oziq moddalar konsentratsiyasi koʻp hollarda tuproq eritmasi konsentratsiyasidan ancha yuqoridir. Tashqi eritma va ildiz hujayrasidagi oziq elementlar miqdorining nisbati ham bir-biriga mos kelmaydi. Shuningdek, koʻplab tadqiqot natijalari oʻsimliklar hujayrasiga oziq elementlarni soʻrilish tezligi ularning diffuziya natijasida harakatlanish tezligidan yuqorligini koʻrsatmoqda.

Shu bilan birga ildiz hujayralari tomonidan oziq moddalarning yutilishida diffuziya kabi hodisani inkor etib boʻlaydi.

Lipoid nazariya. 1897-yilda ingliz olimi Overton bir qator ionlarning ildiz tukchalariga hujayra membranasidagi lipidlarda erib kirib borishini aniqladi. Bu ma'lumotlarni Finlandiyalik olim R.Kollander ham tasdiqladi. Olingan ma'lumotlar asosida lipoid nazariya taklif qilindi. Ushbu nazariyada protoplazma membranasidagi lipoid komponentlar hujayraga kiradigan moddalarni eritadi va tezkor kimyoviy reaksiyalarni amalga oshishiga yordam beradi deb qaraladi. Nazariyada ilgari surilgan o'simlik ildizi suv va oziq moddalarni alohida-alohida yutadi degan fikr uni diffuz-osmatik nazariyadan ustunligini ko'rsatadi.

Ultrafiltrlanish nazariyasi. Bu nazariya J.Traube va F.Ruland tomonidan ishlab chiqilgan. Nazariya mualliflariga ko'ra, o'simlik ildizining shimish apparati nafis elak sifatida qaraladi. Oziq moddalarning plazmalemma orqali kirib borishi plazmalemma teshiklarining kattaligi hamda kirib boruvchi molekulalarning kattaligiga bog'liq. Agar teshikchalar diametri katta, molekulalar kichik bo'lsa, yutilishi jadal ketadi. Teshiklarning tuzilishi haqida tadqiqotchilarning fikrlari turlicha. Ba'zi mualliflar teshiklarni oqsil bilan qoplangan kanallar sifatida tasavvur qilishadi. Membrana teshikchalarini oqsildan tashkil topishi hujayra ichiga kirayotgan molekulalarni taniy olishda yordam beradi. Teshikchalar hujayra membranasida doimiy bo'lib, u selektivdir. Ko'plab teshiklar natijasida hujayra membranasida elakka aylanadi. Lekin ayrim yirik diametrli organik moddalar molekulalarini ildiz tomonidan yutilishini ayni nazariya asosida tushuntirib bo'lmaydi.

Adsorbsiyalanish nazariyasi. Nazariyaning muallifi K.Devi hisoblanadi. U birinchi bo'lib suyultirilgan eritmalarda o'simlik hujayralariga kationlarning faol bog'lanishini o'rgandi. Keyinchalik bu nazariya D.A.Sabinin va I.I.Kolosovning asarlarida yanada rivojlantirildi.

Adsorbsiya nazariyasi atrof-muhit va hujayra membranasining tashqi yuzasi o'rtasida ion almashinuviga asoslanadi. Ildiz-tuproq eritmasi tizimida kechadigan adsorbsiyalanish jarayonlari 1935-yilda D.A.Sabinin va I.I. Kolosovlar tomonidan o'rganilgan va hujayra protoplazmasining chegaraviy qatlamidagi moddalarda amfoterlik xususiyati mavjudligi aniqlangan. Masalan, oqsildagi ayni xususiyati

aminokislotada asos va kislota guruhlar mavjudligi bois yuzaga keladi. Ildiz tukchasi yuzasida manfiy va musbat zaryadlangan maydonchalar mavjudligi bir paytning o'zida kation va anionlarning yutilishiga imkon beradi.

Tashqi muhitdan moddalar yutilishini mazkur mexanizmi faqat oqsilning amfoterlik xususiyati bilan bog'liq bo'lmasdan, nafas olish jarayonida organik moddalarning, ayniqsa, uglevodlarning quyidagi reaksiya asosida oksidlanishi bilan bog'liqdir:



Hosil bo'lgan CO_2 H_2O bilan birikib H_2CO_3 ni hosil qiladi. H_2CO_3 dissotsiyanlashidan H^+ va HCO_3^- hosil bo'ladi. Tuproqqa o'g'it sifatida kiritilgan tuzlar anion va kationlarga dissotsiyanlashadi va o'z navbatida hosil bo'ladigan H^+ va HCO_3^- ga almashinadi va ildizga adsorbsiyanlash nazariyasi asosida yutiladi.

Oziq moddalarning adsorbsion yutilishi nafaqat nafas olish jarayonida hosil bo'lgan H^+ va HCO_3^- ga, balki ildizlar tomonidan ajralib chiqadigan organik va mineral birikmalarning ionlari ta'sirida ham sodir bo'lishi mumkin. Bu ma'noda limon, oksalat, boshqa organik kislotalarni roli muhim bo'lishi mumkin. Tuproq eritmasidagi bu birikmalar qisman vodorod kationlariga va almashinish reaksiyalarida qatnashadigan organik anionlarga parchalanadi.

Oziq moddalarning ildiz hujayrasiga yutilishida sitoplazma muhim rol o'ynaydi. Undagi oqsilsimon moddalar nordon va asosli guruhlarini tutgani bois sitoplazmaning yuza qatlami (plazmolemma)da musbat va manfiy zaryadlangan maydonchalar hosil bo'ladi. Musbat zaryadlangan maydonchalarning tashqi qatlamida OH^- manfiy zaryadlangan maydonchasida esa H^+ guruhlar jamlanadi va ular keyinchalik ozuqa muhitidagi ionlar bilan almashinadi. Sitoplazma yuzasida bir paytning o'zida kationlar (K^+ , Na^+ , NH_4^+ , Mg^{2+} va boshqalar) va anionlar (PO_4^{3-} , NO_3^- va boshqalar) adsorbsiyanlashi mumkin. Yutilgan oziq moddalar tonoplastdan o'tgach, o'simlikning o'tkazish tizimiga o'tadi. O'simlik tanasida kechadigan nafas olish, moddalar almashinuvi,

fotosintez, transpiratsiya kabi jarayonlar mineral moddalarning yutilishi va siljishini ta'minlaydi.

Membrananing transport oqsillari va tashuvchilar nazariyasi. Tashuvchilar nazariyasi Xonert tomonidan 1937-yilda taklif qilingan. Ushbu konsepsiyaga ko'ra, ionlarni tashuvchi oqsillar ionlarning membrana bo'ylab harakatlanishi uchun birlashadi va ion tashilishida ishtirok etadi.

Yengillashtirilgan diffuziya. Membranadan mustaqil o'ta olmaydigan gidrofil molekula va ionlar maxsus tashuvchi oqsillar yordamida tashiladi. Shuning uchun bu transport mexanizmi osonlashtirilgan diffuziya deb ataladi. Yengillashtirilgan diffuziya jarayonida o'ziga xos membrana oqsillari ishtirokida moddaning konsentratsiya va elektrokimyoviy gradiyenti bo'ylab o'tkaziladi. Boshqacha qilib aytganda, yengillashtirilgan diffuziya – bu tashiladigan modda va tashuvchi oqsil o'rtasidagi kimyoviy reaksiya bilan bog'liq bo'lgan diffuziya jarayoni. Bu jarayon o'ziga xosdir va oddiy diffuziyaga qaraganda yuqori tezlikda sodir bo'ladi. Har bir oqsil faqat ma'lum bir molekula yoki shunga o'xshash molekulalar guruhini tashiydi, ya'ni bu oqsillar nisbatan o'ziga xosdir. Shunday qilib, moddaning hujayra tomonidan so'rilish selektivligi ta'minlanadi.

Shu bilan birga, osonlashtirilgan diffuziya ham konsentratsiya gradiyentiga yoki elektrokimyoviy gradiyentga qarshi harakatlana olmaydi. Ushbu turdagi diffuziya to'yinganlik effekti bilan tavsiflanadi.

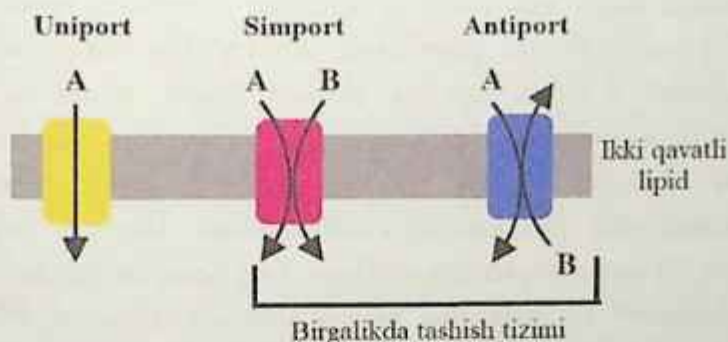
Bu osonlashtirilgan diffuziya mexanizmlarining fermentativ kataliz mexanizmlari (substratning to'yingan konsentratsiyasi) bilan o'xshashligini ko'rsatadi. Ko'rinib turibdiki, tashilgan modda uni membrananing bir yuzasidan boshqasiga yetkazib beradigan tashuvchi bilan birlashadi va keyin uni uzatadi.

Membranadagi tashuvchi oqsillarni ikki turi mavjud – transport oqsillari va kanal hosil qiluvchi oqsillar. Birinchi turdagi tashuvchilar parom kabi ishlaydi. Tashish mumkin bo'lgan molekulalar ("yo'lovchilar") yuklangandan so'ng, transport oqsillari ularni membrana orqali o'tkazadilar bo'sh yoki boshqa "yo'lovchilarni" tutib qaytib

kelishadi. Ikkinchi turdagi tashuvchilar yuqoridagi harakatlarni amalga oshirmaydi, lekin membranaga birlashtirilib, kanal hosil qiladi.

Transport oqsillari. Tashuvchi oqsillarni ishi fermentning ishiga o'xshaydi, ammo tashilgan modda o'zgarmaydi. Ferment singari, tashuvchi oqsil ham tashilgan moddani bog'lash uchun maxsus joyga ega. Tashish oqsili tashilayotgan moddaning molekulasini yoki ioni bilan xuddi ferment substrat bilan bog'langanidek, bog'lanadi. Hosil bo'lgan kompleks ionlarni o'tkazmaydigan plazmalemmadan o'tishi mumkin. Membrananing ichki qismida ionlar tashuvchilardan ajralib, hujayraning ichki qismiga o'tadi. Tashuvchi molekularlar yana boshqa ionlarni tashishga qodir.

Moddaning membrana orqali harakatlanish turi tashiladigan birikmaning xususiyatlariga ham, membrananing tarkibi va strukturaviy tashkil etilishining xususiyatlariga ham bog'liq. Transmembrana transporti uniport, simport yoki antiport sifatida amalga oshirilishi mumkin (57-rasm).



57-rasm. Transport oqsillarining ishlash tizimi. *A-Tashilgan modda. B-birgalikda tashiladigan modda. Rasm <https://en.wikipedia.org> saytidan tahrirlandi.*

Uniport – bu osonlashtirilgan diffuziya mexanizmi bilan amalga oshiriladigan har qanday erigan moddani membrananing bir tomonidan boshqa tomonga o'tkazishning eng oddiy turi.

Membranada birgalikda tashilish tizimlari orqali ikki xil modda birgalikda harakatlanishi mumkin. Birgalikda tashilish tizimlari ikki xil moddalarni birgalikda tashuvchi transport oqsillari bo'lib, ular simport

yoki antiport kabi, ya'ni tashuvchi ikkala modda uchun bog'lanish markazlariga ega.

Simport – bir modda boshqa moddaning konsentratsiya gradiyenti energiyasi hisobiga membrana orqali o'tadi, u bilan bir vaqtning o'zida bir xil yo'nalishda tashiladi, chunki tashuvchida u uchun ham bog'lanish markazlari mavjud.

Antiport – bu moddaning konsentratsiya gradiyenti yo'nalishi bo'yicha harakatlanadigan boshqa moddaning konsentratsiya gradiyentining energiyasi tufayli konsentratsiya gradiyentiga qarshi harakati.

Plazma membranasi orqali moddalar o'tishini ikkita mexanizmi mavjud: estafetali va birga harakatlanuvchi. Estafetali – tashilayotgan modda ketma-ket bir tashuvchi molekuladan ikkinchisiga o'tkazilganda ro'y beradi. Agar tashuvchi ionlar bilan birga harakat qilsa, u holda transport mexanizmi birga harakatlanuvchi deyiladi.

Kanal hosil qiluvchi oqsillar. Ushbu oqsillar membrananing ikki qavatli lipidiga kirib, suv bilan to'ldirilgan kanallarni hosil qiladi. Bu kanallarning tashqi yuzasi gidrofobik, ichki yuzasi esa gidrofil bo'ladi. Kanal diametri 0,5-0,8 nm ni tashkil etishi mumkin. Moddalar membrananing gidrofobik qismiga tegmasdan kanallar orqali o'tadi.

Deyarli barcha kanallar ionlarni tashish uchun xizmat qiladi, shuning uchun ular ion kanallari deb ataladi. Hozirgi vaqtda ushbu kanallarning 50 dan ortiq turlari ma'lum. Eng keng tarqalganlari K va Ca ionlari kanallardir. Kanallarning asosiy funksional xususiyatlaridan biri bu yuqori tezlikda, ya'ni tashuvchi oqsillardan 1000 marta tezroq, tanib olish va tashish qobiliyatidir. Kanal orqali ionlarning harakati gradiyent bo'ylab, ya'ni passiv tarzda sodir bo'ladi va harakatlantiruvchi kuchning asosiy komponenti ko'pincha membrananing har ikki tomonidagi ion konsentratsiyasidagi farqdir. Kanallarning yana bir xususiyati ma'lum stimullarga javoban ularning imkoniyatlarini tartibga solishdir. Kanal faoliyati membrana potentsiali, pH, ion konsentratsiyasi, hujayra ichidagi signalizatsiya molekulalari va boshqa bir qator endogen va ekzogen omillar bilan boshqariladi.

Ayrim ionlarning sitoplazmadagi konsentratsiyasi tuproq eritmasiga qaraganda 10 000 barobar yuqori bo'lishi mumkin. Bunday holda, o'simlik ildizlari ionlarni turli xil konsentratsiyali gradiyentga qarshi singdira olishi kerak. Ma'lum bir ion ionning konsentratsiya gradiyentlariga yoki elektrokimyoviy gradiyentga qarshi harakatlanishi uchun metabolitik energiya kerak bo'ladi va bunday holatda u faol yutilish deb nomlanadi. Hozirda adabiyotda tasvirlangan membrana orqali ionlarni faol tashishning bir nechta nazariyalar mavjud.

8.2.Oziq moddalarning aktiv yutilishi.

Minerallarning faol tashilishi metabolitik energiya sarflanishini talab qiladi. Minerallarning faol so'rilishi osmotik yoki plazma membranasiidagi maxsus tashuvchi oqsillar orqali konsentratsiya gradiyenti bo'ylab ham, unga qarshi ham sodir bo'lishi mumkin. Energiyaning asosiy manbai bo'lib ATF ishtirok etadi.

Membranada joylashgan va u orqali erigan moddalarni elektrokimyoviy potensial gradiyentiga qarshi tashuvchi maxsus oqsillar-ion yoki biologik nasoslar deb ataladi. Shuningdek, ATF-fazalarning o'zi ham tashuvchi bo'lishi mumkin. Ular transport ATF-fazalari deb ham ataladi. Bu holda ATF gidrolizining energiyasi protonlarni membrana orqali tashish uchun ishlatiladi. Hujayradan protonlarni chiqarilishi unga kationlarni kirishi yoki anionlar ajralib chiqishi bilan birga kechadi.

Yuksak o'simliklarda, plazmalemmada va endoplazmatik to'ring membranalariida Ca ionlarini protonga almashtiruvchi ATF-fazalar mavjud.

Protonlarning membranalar bo'ylab o'tishi NADH yoki NADFH oksidlanishi tufayli ham sodir bo'lishi mumkin. ATF yoki NADFH energiyasidan foydalangan holda protonlarning membranalar bo'ylab uzatilishi proton nasosi (proton pompasi yoki H⁺-ATPaza) orqali amalga oshadi. Proton nasosining prinsipi shundaki, ATF membrananing har ikki tomonida proton gradiyentini hosil qilish uchun ADF va anorganik fosforgia parchalanadi:



Anorganik fosfor suv bilan o'zaro ta'sirlashganda H^+ ionlari hosil bo'ladi:

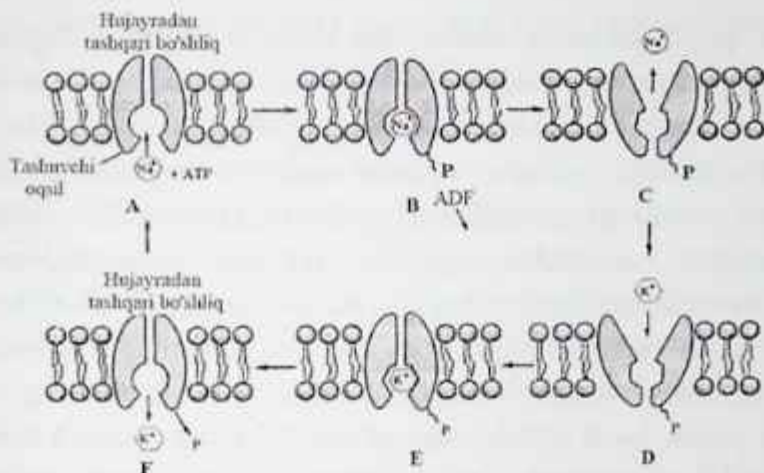


Vodorod ionlari hujayra tashqarisiga chiqariladi. Hujayra tarkibi tashqi muhitga nisbatan manfiy zaryadlangan, elektrokimyoviy gradiyent paydo bo'ladi, bu kationlarning passiv tashishini tezlashtiradi. Shunday qilib, ferment katta elektr potensialini va pH gradiyentini hosil qiladi, bu esa H^+ bilan birga o'tkaziladigan moddalarni o'zlashtirish uchun harakatlantiruvchi kuchni ta'minlaydi. O'zining yuqori samaradorligi va ko'p qirraliligi tufayli faol transport hujayra va atrof-muhit o'rtasidagi metabolizmدا katta rol o'ynaydi.

Eng muhim faol transport tizimlaridan biri deyarli barcha hujayralarning plazma membranasiда joylashgan kaliy-natriy nasosidir. Bu nasosning maxsus versiyasi — u Na va K ionlarini membranalar orqali konsentratsiya gradiyentiga qarshi tashiydi. Kaliy-natriy nasosining ishlashi uchun zarur bo'lgan energiya nafas olish jarayonida hosil bo'lgan ATF molekullari tomonidan ta'minlanadi. K^+ va Na^+ ning tashilishi ikkita muqobil shaklda mavjud bo'lgan maxsus tashuvchi oqsil orqali amalga oshiriladi (58-rasm).

Ulardan birida Na^+ ioni kirishi mumkin bo'lgan hujayra ichiga ochilgan bo'shliq bor. Ikkinchisida esa tashqariga chiquvchi bo'shliq bor, unga K^+ ioni kiradi. Birinchidan, Na^+ ioni transport oqsili bilan bog'lanadi. Keyin ATF parchalanib, ADP hosil qiladi va ajralib chiqqan fosfat oqsilga biriktiriladi. Bu oqsil konformatsiyasining o'zgarishiga olib keladi va Na^+ membrananing tashqi tomoniga o'tadi va chiqariladi. Keyin transport oqsili K^+ ionini ushlaydi, bu esa oqsilning defosforilatsiyasiga olib keladi, dastlabki konformatsiyasiga qaytadi va hujayra ichidagi K^+ ionini chiqaradi. Bu jarayon membrana bo'ylab Na^+ va K^+ gradiyentini hosil qiladi.

Kaliy-natriy nasosi o'simlik to'qimalarida past Na va yuqori K darajasini ta'minlaydi. "Nasos" ning ishlashi uchun zarur bo'lgan Na ionlarining hujayra ichidagi ortiqcha miqdori ularni tashqi muhitdan hujayra ichiga konsentratsiya gradiyenti bo'yicha tarqatish orqali erishiladi.



58-rasm. Kaliy-natriy nasosining modeli. A) Sitoplazmadagi Na⁺ tashuvchi oqsil molekulasiga birikadi. B) ATF ishtirokidagi reaksiya, bunda oqsilga fosfat guruhi (P) birikadi va ADF ajralib chiqadi. C) Fosforlanish oqsil konformatsiyasining o'zgarishiga, bu esa hujayra tashqarisiga Na⁺ ning chiqishiga olib keladi. D) Hujayrasidagi K⁺ ioni transport oqsili (E) bilan bog'lanadi. F) Fosfat guruhi oqsildan ajraladi va K⁺ sitoplazmaga chiqariladi. Revn P., Evert R., Eichhorn S. (1990).

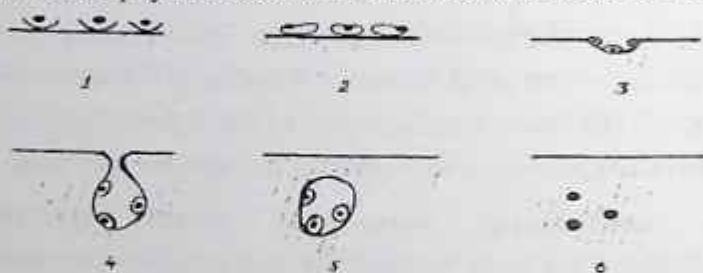
Oziq moddalarni membrana orqali qamrab olish. Makromolekulalar va yirik zarrachalarning yutilishi "membrana orqali qamrab olish" ya'ni membrana bilan o'ralgan pufakchalar orqali amalga oshiriladi. Membrana orqali qamrab olishdagi tashilish, moddalarning qaysi yo'nalishda (hujayra ichiga yoki tashqarisiga) tashilishiga qarab, endositoz va ekzositozga bo'linadi.

Endositoz (yunoncha "endon" – ichkari va "kytos" – idish, hujayra) – hujayra tomonidan makromolekulalarning singish jarayonidir. Endositoz fagotsitoz va pinotsitoz orqali amalga oshiriladi.

Fagotsitoz (yunoncha "phagos" – yeyuvchi) – qattiq mikorizarrachalarning hujayra tomonidan faol yutilishi va so'rilishi jarayoni. Fagotsitoz paytida hujayra retseptorlar yordamida fagotsitozlanadigan zarrachani taniydi. Keyin, zarracha hujayra membranasiga tegib turgan joyda, mikorizarrachani har tomondan o'rab olgan plazmalemma o'simtalarini hosil bo'ladi. Plazmalemma o'simtlarining birlashishi

natijasida qattiq zarracha membrana bilan o'raladi, u fagosoma deb ataladi. Sitoplazmaga tushgan fagosoma birlamchi lizosoma bilan birlashishi mumkin, buning natijasida gidrolitik fermentlar ta'sirida hujayra tomonidan so'rilgan organik mikorizarrachalar aminokislota, shakar, nukleotidlarga parchalanadi va hujayra tomonidan ishlatiladi.

Pinotsitoz (yunoncha "pino" – ichimlik) – suyuqlikni hujayra yuzasi tomonidan tutilishi va hujayra tomonidan so'rilishi (59-rasm). Bu jarayon 4 bosqichga bo'linadi: 1) so'rilgan moddaning molekulari yoki ionlarining membranaga adsorbsiyasi; 2) membrananing ichkariga pinotsitar pufak hosil qilishi, uning membranadan ajralib chiqishi, bu jarayon ATF energiyasini talab qiladi; 3) pinotsitar pufakchanning protoplastga yoki organellaga ko'chishi; 4) membrananing fermentlar yordamida erishi (pinotsitar pufak lizosoma bilan birlashadi) yoki uning yorilishi. Pinotsitoz paytida moddalar membranani kesib o'tmaydi.



59-rasm. Pinotsitoz. 1-2 ionning hujayra membranasiga yaqinlashishi; 3-4 ionlarning membrana sirtidagi "o'ra"ga tushishi; 5-6 ionlarning hujayra tomonidan yutilishi. B.Musayev (2001).

Nazorat savollari.

- 1.Oziq moddalarning yutilishiga oid qanday nazariyalarni bilasiz?
- 2.Qanday turdagi yutilishda energiya sarf bo'lmaydi?
- 3.Diffuz – osmotik nazariyaga tomonidan yaratilgan?
- 4.Lipoid nazariyaga ko'ra oziq moddalar qanday so'riladi?
- 5.Uniport nima? Simport va antiport-chi?
- 6.Aktiv yutilishning qanday turlari mavjud.

9. OZIQ MODDALARNING YAQIN VA UZOQ MASOFAGA TASHILISHI.

Fanda ancha vaqt o'simlik ildizlariga tuproqdan mineral moddalarning kirishi transpiratsiyaga to'g'ridan-to'g'ri bog'liq, ya'ni transpiratsiya kuchi ta'sirida suvning o'simlik ildizlariga va so'ngra tana orqali barglarga qarab harakat qilish jarayonida juda suyuq tuproq eritmasi deyarli o'zgarmasdan o'simlik ildizlariga kiradi, degan fikr hukm surgan. Keyingi yillardagi tekshirishlar bu jarayonning ancha murakkab ekanligini va o'simlikka kirib, unda to'planayotgan mineral moddalarning miqdoriga mutanosib bo'lganligini ko'rsatdi.

Shunday qilib, o'simlik ildizlariga mineral tuzlar uzluksiz so'riladigan suv bilan passiv ravishda kiradi, deyilgan tushunchaning asossiz ekanligi aniqlandi. Lekin bundan mineral tuzlarning o'zlashtirilishida transpiratsiya oqimi hech qanday ahamiyatga ega emas, degan ma'no chiqmaydi. Chunki ildiz hujayralari orqali traxeya va naylarga o'tgan mineral moddalar ksilema shirasi holatida o'simlikning boshqa organlariga transpiratsiya kuchi orqali taqsimlanadi.

Deyarli barcha yuksak o'simliklar oziq moddalarini ildiz tizimi joylashgan muhitdan oladi. Shuning uchun, birinchi navbatda, ildiz tomonidan o'zlashtiriladigan ionlarni ildiz to'qimalari va undan keyin ksilema shirasiga qanday o'tishi bilan tanishish kerak.

Mineral elementlarni hujayraga yutilishi dastavval, hujayra po'stidan boshlanadi va so'ngra membranada davom etadi. So'rilgan oziq moddalar metabolizmida ishtirok etish uchun tashiladi.

O'simliklarda moddalarning tashilishini ikkita asosiy jarayon ta'minlaydi. Bulardan birinchisi transpiratsion (ksilemadagi tashiluv) oqim, ya'ni suv va unda erigan moddalarning ildizdan yer ustki organlariga tashilishi. Ikkinchisi esa assimilyatsiya mahsulotlari (floemadagi tashiluv) oqimi bo'lib bu barglarda (fotosintezda) hosil bo'lgan moddalarni yerostki va yerusti organlariga tashilishidir.

Oziq moddalar tashilishini o'rganish o'simliklar oziqlanishi muammosining asosiy masalalaridan biridir. Bu quyidagi holatlar bilan belgilanadi. Birinchidan, o'simliklar oziqlanishining mohiyati – organizm va atrof-muhit o'rtasidagi almashinuv natijasida mineral elementlarning

metabolizmga ta'minlanishi va kiritilishi. Ikkinchidan, elementlarni tashish jarayonini o'rganish hujayra membranasining xususiyatlari va funksiyalarini, hujayralar va to'qimalar o'rtasidagi aloqalarni yoritish bilan bog'liq. Uchinchidan, transport bilan bog'liq masalalarga oydinlik kiritilish orqali qishloq xo'jaligi ekinlari hosildorligini maqsadli boshqarishga erishiladi.

Ildizlar so'rilgan ionlarning 80% dan ortig'ini yerusti organlariga o'tkazadi. Bu harakat radial tashish, ksilemaga yuklanishi va moddalarni ksilema tomirlari orqali uzoq masofalarga tashishni o'z ichiga oladi.

O'simlik tanasiga yutilgan ionlarni tashishning uch turi (hujayra ichidagi, qisqa masofali va uzoq masofali) ajratiladi.

9.1.Hujayra ichidagi transport.

Tuproq eritmasidagi ionlar avval hujayra devorining bo'sh joyiga kiradi. Keyin ularning bir qismi transport oqsillari yordamida plazmalemma orqali protoplastga o'tkaziladi. Transport oqsillari juda qisqa masofada (80 nm) harakat qiladi.

Moddalarning hujayra sitoplazmadagi harakati diffuziya natijasida yuzaga keladi. Bunda gialoplazmadagi moddalarni deyarli to'liq aralashishiga erishish mumkin. Yuksak o'simliklarda oziq moddalarni sitoplazmada harakatlanishi mikronaychalar va mikrofilamentlar yordamida sodir bo'lib, harakatlanish sikloz, aktomiozin tipidagi oqsillar (miozin va aktindan iborat tuzda eriydigan oqsil) ishtirokida 0,2-0,6 mm/min tezlikda boradi. Sitoplazma harakatining tezligi hujayraning fiziologik holatiga va birinchi navbatda ATF miqdoriga bog'liq. Moddalarni hujayra ichidagi tashishda endoplazmatik retikulum kanallari va Golji apparatining pufakchalari ham ishtirok etadi.

9.2.Yaqin masofali transport (radial transport).

Yaqinga tashish (radial transport) haqida tushuncha. Yaqinga tashish yoki radial transport — mineral moddalarni ildiz tukchalariga yutilishidan boshlanib, hujayra qismlari va to'qimalar bilan ma'lum munosabatlari natijasida traxeidlar va ksilema naylariga yetib borishi bilan yakunlanadi.

Bizga ma'lumki, suv va unda erigan moddalar ildiz tukchalari orqali oson so'riladi. O'z navbatida suv va unda erigan moddalarning to'qimalardagi harakati ikkita yo'lning biri yoki ikkalasi orqali sodir bo'ladi:

—apoplast bo'yicha, ya'ni hujayra devorlari orasidagi bo'shliq orqali.

—simplast bo'yicha, ya'ni plazmodesmalar bilan bog'langan hujayralar sitoplazmalari orqali.

Shuni aytib o'tish lozimki, simplast tashilish bo'yicha mineral va organik moddalar harakati, apoplast tashilishda esa suv va anorganik ionlar tashiluv ustunlik qiladi.

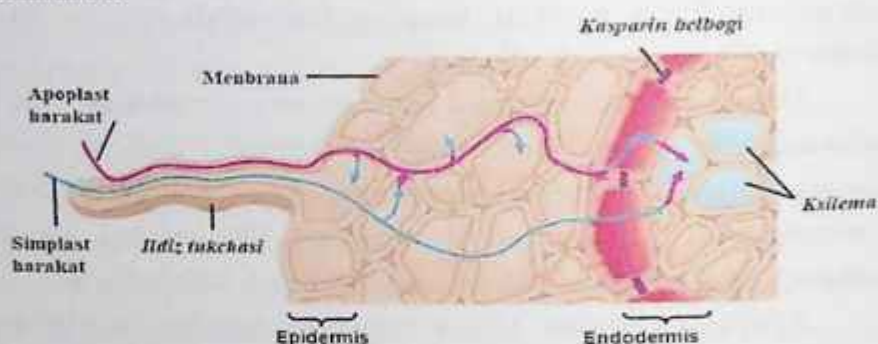
Tuproq eritmasining past konsentratsiyali muhitida, ildiz tukchalari zonasida so'rilgan ionlarning ko'pchiligi darhol rizodermadagi simplastga kiradi. Tuproq eritmasining yuqori konsentratsiyali muhitida ionlarning ko'p qismi (so'rilganlarning 50% gacha) apoplast orqali harakat qiladi (Ca va B asosan apoplast orqali ko'chiriladi).

Apoplast tashiluv. Qisqa masofaga, apoplast bo'ylab moddalarni tashish jarayoni ixtisoslashtirilgan to'qima hujayralari orqali amalga oshadi. Apoplast so'zini 1930 yilda Munch fanga kiritgan.

Apoplast bu- hujayra devorlari orasidagi suyuqlik bilan to'ldirilgan bo'shliq bo'lib, bunda o'simlik hujayralari membranasidan tashqaridagi bo'shli orqali suv va erigan minerallar harakatlanishi mumkin. Har qanday hujayradan tashqari bo'shliqda yuzaga keladigan suyuqlik va minerallar oqimlari apoplastik oqim yoki apoplastik transport deb ataladi. Bu yo'l qisqa bo'lsa ham ildizlarning tashqi muhit bilan aloqa sathini oshiradi.

Apoplastdagi ionlar eritma gradiyenti asosida harakat qiladi va bu harakat suv yordamida tezlashadi. Ionlar apoplastda endodermadagi Kasparin belbog'i deb ataluvchi qismiga qadar hech qanday hujayra membranasini kesib o'tmasdan harakatlanadi (60-rasm). Kasparin belbog'i suberin moddadan iborat qalin po'st bo'lib oziq moddalarini ildizning markaziy silindri tomon o'tkazmaydi. Bu, moddalarni qabul qilishning metabolik nazoratini ta'minlaydi. Bundan tashqari, markaziy silindrdan ksilema sharbati oqib chiqishini oldi olinadi. Hujayra

membranasini kesib o'tmagan va hujayra ichiga kirmagan, apoplast yo'li bilan harakatlangan mineral moddalar, Kasparin belbog'i hududida sitoplazmaga o'tib, simplast yo'li bilan harakat qiladi. Kasparin belbog'ini kesib o'tgandan so'ng, minerallar yana apoplast bo'ylab harakatlanishi mumkin. Biroq, minerallar hujayralarning plazmalemma va membranasini o'rtasidagi gidrofob to'siq orqali hujayra membranasidan endodermal hujayraning protoplastiga to'g'ridan-to'g'ri kirib borishi juda qiyin. Bunday holda, minerallar hujayra sitoplazmasi orqali simplast yo'li bilan harakatlanadi.



60-rasm. Suv va ionlarni ildiz bo'ylab tashish yo'llari.

Rasm <https://roboguru.ruangguru.com> saytidan tahrirlandi.

Apoplastni tashish tezligi simplastga qaraganda yuqori. Ushbu transport usuli orqali, simplastga nisbatan, suv ko'proq tashiladi.

Simplast tashiluv. Enduart Tangel 1879 yilda suv va unda erigan moddalarni hujayradan hujayraga sitoplazmatik to'r kanallari orqali plazmodesmalar yordamida tashilishini aniqladi. Bu simplast tashiluv deb nomlanib, bu atamani 1880-yilda Xanshtyen fanga kiritdi.

Simplast tashiluv mineral moddalar transportining asosiy yo'lidir. Ya'ni sitoplazmaga o'tgan moddalar hujayradan-hujayraga plazmodesmalar yordamida o'tadi. Plazmodesmalar hujayralar devorlarini kesib o'tuvchi, mikroskopik kanallar bo'lib, ular orasidagi taransport va aloqa vazifasini bajaradi. Ushbu kanallar hujayralar o'rtasida shakar, aminokislota va ionlar kabi kichik molekullarni (bir hujayraning ichki qismidan keyingi hujayraning ichki qismiga)

ashilishiga imkon beradi. Unda kattaroq molekulalar, jumladan o'simlik viruslari ham tashilishi mumkin.

Ionlarni hujayradan-hujayraga simplast tashilish samaradorligi plazmodesmalar soniga bog'liq. Eng kichik hujayralarni bog'laydigan plazmodesmalar soni 20 000-30 000 ga, ba'zan esa 100 000 ga yetadi. Plazmodesmalarning maydoni hujayra yuzasining 0,2-0,8% ni tashkil qiladi. Hujayra sirti birligiga to'g'ri keladigan plazmodesmalar soni to'qimalarga va hujayra devori yo'nalishiga qarab o'zgaradi.

Ildiz epidermisidagi plazmodesmalarning ko'pchiligi ildiz tukchalari devorlarida joylashgan. Bundan tashqari ildizning ko'ndalang kesimi markazidan uzoqlashgan sari, plazmodesmalar soni ortib boradi.

Plazmodesmalar nafaqat qo'shni hujayralar protoplastlarini bog'labgina qolmay, balki hujayra endoplazmatik to'rlarini desmotubula orqali yagona tizimga birlashtiradi. Ionlar protoplastga kirgandan so'ng endoplazmatik retikulunga kirishi mumkin. Har bir plazmodesma o'z kanalini o'z ichiga olganligi sababli, unga kiradigan ion sitozolga kirmasdan, simplast bo'ylab hujayradan-hujayraga o'tkazilishi mumkin.

Simplast bo'yicha moddalarning tashilishi diffuziyaga nisbatan jadalroq bo'ladi va uning tezligi 1-6 sm/soat atrofida bo'ladi. Moddalar tashilishini ushbu tipi energiya sarflanishini talab qilmaydi.

Simplastik transport ikki xususiyatga ega: birinchidan, moddalarni o'rta masofalarga ko'chirishda apoplast bo'ylab diffuziyadan ko'ra samaraliroq bo'ladi, ikkinchidan, u tashiladigan moddaning bevosita metabolik tartibga solinishini ta'minlaydi.

Yuqorida aytilganidek, endodermadagi kasparin belbog'ida apoplast yo'li bilan harakatlanayotgan ionlar simplastga qo'shiladi va simplast bo'ylab harakatlanadi. Bu harakat natijasida oziq moddalar traxeid va ksilema naylariga o'tkaziladi. Bu naylardagi shiralar transpiratsiya kuchi va ildiz bosimi asosida o'simlikning boshqa qismlariga tarqaladi.

9.3.Uzoq masofali transport.

Uzoq masofaga tashish. Uzoq masofali transport moddalarni o'simlik organlari bo'ylab harakatlanishi maxsus o'tkazuvchan tizim; transpiratsion oqim uchun ksilemadagi nay va traxeidlar, assimilyatsion oqim uchun esa floemadagi elaksimom naychalar orqali amalga oshadi.

9.3.1.Ksilema transporti.

Transpiratsiya va ildiz bosimi ta'sirida suv bilan birga erigan moddalar ksilema orqali yuqoriga qarab harakatlanadi.

P va K ning radioaktiv izotoplarini qo'llash, oziq moddalar transpiratsiya oqimi bilan birga harakat qilsada, ular ko'proq o'simlikning o'sayotgan qismlari, yosh barglari va mevalariga tashilishini aniqlashga imkon berdi.

Moddalarning ildizda tashilishi ularning assimilyatsiyasi bilan birga boradi. Ildizda N, P va S ning mineral shakllari organik birikmalar tarkibiga kiradi va ularning birlamchi assimilyatsiya mahsulotlari boshqa organlarga tashiladi. Oziqlanishdagi ortiqcha ionlar simplastik oqimdan ularni vakuolalarda to'plash orqali chiqariladi va kerakli miqdordagi oziq moddalar ksilemaga yetkazib beriladi. Shuning uchun korteks ildizning metabolik reaktori deb ataladi. Korteksdagi umumiy vakuolyar hajm, ildiz hajmining 80% ni tashkil qilib, o'simlikda oziq moddalar yetishmasligi vakuoladagi zaxiralar bilan yumshatiladi.

Ildizning buferlik roli ildiz tarkibidagi N, P, K va boshqa ozuqaviy elementlar sezilarli ortganda, ularning kurtaklardagi miqdorini nisbiy doimiyligi bilan namoyon bo'ladi. Tajribalarga ko'ra, P ta'minoti 4 barobar ortganda, ildizdagi P miqdori 3 barobar ko'paygan, lekin barglarda deyarli o'zgarmagan. Barg diagnostikasini o'tkazishda buni yodda tutish kerak.

Ksilema shirasi tarkibi. Ksilema shirasi tarkibida asosan anorganik moddalar uchraydi. Ammo ayrim hollarda aminokislota, amidlar va alkaloidlar hamda shu kabi azotli birikmalar, organik kislotalar, fosfororganik efirlar, S saqlovchi birikmalar, qand moddalari va ko'p atomli spirtlar hamda fitogormonlari ham uchraydi.

Ksilema shirasida o'z rivojlanishini tugatayotgan traxeidlar vakuolalari hamda sitoplazmadan o'tgan anchagina murakkab moddalar ham uchrashi mumkin.

Ammo ksilema shirasida saxaroza deyarli uchramagani holda floemadagi uning miqdori 450-470 mM bo'lishi mumkin. Aminokislotalarni ksilema shirasidagi miqdori juda kam 0,7-2,6 mg/ml bo'lgani holda floema shirasidagi tarkibida anchagina ko'p (13-15 mg/ml atrofida). Shuningdek, Mg va K ning ksilema shirasidagi miqdori mos ravishda 0,3-1,1 va 2,4- 4,4 mM/l bo'lgani holda floema shirasidagi ushbu ko'rsatkichlar 3,5- 5,8 hamda 39-46 mM/l atrofida (46-jadval).

46-jadval.

**Bir yillik lyupindagi ksilema va floema shirasi
konsentratsiyasining qiyosiy tarkibi.**

Moddalar	Ksilema mg/l	Floema
Aminokislota	0.7-2.6	13,0-15.0
	Mm	
Saxaroza	-	450-470
K	2.4-4.6	39,0-46,0
Na	2.2-2.6	4,4-5,2
Ca	0.4-1.8	0,5-1,6
Mg	0.3-1.1	3,5-5,8
Nitratlar	-	0,003
pH	5,9	8,0

Ksilema shirasidagi organik moddalar tarkibi o'simlikning turiga, tashqi muhit eritmasi tarkibidagi ionlarning miqdoriga va tabiatiga qarab o'zgarib turadi. Masalan, o'simlik ildizlari tarkibida anionlarga nisbatan o'zlashtirilishi yengil bo'lgan kationlar ko'p bo'lgan tuzli eritmaga joylashtirsak, unda o'simlik tomonidan anionlarga nisbatan kationlarni ko'proq o'zlashtirishini ko'rishimiz mumkin.

Ushbu holda o'simliklar o'zlaridagi anionlar yetishmasligini organik anionlar, masalan, suksinat, malat, sitrat va boshqa shu kabi karbon kislotalarini sintezlash tufayli bartaraf etishadi. Agarda o'simlik o'sayotgan muhitda yuqori nitratreduktaza faolligiga olib keluvchi hollar

ko'p bo'lsa, ksilema shirasining tarkibida lizin, aspartat, glutamat va boshqa shu kabi aminokislotaning miqdori ko'p bo'ladi.

Ksilema shirasining o'ziga xos xususiyatlaridan biri vakuola shirasi tarkibidan keskin farq qilishidir. Masalan, no'xat vakuolasidagi K ionlarining miqdori 55-78 mM/l bo'lgani holda uning ksilema shirasidagi miqdori bor yo'g'i 2-4 mM/l atrofidadir.

Ksilema tashiluvining mexanizmi. Ushbu tashiluvda asosan ikkita jarayon, ya'ni ksilemaning to'lishi va uni bo'shashi alohida o'rin tutadi.

Ksilema shirasining to'lishi. Bu hol ayniqsa ildiz tukchalari orasida jadal ketadi. Hozirgi tasavvurlarga qaraganda ildiz tukchalari zonasida ksilemaning suv va unda erigan moddalar bilan boyishida bir yoki ikkita ion tashuvchi nasos qatnashadi. Asosiy ion tashuvchi nasos ildiz qobig'i parenximalari va rizoderma hujayralari plazmolemmasida joylashgandir. Ion tashuvchi nasoslar H^+ sifatida ish ko'rsatuvchi H^+ -ATFazalar tufayli, ehtimol proton ko'chiruvchi oksidlanish-qaytarilish zanjirining faoliyati tufayli idora qilinishi mumkin. Ildizning ushbu qismidagi hujayralar devoridan kationlar va anionlar uning sitoplazma qismiga o'tadi.

Suv va unda erigan moddalarning Kasparin belbog'lari mavjud bo'lgan endoderma hujayralari orqali tashiluvi faqatgina simplast orqali bo'ladi. Traxeidlar yoki o'tqazuvchi naylarga bevosita tutashgan hujayraning parexima tutamlarida, traxeal elementlar devorlaridagi teshikchalar orqali moddalarni uning ichiga chiqaruvchi ikkinchi bir nasos ham ishlashi mumkin.

Ushbu ikkala nasosning faol ishlashi tufayli o'tkazuvchi to'qimalar va traxeidlarda osmotik potensial va buning natijasida esa so'rish kuchi oshishi mumkin. Ushbu jarayonlarning barchasi o'tkazuvchi to'qimalar va traxeidlarda gidrostatik bosimning ortishiga bu esa o'z navbatida suv va erigan moddalarni ildizdan yer ustki qismlariga ko'tarilishiga sababchi bo'ladi.

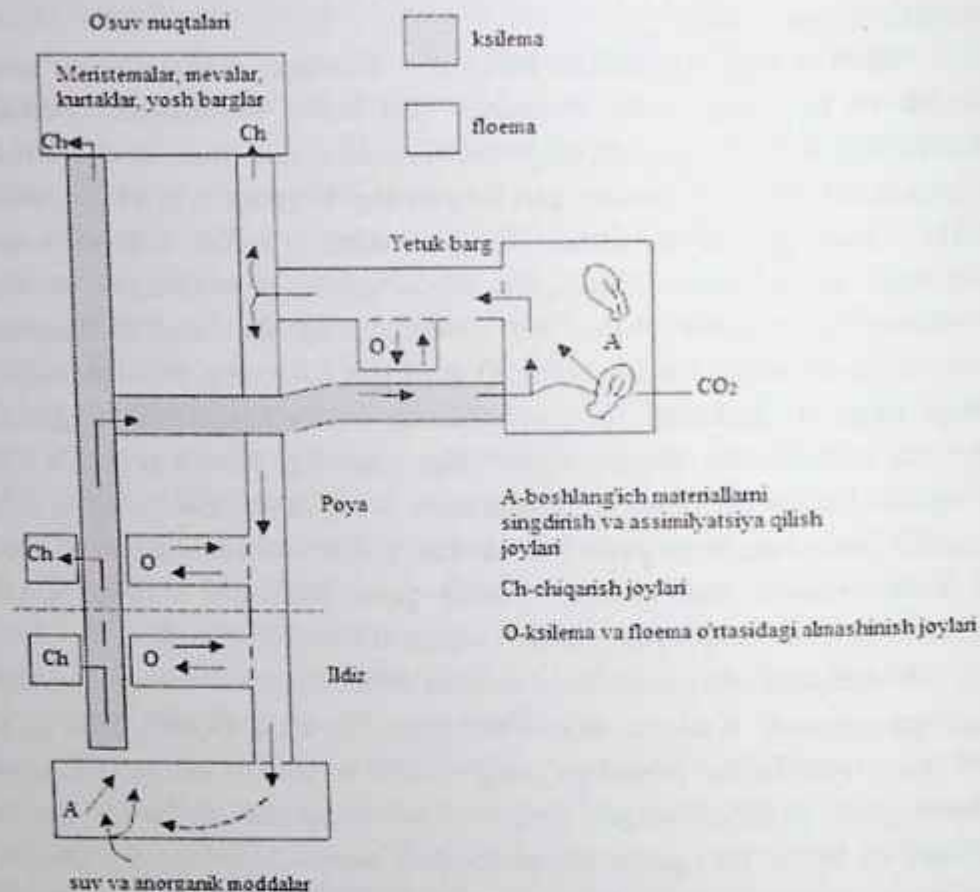
Ksilema tomirlari orqali ionlarning harakatlanishi tomirlarning devori bilan uzluksiz o'zaro ta'sirida sodir bo'ladi. Ksilemaning hujayra devorlarida manfiy zaryadli ko'plab joylar mavjud bo'lib, ular kationlarni

tanlab bog'lashi va shu bilan ularning ksilema bo'ylab tashishini susaytirish mumkin.

Shuni ta'kidlash kerakki, ksilemaga kiradigan ionlarning bir qismi kurtak va barglarga yetib bormaydi. Bu ionlar ksilemadan floemaga o'tishi yoki ildiz, poya, barg to'qimalari orqali tashqi muhitga chiqarilishi mumkin (61-rasm). Masalan, qari barglardagi K yomg'ir ta'sirida yuvilib turishi, hamda vegetatsiyaning oxirida uning o'simlik ildizlari orqali tuproqqa chiqarilishi aniqlangan. Shuningdek, nishonlangan atomlar usulidan foydalanish (^{32}P , ^{42}K) moddalarning ksilemadan floemaga o'tishini aniqlashga imkon berdi. O'simlikda kaliyning konsentratsiyasi unga mineral moddalar va suv yetkazib berilishiga qarab o'zgaradi. Poyada ksilemaning floema tomirlariga yaqinligi tizimli ravishda ular o'rtasida kuchli diffuziya almashinuvini ta'minlaydi. Bu yerda K ning muhim qismi barglarga yetib bormasdan, teskari tashishda ishtirok etadi. K ning osmotik faol modda sifatida qayta ishlanishi ksilema orqali tashiladigan suv miqdorini sezilarli darajada oshirishi mumkin.

Ksilemada ion oqimi ham qo'shni tirik hujayralar tomonidan faol tartibga solinadi. Ksilema shirasi tarkibida biron bir element juda ko'p bo'lsa, u tomirlardan poyadagi jamg'aruvchi to'qimaga chiqariladi. Ular shuningdek, yetishmayotgan oziq moddalarining manbai bo'lib xizmat qilishi va kerak bo'lganda ularni ksilema shirasi tarkibiga o'tkazilishi mumkin. Shunday qilib, poya o'simlik organizmining moddalar bilan ta'minlanishining bir xilligini ta'minlovchi ildizdan keyingi ikkinchi bufer sig'imi hisoblanadi. Buning yordamida o'simlikda o'sayotgan ildizlar turli darajada oziq moddalari bilan ta'minlangan tuproq qatlamlari bo'ylab harakat qilganda, yerusti organlariga yetkazib berishda uzilishlar bo'lmaydi.

Suv va unda erigan moddalarning transpiratsiya natijasida o'simlik tanasi bo'ylab yuqoriga ko'tarilishi passiv holatda, fizika-kimyo qonunlariga asosan metabolik energiya sarflanmasdan ro'y beradi. Ammo ushbu holda, barglar og'izchalarini ochiq holatda ushlab turish uchun sarflangan energiya miqdori mustasnodir, chunki bunda qisman energiya sarflanadi.



61-rasm. O'simlikdagi suv, ionlar va assimilyatsiya mahsulotlarning aylanish sxemasi.

Ksilema to'qimalari bo'ylab suv va unda erigan moddalarning harakati juda yuqori bo'lib ayrim hollarda uning tezligi soatiga bir necha o'n metr bo'lishi mumkin. Ammo traxeidlar bo'yicha tashiluvning tezligi anchagina kam. Chunki, bunda suvda erigan moddalarga traxeid naylari devorlariga yopishib turgan birlamchi hujayralar devorlaridan o'tishga to'g'ri keladi.

Ksilemaning shirasi kerakli joyga yetib kelganidan so'ng, suv va unda erigan moddalar hujayra membranalariga (apoplast) va mezofill hujayralarining sitoplazmasiga kiradi.

Ksilema shirasining bo'shashi. O'simlikning turiga va uning mineral oziqlanishi sharoitiga qarab, yuqoriga ko'tariluvchi oqimning harakatlanish jarayoni mobaynida ksilema shirasi tarkibidagi moddalar, xususan, amidlar, aminokislota, organik kislotalar va boshqalarning miqdori son va sifat jihatidan o'zgarib boradi. Masalan, makkajo'xori va loviya o'simligi ildizlarining o'suvchi qismlariga tashqi muhitdan o'tgan Na ionlari ksilema shirasidan ildizning boshqa yetuk qismlaridagi nisbatan katta hujayralarga o'tishi natijasida ushbu ionning ildiz bo'yinchasi ksilema shirasidagi miqdori ikki va undan ortiq marotaba kamayib ketishi mumkin. Shuningdek, Na ionlarining ksilema shirasi tarkibidan chiqishi poya to'qimalarida ham davom etadi.

Ksilemaning boshqa bir ion bo'lgan nishonlangan ^{42}K kationlari anchagina suv yutuvchi poya qobig'i ksilema parinxemalari to'qimalari hujayralarida ham ko'plab uchraydi. Shuningdek, baqlajon barglari ksilema shirasi tarkibida ham K, Ca, P va NO_3^- ionlarining miqdori poya shirasidagiga nisbatan ko'pligi aniqlangan. Barg hujayralari ksilema shirasi tarkibida o'simlikning boshqa qismidagiga nisbatan ionlar miqdorining ko'p bo'lishligini ksilema to'qimalarining oxiri bo'lgan barg tishchalari-gidatodlaridan ajraluvchi shira miqdorini aniqlash orqali ham bilish mumkin. Chunki, ushbu ksilema shirasi tashiluv orqali ildiz hujayralariga so'rilgandan boshlab, barglardan chiqqanigacha bo'lgan yo'lni bosib o'tgan hamda barglarga kiruvchi shiraga nisbatan ham kambag'alroqdir.

Ksilema shirasining bo'shashi ya'ni ksilema to'qimalaridan suv va ionlarning chiqishi ksilema tomirlarining gidrostatik bosimi, transpiratsiyalovchi kuchi va atrof-muhit hujayralarining ta'siri bilan izohlanadi.

Barg tomirlari to'plamlari barg to'qimalarining taxminan $\frac{1}{4}$ qismini tashkil qiladi. Barg plastinkasining 1 sm^2 dagi tomir to'plamlari shoxlarining umumiy uzunligi 1 m ga etadi. Yaproq to'qimalarining tomir tizimi bilan bunday to'yinganligi uning mezofill hujayralari bilan yaqin aloqada bo'lishini va bargdagi ksilemaning quyilishini ta'minlaydi. Suv va unda erigan moddalar ksilema tomirlarining teshiklari orqali hamda H^+

nasosi ishtirokida hujayra devorlariga (apoplast) va mezofill hujayralarining sitoplazmasiga kiradi.

Mezofill hujayralarga ionlarning uzluksiz yetkazib berilishi o'sayotgan bargni yangi moddalar hosil bo'lishi uchun zarur bo'lgan noorganik tuzlar va azotli birikmalar bilan ta'minlaydi. Yakuniy o'lchamiga yetgan yetuk bargda transpiratsiya oqimi bilan moddalarni yetkazib berish ularga bo'lgan ehtiyojdan oshib ketadi va osmotik bosimning sezilarli darajada oshishi xavfi mavjud.

47-jadval.

G'o'zaning halqalangan poyasida qandlarning va mineral oziqlanish elementlarining miqdori, mg/g (bitta halqalangan qism uchun hisoblangan).

Moddalar va kimyoviy elementlar	Normal o'simlik	Halqalangan o'simlik	Normal va halqalangan o'simlik o'rtasidagi farq
Halqa ustida			
Qandlar	1.675	1.858	+0.183
N	95.60	100.50	+4.90
P	30.76	32.84	+2.08
K	97.50	98.95	+1.45
Ca	43.20	40.40	-2.80
Halqa ostida			
Qandlar	2.255	1.900	-0.355
N	119.10	110.50	-8.60
P	39.35	38.70	-0.65
K	138.40	132.25	-6.15
Ca	59.98	57.05	-2.93

Messon va boshqalar (1940)

Kuznetsov V.V., Dmitriyeva G.A. bo'yicha, (2005)

Ksilema shirasi bilan birga bargga keluvchi anorganik ionlar, N va P ning har xil birikmalari bargning o'sishi hamda hujayra hajmining o'zgarishi davrida ular osmotik potensialining ushlab turishi uchun ham zarurdir. Ksilema komponentlari uchun o'sayotgan barglar eng kuchli akseptorlar hisoblanadi. Ammo ksilema to'qimalari bo'ylab barglarga

kelayotgan va transpiratsiyalanayotgan suvning miqdori hujayralar hajmidan 5-10 marotaba kattadir.

Binobarin barg hujayralariga ksilema shirasi bilan birga ionlar ham tashilishi tufayli, xlorenxima hujayralarining tuzlar bilan to'yinishi ham ro'y berishi mumkin. Barg to'qimalarida ortiqcha ionlardan qutulish yo'llari uch xil bo'lishi mumkin:

a) hujayra devorlarida, vakuolalarda, mitoxondriyalarda tuzlarning qiyin eruvchi cho'kmalarining paydo bo'lishi;

b) ionlarni floema to'qimalariga o'tkazilishi;

d) sho'rlangan tuproqlarda o'sayotgan o'simliklarda maxsus hosilalar masalan, tuz bezchalari va tukchalarida tuzlarning yig'ilishi.

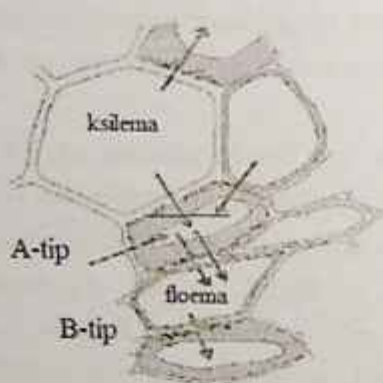
Evolyutsiya jarayonida bu o'simliklar bir necha turdagi tuz bezlarini hosil qilgan: ba'zi hollarda tuz maxsus pufak shaklidagi hujayralarda to'planadi, boshqalarida esa bezli hujayralar orqali barg yuzasiga doimiy ravishda chiqariladi, so'ngra yomg'ir bilan yuviladi yoki shamolda uchib ketadi.

Barglardan ionlarning chiqishi. Deyarli barcha elementlar, Ca va B dan tashqari, yetuklikka erishgan va qarishni boshlagan barglardan yosh barglar yoki mevalarga oqishi mumkin (reutilizatsiya). Floemada tashilish bo'yicha kationlar orasida asosiy o'rin K ga tegishli bo'lib, u umumiy kationlarning taxminan 60% ni tashkil qilishi mumkin. Barcha ikki valentli ionlardan faqat Mg floema orqali sezilarli miqdorda harakat qiladi. Fe, Mn, Zn va Mo ham floema orqali harakat qiladi, ammo ularning konsentratsiyasi boshqa hujayralardagi o'rtacha darajadan oshmaydi.

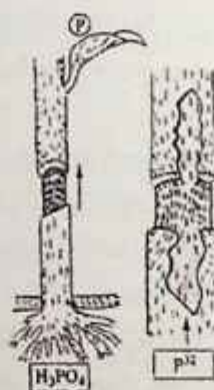
Floemada tashilish bo'yicha anionlar orasida esa fosfat ustunlik qiladi. P ning bir qismi noorganik fosfat shaklida, ikkinchisi organik birikmalarda (geksoza fosfatlar, nukleotidlar, nuklein kislotalar) shaklida tashiladi. Boshqa anionlardan Cl⁻ har doim elaksimon nay elementlarida topiladi, ularning konsentratsiyasi asosan tuproqdagi va o'simlikning o'zida xloridlarning umumiy darajasiga bog'liq. Nitratlar va sulfatlar ma'lum sharoitlarda (ko'p ta'minlanishi, fotosintez reaksiyalarining sekinlashishi) ham pastga oqim bilan tashiladi. Shu bilan birga, organik birikmalar tarkibida N va S ning bargdan chiqishi ko'proq xosdir.

Reutilizatsiya jarayonida asosiy mineral elementlardan P, K, Na, S, Cl, N va boshqalar ikki valentli ionlardan faqat Mg floema orqali katta miqdorda harakatlanadi. Mikroelementlar (Fe, Mn, Zn, Mo) oz miqdorda floema orqali tashiladi. Fe hujayra ichidagi pH darajasida erimaydigan bo'lganligi sababli, xelat kompleksi sifatida harakat qiladi. Elementlar yo'ldosh hujayralar orqali ksilemadan floemaga va floemadan ksilemaga o'tadi. Bu hujayralarda sitoplazmatik tomonda joylashgan hujayra membranalari yuzasida o'simtalar va shoxlangan taroqsimon o'simtalar hosil bo'ladi.

Ushbu yo'ldosh hujayralari ikki xil bo'ladi: A tipi ksilema va floema o'rtasida ko'priq bo'lib xizmat qiladi, B tipi floema bo'ylab tashiladigan substratlarni parenxima simplastiga yoki tomirlar to'plamining qobiq hujayralariga o'tkazish uchun javobgardir (62-rasm).



62-rasm. O'tish hujayralarining sxematik tasviri va uzatishning asosiy yo'nalishlari.



P^{32} ming. imp./min		
Po'stloq	Yog'ochlik	Po'stloq
2,8	8,2	2,8
	16,2	
2,3	6,7	2,3

63-rasm. Fosforning yog'ochlik va po'stloq bo'ylab harakatlanish sxemasi. Rubin (1966).

Ksilema tashiluvining boshqariluvu. Ksilema to'qimalari shirasining suv va unda erigan moddalarga to'lishi avvalo H^+ nasosining va boshqa ildiz zonasida joylashgan hujayra membranalarining ion nasoslari faolligiga bog'liq. Bu faollik birinchi navbatda nafas olish jarayonining energetikasi bilan bog'liqligi tufayli ildizning assimilyatsiya mahsulotlari va kislorod bilan ta'minlanganligiga bevosita bog'liqdir.

Ushbu jarayonda fitogormonlarning qatnashishi hozircha to'la o'rganilmagan.

Abzis kislotasi o'simliklarning "qarish" gormoni bo'lib, u daraxtlardagi barglarning to'kilishiga olib keladi va shu orqali, tashish jarayonlarini tartibga soladi. U ildiz hujayralari membranalarining suv o'tkazuvchanligiga ta'sir qiladi va K^+/Na^+ selektivligini o'zgartiradi. Ksilema tashiluvining boshqa bir boshqaruvchisi transpiratsiya jarayoni bo'lib uning jadalligi barg og'izchalari tufayli boshqariladi.

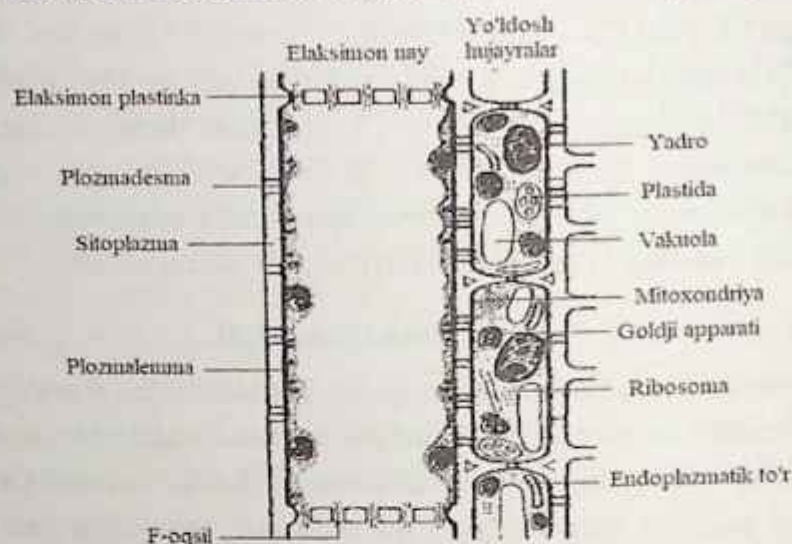
9.3.2. Floema transporti.

Barglarda sintezlangan assimilyatsiya mahsulotlari floemaga o'tadi. Floema tuzilishi va metabolik jihatidan maxsuslashgan bir necha qavat hujayralardan iboratdir. O'simliklarning kelib chiqishiga qarab floemadagi tashiluv jarayonlarida qatnashuvchi hujayralar ham har xil bo'ladi. Masalan, ochiq urug'li o'simliklarda tashiluv jarayonlari to'rsimon hujayralar tufayli bo'lsa, yopiq urug'lilarda elaksimon nay tomirlari orqali bo'ladi. Parenximaning yo'ldosh hujayralari energetik vazifani bajarsa, parenximaning boshqa hujayralari zaxiralovchi yoki uzatuvchi vazifasini o'taydi. Ammo yuqoridagi barcha tip hujayralar bir-biri bilan o'zaro aloqada bo'ladi.

Floemaning tuzilishi. Floemaning tuzilishida asosan, ikki tipdagi elementlar qatnashadi. Bular elaksimon nay va yo'ldosh hujayralardir.

Elaksimon nay. Bular yupqa devorli cho'zilgan hujayralar bo'lib, ularning uchlari bilan bog'langan va uzluksiz naycha hosil qiladi. Hujayralar orasidagi qobiqlarda ko'plab elakka o'xshash teshiklar mavjud. Shuning uchun eleksimon nay deb ataladi. Elaksimon naylarda tarkibida kichik sondagi mitoxondriyalar va plastidalar hamda nodonador endoplazmatik retikulum tutgan protoplast har tomondan plazmolemma bilan o'ralgan bo'ladi. Elaksimon naylarda tonoplast yemirilgan bo'ladi. Shuningdek, yetuk eleksimon naylarda yadro ham bo'lmaydi. Ko'ndalang hujayra devorlari to'rsimon plastinkalar plazmalemmanidan chiqqan hosilalar bo'lib ular o'z navbatida kalloza polisaxaridi va ko'ndalangiga joylashgan aktinsimon F-oqsillarining fibrillari bilan to'lgan bo'ladi

(64-rasm). Elaksimion naylar yo'ldosh hujayralar bilan o'ralgan bo'lib, ular bir qancha plazmodesmalar tufayli bir-biri bilan bog'langan bo'ladi.



64-rasm. Elaksimion nay va yo'ldosh hujayralarning tuzilishi.

Yo'ldosh hujayralar. Yo'ldosh hujayralar yoki kuzatuvchi hujayralar elaksimion naylar bo'ylab joylashgan yirik yadroli parenxima hujayralaridan iboratdir. Bu hujayralar ko'p miqdorda ribosomalar va mitoxondriyalar tutishi bilan ham xarakterlanadi. Ayrim hollarda ushbu mitoxondriyalar to'plami mitoxondriyalar retikulumi ham deb ataladi. Ushbu hujayralarning devorlarini ko'p sonli plazmodesmalar teshib o'tgandir. Shuning uchun ham floemaning kuzatuvchi hujayralarini teshib o'tgan plazmodesmalarning soni, barg mezofill hujayralariga nisbatan 3-10 marotaba ko'pdir. Yo'ldosh hujayralar hujayra devorining boshqa bir o'ziga xos tomoni bu ularda plazmalemma hisobiga juda ko'p labirintlar hosil qilganligidir. Bu esa o'z navbatida ular yuzasining keng bo'lishiga olib keladi.

Barg plastinkasida o'tqazuvchi tizimning shakllanishi. Barglardagi mavjud umumiy to'qimalarning 25% i o'tkazuvchi tizim hissasiga to'g'ri keladi. O'tkazuvchi tizimning uzunligi 1 sm yuzaga nisbatan 20-100 sm atrofida bo'lishi mumkin. Ammo ushbu ko'rsatkichning faqatgina 5% yirik o'tkazuvchi to'qimalar hissasiga to'g'ri keladi. Qolgan 95% i ingichka o'tkazuvchi to'qimalardir.

O'tkazuvchi to'qimalar tutamlariga kiruvchi nisbatan qattiq tomirlar ksilema va yaxshi rivojlangan floemadan iboratdir. Eng kichik tutamlar tarkibiga bir-nechta traxeal elementlar kiradi. Floema esa kuzatuvchi hujayra bilan bitta to'rsimon naydan iboratdir. Floema tutamlarining oxirgi qismi faqat parenxima hujayralarini tutadi.

Binobarin barglarda sintezlangan assimilyatsiya mahsulotlari floemaning o'tkazuvchi tizimiga o'tishi avvalo kuzatuvchi hujayralar va parenxima hujayralariga o'tishidan, so'ngra esa uzoqqa tashishga moslashgan maxsus elaksimon elementlarga o'tishi tufayli bo'ladi.

Barglardagi assimilyatsiya mahsulotlarining tashiluvchi qattiq tartiblashgan, ya'ni mezofill hujayralaridagi har qaysi mikrozonada sintezlangan fotosintez mahsulotlari eng yaqin va kichik tutam-o'tkazuvchi to'qimaga, so'ngra esa floema hujayralari orqali yirik tomirlar tomonga qarab harakatlanadi. Shunday qilib har bir mikrozona tarkibiga bor-yo'g'i bir nechta mezofill hujayralari kiradi xolos.

Floema shirasining tarkibi. Floema shirasidagi qandlarning tashiluvchi asosiy formasi bu saxarozadir. Shu sababli floema shirasi tarkibida saxarozani Glyukoza va fruktozaga parchalovchi ferment invertaza fermentining faolligi juda ham kam. Floema shirasida saxarozaning miqdori barg mezofill hujayralaridagiga nisbatan 10-30 marotaba ortiq bo'lib quruq moddaga nisbatan 80-85% yoki 0,8-1,0 mol/l atrofidadir. Floemaning to'rsimon naylarida boshqa qandlar ham tashilishi mumkin.

Floema shirasi tarkibidagi azotli birikmalar masalan, oqsillar, amidlar, aminokislotalarning miqdori 0,5% atrofida bo'ladi. Floema shirasi tarkibida organik kislotalar, vitaminlar, fitogormonlar masalan, auksin, gibberellinlar, sitokininlar va anorganik tuzlar (1-3% atrofida) ham uchraydi. Floema shirasining o'ziga xos tomonlaridan biri bu unda K^+ ionlarining ko'pligi (50-200 mM) va pH (8,0-8,5) ko'rsatkichining balandligidir.

Aminokislota uzoq masofali glutamin, glutamat, asparagin, aspartat va serin hoida floemada harakatlanishi, undan qo'shni to'qimalarga va qo'shni to'qimalardan floemaga o'tishi mumkin.

Floema shirasi tarkibida oqsil, jumladan fermentativ faol oqsillar, nuklein kislotalar va adenozin fosfatlar va vitaminlar topilgan bo'lib, ularning floemada harakatlanishi dargumon. Chunki ular elak naychalari tizimida – akseptor to'qimalarda zaif harakat qiladi. Ko'pgina organik kislotalar floemada mavjud bo'lib, ularning miqdori past. Ular harakati membranalar yoki plazmodesma orqali sodir bo'ladi.

Fitogormonlar, o'sish regulyatorlari o'simlik bo'ylab harakatlanishi mumkin. Shuningdek, sitokininlar va gibberellinlar ksilema va floema shirasi tarkibida topilgan. Ular ildizda sintez bo'ladi ehtimol, o'simlik bo'ylab oson harakatlanishi mumkin. Shuningdek, auksin va absizik kislota ham ildizda sintezlanadi. Ikkalasi ham floema shirasi tarkibida aniqlangan. Ko'pgina boshqa tabiiy va sintetik moddalar o'simlik bo'ylab harakatlanadi.

Floemadagi tashiluv mexanizmlari. Floemaning to'rsimon naylarida assimilyatsiya mahsulotlarining harakatlanish tezligi 50-100 sm/s bo'lib asosan uchta bir-biriga bog'liq jarayonlardan iboratdir. Bular floema shirasining to'lishi, assimilyatsiya mahsulotlarining to'rsimon elementlarda tashiluvi va floemadan shiraning chiqishi.

Floema shirasining to'lishi. Hujayra devorlarining erkin bo'shlig'ida (apoplastda) barglardagi umumiy qandlarning 20% qismiga yaqini bo'lishi mumkin. Ushbu qandlar asosan saxarozadan iborat bo'lib barg mezofill hujayralarining fotosintezi natijasida hosil bo'ladi.

Qandlarning osmotik konsentratsiya miqdori, ingichka o'tkazuvchi tutamlardagiga qaraganda, mezofill hujayralarida kam bo'ladi. Keyingi tashiluv jarayonlarida ham qandlarning miqdori bir muncha orta boradi. Masalan, ingichka tutamlardan o'rtacha tutamlarga undan esa barg tutamlariga o'tgan sari qandlarning miqdori orta boradi, ammo mezofill hujayralaridan ingichka tutamlarga o'tganidagiga nisbatan ancha kam o'zgaradi.

Binobarin bargdagi o'tkazuvchi tizimning assimilyatsiya mahsulotlari bilan to'lishi qandlarning konsentratsiyasi gradiyentiga qarama-qarshi ravishda, energiya sarflanishi bilan boradi.

Hozirgi zamon adabiyotlari ma'lumotlariga qaraganda yo'ldosh-hujayralar plazmalemmasida ya'ni floemaning boshlang'ich parenxima

hujayra membranalarida tashqariga ishlaydigan H^+ -nasoslari mavjud. Apoplastdagi ushbu H^+ nasoslarining ishi tufayli K^+ ionlari va saxaroza xlorenxima hujayralariga o'tadi. Shuning bilan bir vaqtda floemaning boshlang'ich hujayralari plazmolemmalarida vujudga kelgan pH gradiyenti ushbu hujayralarga saxarozaning H^+ ionlari simporti bilan birgalikda ko'chirilishiga olib keladi.

Membranalar orqali H^+ ionlarining ko'chirilishi ushbu jarayonda gradiyent konsentratsiyasi bo'yicha ketsa, qandlarning tashiluviga unga teskarisi bo'ladi.

Hujayraga kirgan H^+ ionlari faoliyati K^+ ionlariga bog'liq bo'lgan H^+ nasosining ishi tufayli yana tashqariga chiqariladi. Saxaroza va K^+ ionlari ko'p sonli plazmodesmalar orqali to'rsimon naylar bo'shlig'iga o'tkaziladi. Floema to'qimalariga mezofildan aminokislota va boshqa metabolitlar ham yuqoridagi kabi o'tadi.

Yuqorida keltirilgan mexanizm faqatgina to'rsimon naylarda saxarozaning yig'ilishini tuchuntirib qolmasdan, balki, nima sababdan to'rsimon naylarda protonlar konsentratsiyasi kam, ammo K miqdori ko'pligi sababini ham izohidir. To'rsimon naylarda osmotik faol moddalar miqdorining ortishi unga atrof-muhitdan suvning kelishiga, avvalo ksilema to'qimalaridan o'tishiga sababchi bo'ladi.

To'rsimon naylarda moddalarning tashiluviga. Assimilyatsiya mahsulotlari to'rsimon naylarda harakatlanishi simplast tashiluvning o'ziga xos tomonlari bo'lib uning mexanizmi hozircha aniqlangan emas.

Hozirgi vaqtda birmuncha asoslangan deb E.Myunxenning bosim ostida oqish gipotezasi qaraladi. Ushbu gipotezaga, asosan, simplast asosida fotosintezlovchi hujayralarda to'planuvchi saxaroza tufayli va assimilyatsiya mahsulotlaridan foydalanuvchi to'qimalar o'rtasida (masalan, ildiz hujayralari) osmotik gradiyent vujudga keladi va u to'rsimon naylarda gidrostatik bosim gradiyentiga aylanadi. Buning natijasida floemada barglardan ildizlarga yo'nalgan suyuqlik harakati yo'nalishi hosil bo'ladi. Hozirgi vaqtda ushbu gipoteza assimilyatsiya mahsulotlarining uzoqqa tashiluviga omili bo'lgan floemaning to'lishi va bo'shashishi mexanizmlarini o'rganish tufayli birmuncha tasdiqlangan.

To'rsimon naylar plazmalemmasidagi tanlab o'tkazuvchanlik xossasi bosim ostida floema shirasi harakatlanishining asosiy omilidir.

Yuqorida ko'rsatib o'tilgan floema shirasining tashiluv mexanizmi qaysidir jihatlaridan ksilema shirasining ildiz bosimi natijasida ildizlardan barglarga tashiluv jarayoniga o'xshab ketadi. Ushbu o'xshashlik ayniqsa, bahor vaqtlarida jarohatlangan daraxtlar va toklarning "yig'lashi" misolida shira tarkibida qandlarning anchagina ko'pligi jihat bilan yanada yaqqol tasdiqlanadi.

Boshqa bir farazga ko'ra, floemada harakatlanish kuchli elektroosmotik jarayon tufayli sodir bo'lishi mumkin, deb qaraladi.

Floemaning bo'shalishi. Floemaning bo'shalishi uchun asosiy rol bu to'rsimon naylardagi gidrostatik bosimning oshishidir. Bundan tashqari jadal o'suvchi va zaxiralovchi organlarning floemadan assimilyatsiya mahsulotlarini tortishi ham alohida o'rin tutadi. Akseptor zona hujayralarining plazmalemmasida H^+ nasoslari ishlaydi. U bir tomondan to'rsimon naylarga ta'sir qilib apoplastning hujayra devorlariga K^+ ionlari va saxarozaning berilishini amalga oshirsa, ikkinchi tomondan K^+ ionlari va saxarozani akseptor to'qimalarining simplastiga o'tishini amalga oshiradi. Saxarozaning yutilishi protonlar simporti bilan membrana tashuvchilari orqali amalga oshsa, K^+ ionlarining yutilishi elektrik gradiyent asosida bo'ladi.

Zaxiralovchi organlar hujayralarida, masalan, qand lavlagi ildizmevalarida saxaroza vakuolalarda yig'iladi. Bunda apoplast orqali K^+ ionlari faol ko'chiriladi va bu hol saxarozaning tashiluviga yordam beradi deb faraz qilinadi. Vakuolaga K^+ ionlarining yoki saxarozaning tashiluv mexanizmi haqida aniq bir fikr yo'q.

Floema tashiluvning boshqarilishi. Assimilyatsiya mahsulotlarining mezofill hujayralari sitoplazmasidan (donor) akseptor-organlar hujayralariga tashiluv, masalan, ildizga tashiluv o'z mexanizmlariga ega bo'lgan bir qancha tashiluv tizimlarini o'z ichiga oladi. Masalan, donor darajasida bu xloroplastlarda fotosintez jadalligini boshqarish, ATF sitoplazmaga kirishi va ularning saxaroza sintezi uchun ishlatilishidir.

Floemali tashilish mexanizmida asosiy o'rinni floema boshlang'ich qismlarining bo'shalishi tutadi. Ushbu floema hujayralarining bo'shalishi asosida fitogormonlar, xususan, auksin tufayli faollanuvchi H^+ nasoslarining ishi yotadi. Abstsizat kislotasi esa H^+/K^+ almashinuvni to'xtatadi. Abstsizat kislotasi miqdori noqulay muhit omillari ta'sirida masalan, suv yetishmasligida ortadi.

Floemali tashiluvning boshqarilishida yana bir asosiy rol bu assimilyatsiya mahsulotlarining foydalanilishi zonasidagi floemaning bo'shalish jadalligidir. Abstsizat kislotasi gormonining atroflicha ta'siri bo'shalish zonasidagi assimilyatsiya mahsulotlarining berilishini yengillashtiradi.

Floemali tashiluvning boshqarilishi saxarozaning membrana tashuvchilari tufayli ham bo'lishi mumkin. Masalan, xloroplastlardagi jadal fotosintez jarayonining borishi tufayli to'rsimon naylarda assimilyatsiya mahsulotlarining miqdori ortadi. Ushbu assimilyatsiya mahsulotlaridan foydalanuvchi organlar to'rsimon naylarida esa turgor bosimi ortadi va bu ikki rol qand tashuvchilari ishini ingibitorlaydi.

Floema bo'ylab assimilyatsiya mahsulotlari tashiluvining faollashishi o'tkazuvchi tutamlar orqali elektrik impulsning o'tishi tufayli ham bo'lishi mumkin. Shuningdek, floemali tashiluv o'simlik organizmining yetarli miqdorda K bilan ta'minlanganligi hamda haroratga ham bog'liqdir. Chunki, assimilyatsiya mahsulotlari harakatlanishining mexanizmi fermentlar va ion nasoslari ishiga tubdan bog'liqdir. Shuningdek, tashiluvda qatnashuvchi nasoslarning energiya bilan ta'minlanishi uchun kislorod ham zarurdir.

Ksilema (ildizlarda) va floema (barglarda) to'qimalarining to'lishi H^+ nasoslarining, ya'ni membrana nasoslarining faol faoliyati tufayli ro'y beradi. Ushbu nasoslar to'rsimon naylar va tutamlar atrofidagi tirik hujayralar plazmalemmasida faoliyat ko'rsatadi. To'rsimon naylar va tutamlarga osmotik faol moddalarning kirishi bilan osmos qonuni asosida suv ham kiradi va moddalarning to'qimalar bo'ylab keyingi harakati gidrostatik bosimning ortib borishi natijasida bo'ladi.

Floema va ksilema orqali tashiladigan moddalar oqimidagi asosiy farqlarni quyidagicha umumlashtirish mumkin;

- saxaroza va boshqa qandlar ksilema bo'ylab tashilmaydi (ayrim mustasnoli holatlar mavjud);
- nitrat ionlari floema orqali o'tkazilmaydi;
- floema shirasidagi P, organik N (amin va amid) va boshqa ko'plab ionlarning konsentratsiyasi ksilema sharbatiga nisbatan yuqori (kalsiydan tashqari);
- floema shirasi biroz ishqoriy reaksiyaga ega va uning pH darajasi biroz o'zgarib turadi, ksilema sharbati kislotali;
- floema oqimining tezligi ksilemdan sezilarli darajada past. Misol uchun, lyupinda ksilema orqali maksimal oqim tezligi 147 sm/s, floema orqali esa 22 sm/s.

Nazorat savollari.

1. Qanday jarayon natijasida moddalar hujayra ichida harakatlanadi?
2. Yaqin masofali tashilish nima? Uzoq masofali-chi?
3. Kim birinchi bo'lib apoplast atamasini fanga kiritgan? Simplastni-chi?
4. Simplast va apoplast tashiluv bir-biridan qanday farq qiladi?
5. Kasparin belbog'i nima?
6. Qaysi elementlar floemada sust harakatlanadi?

10. TASHQI MUHIT OMILLARINING O'SIMLIK-LAR OZIQLANISHIGA TA'SIRI

O'simliklarning oziqlanishi – murakkab fiziologik jarayon bo'lib, uning me'yorida kechishi nafaqat ildiz tizimi, balki butun o'simlik tanasining faoliyati bilan bog'liq.

Ekinlar hosildorligi va ularga oziq elementlarining yutilishi birinchi navbatda tuproqdagi oziq moddalar miqdori bilan belgilanadi. Oziq elementlar tuproqning eritmasi, organik va mineral qismlarida mavjud bo'lib, ularning eruvchan va almashinib-yutiladigan shakllariga o'simliklarning oziqlanishi uchun yaroqlidir.

Tashqi muhit omillarining o'zgarishi pH ning siljishi, oziq moddalarning mikrobiologik bog'lanishi natijasida tuproqdagi oziq elementlarning bir qismi o'simliklar tomonidan qiyin o'zlashtiriladigan shaklga o'tadi. Shuningdek, ildiz ajratmalari ham ayrim qiyin eriydigan birikmalarini o'simliklar oziqlanishi uchun oson shakllarga o'tishiga yordam beradi.

O'simliklarning oziq moddalarini o'zlashtirishi ularning biologik xususiyatlariga va tuproq xossalari; tuproq eritmasining tarkibi, konsentratsiyasi, elementlar nisbati, reaksiyasi hamda oksidlanish-qaytarilish jarayonlari, harorat, aeratsiya, namlik, yorug'lik va boshqalarga bog'liq.

Tuproq eritmasining tarkibi va konsentratsiyasi. Tuproq eritmasi tuproqning qattiq va gaz fazalari hamda o'simlik ildizlari bilan doimiy o'zaro ta'sirda bo'ladi. Shuning uchun uning tarkibi va konsentratsiyasi bu o'zaro ta'sir asosidagi biologik va fizik-kimyoviy jarayonlarning natijasidir. Ushbu jarayonlar tezligi va yo'nalishi sezilarli mavsumiy o'zgaruvchanlikka bog'liq, shuning uchun tuproq eritmasining tarkibi juda o'zgaruvchandir. Tuproq eritmasi mineral, organik va organo-mineral moddalarni o'z ichiga oladi. Bundan tashqari, O_2 , CO_2 va boshqa erigan gazlar mavjud. Tuproq eritmasidagi mineral birikmalar orasida quyidagi anionlar: HCO_3^- , NO_2^- , NO_3^- , Cl^- , $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , OH^- va kationlar: Ca^{2+} , Mg^{2+} , H^+ , K^+ , NH_4^+ , Na^+ ko'proq uchraydi. Kuchli kislotali tuproqlarda Al^{3+} , Fe^{3+} , botqoq tuproqlarda Fe^{2+} ham bo'lishi mumkin. Tuproq eritmalarida Fe va Al asosan organik

moddalar bilan barqaror komplekslar shaklida bo'ladi. Tuproq eritmasidagi organik birikmalar organik kislotalar, shakar, aminokislota, spirtlar, fermentlar, taninlar va o'simliklar hamda mikroorganizmlarning boshqa metabolitik mahsulotlari, shuningdek, gumus moddalari bilan ifodalanadi. Organo-mineral birikmalar, asosan, ko'p valentli kationlar bilan organik kislotalarning kompleks birikmalari hisoblanadi.

O'simliklar ildiz tizimi juda suyuq eritmalaridan ham (0,01-0,05%) oziq moddalarni o'zlashtirish xususiyatiga ega. Tuproq eritmasining umumiy konsentratsiyasi 0,02-0,2% ni tashkil qiladi. Erigan moddalarni yuqori miqdori faqat sho'rlangan tuproqlarda uchraydi.

Tuproq eritmasi konsentratsiyasi kichik bo'lgan hollarda o'simliklar sust rivojlanadi, ularda oziq elementlar tanqisligi kuzatiladi. Konsentratsiyaning juda yuqori bo'lishi ham o'simliklar oziqlanishida salbiy oqibatlarga olib keladi.

Tuproq eritmasi konsentratsiyasi bir muncha yuqori bo'lganda ionlar o'simliklar tomonidan yaxshi o'zlashtiriladi, suv esa ildiz tomonidan tuproqning o'g'it kiritilmagan qatlamlaridan yaxshi shimiladi. Buni o'g'itlardan foydalanishda albatta hisobga olinishi lozim.

Tuproq eritmasi konsentratsiyasini ildizning singdirish faolligiga ta'sirini o'rganish, mineral o'g'itlarni yuqori dozalarda qo'llashni talab qiluvchi ekinlarni intensiv yetishtirish tizimini joriy qilishda muhimdir. Tuproq eritmasi konsentratsiyasi optimalligini buzilishi salbiy holatlarga olib kelishi mumkin. Konsentratsiyasining optimaldan oshishi o'simlikdagi osmotik bosimni oshiradi, bu esa barg og'izchalari ishlash mexanizmining buzilishiga va transpiratsiyaning kuchayishiga olib keladi. Tuproq eritmasidagi osmotik bosimning hujayra shirasi osmotik bosimidan oshib ketishi o'simliklarga zararli ta'sir ko'rsatadi, chunki u o'simliklar tomonidan suv va oziq moddalarining so'rilishini keskin cheklaydi, bu hujayralarning plazmoliziga olib keladi. Qishloq xo'jalik ekinlari rivojlanishni ilk davrlarida eritma konsentratsiyasi optimal bo'lishini talab qiladi (48-jadval).

Keltirilgan ma'lumotlarga ko'ra, eritma konsentratsiyasi 25,9 mmol/g bo'lganda bodringdan yuqori hosil olingan. Konsentratsiyani

yanada oshirilishi barg chekkalarining qurishi, tomirlarining qo'ng'ir tus olishi va hosilning kamayishi bilan yakunlanadi.

48-jadval.

Eritma konsentratsiyasi, bodringning rivojlanishi va hosili o'rtasidagi munosabat.

Oziq eritma konsentratsiyasi, mmol	10 dona 20 kunlik nihollar massasi, g	Terim oldidan ko'k massa, g	Meva hosili, g	100 qism ko'k massaga mos keladigan meva
0	10	-	-	-
2.9	138	145	27	19
5.4	175	152	99	65
17.5	265	230	174	46
25.9	257	240	314	130
36.2	188	205	130	65
46.5	177	110	53	48

Tuproq eritmasidagi Al, Mn va H juda zaharli hisoblanadi. Ular Ca va Mg miqdori past bo'lgan kislotali muhitda ildiz o'sishini cheklaydi. Aksariyat o'simliklar uchun almashinadigan Al miqdori 2 mM bo'lganda yerusti va yerosti organlarini o'sishiga to'sqinlik qiladi. O'simliklar Al ga qaraganda yuqori Mn konsentratsiyasiga bardosh bera oladi. Mn bilan zaharlanish yerusti organlarga qaraganda yerosti organlariga kuchliroq ta'sir qiladi. H^+ ionlarini ildiz tizimiga salbiy ta'siri, birinchi navbatda, Al, Mn va o'simliklar uchun zaharli bo'lgan boshqa kimyoviy elementlarni tuproq eritmasiga o'tishi bilan bog'liq.

Tuproq eritmasida Ca ionlarining yetishmasligi natijasida ildiz o'sishdan to'xtatiladi. Bu tuproq eritmasidagi Ca/S kationlarining ulushi 0,2 dan kam bo'lganda kuzatiladi.

Ozuqa muhitidagi elementlar nisbati. Ozuqa muhitidagi elementlar nisbatini hisobga olish o'simliklar mineral oziqlanishini boshqarishda muhim ahamiyatga ega. Ekinlar rivojlanishining turli davrlarida har xil nisbatdagi oziq elementlarni talab qiladi.

Oziq elementlarni ildizga yutilishi ko'p jihatdan gidratlangan ionlar diametriga bog'liq bo'lib, diametri kichik elementlar ko'proq yutiladi. Ayrim elementlar bundan mustasno: masalan, diametri katta bo'lsada,

K⁺ ioni rubidiy va seziyga, Cl⁻ esa boshqa galogenlarga nisbatan tezroq yutiladi.

O'simlik faoliyatining me'yorida kechishi bevosita tashqi muhitdagi kation va anionlarning o'zaro nisbatiga bog'liq. Bunday oziq aralashmalarini tayyorlash va oziqlanish jarayonida ro'y beradigan ionlar antagonizmini tushuntirishda foydalanish mumkin.

Oziq eritmaning fiziologik jihatdan muvozanatlashganligi o'simliklar rivojlanishiga kuchli ta'sir ko'rsatadi. Oziq elementlarni o'simliklar oson va samarali o'zlashtiradigan nisbatlarda tutadigan eritmalar fiziologik jihatdan muvozanatlashgan eritmalaridir.

Faqat bitta tuz eritmasida o'simliklar yaxshi rivojlanmasligini 49-jadvalda ko'rish mumkin.

49-jadval.

Tuzlar eritmasining o'simliklar rivojlanishiga alohida va birgalikdagi ta'siri.

Tuz	40 kunlik nihollar ildizning uzunligi, mm
NaCl	59
KCl	68
MgCl ₂	7
CaCl ₂	70
NaCl + KCl + CaCl ₂	324

Elementlarni o'simlik organizmi bilan o'zaro ta'sirining barcha xilma-xilligini uchta holatga jamlash mumkin: additivlik, sinergizm va antagonizm.

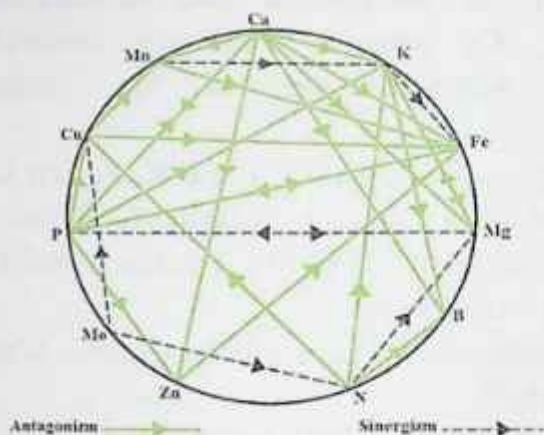
Additivlik (lotincha "additivus"—qo'shilgan) — tuzlar aralashmasining ta'siri alohida olingan komponentlar ta'siriga teng bo'lsa, ionlar additivligi deyiladi.

O'simliklarning mineral elementlarni o'zlashtirish qobiliyati so'rilgan kationlar yig'indisining anionlar yig'indisiga nisbatining doimiylik qonuniga bo'ysunadi:

$$\frac{NH_4 + K + Na + Ca + Mg}{NO_3 + Cl + SO_4 + PO_4} = \text{konstanta}$$

Bu konstantani birdan katta bo'lishi normaldir, chunki o'simliklar kationlarni anionlarga qaraganda ko'proq miqdorda o'zlashtiradi. Ushbu

qonunga asoslanib, kationlar ham, anionlar ham antogonistik va sinergitik munosabatlarda bo'lishi mumkin.



65-rasm. Ionlar antagonizmi va sinergizmini ifodalovchi Mulder diagrammasi. Rasm www.nutriag.com saytidan tahrirlandi.

Ionlar o'rtasidagi antagonizm va sinergizm munosabatlarini 1953-yilda kanadalik olim Mulder tomonidan tavsiya etilgan diagramma (65-rasm) asosida tushunish oson. Diagramma uzluksiz chiziqli yoy ionlar o'rtasidagi antagonizm, uzlukli chiziqli yoy esa sinergizm hodisasi mavjudligini bildiradi.

Antagonizm (yunoncha "anti" – qarshi va "gonizomai" – kurashaman). Oziqlanish muhitidagi bironta elementning boshqa elementlarning yutilishiga qarshilik ko'rsatishi. Bir valentli (H^+ dan tashqari) kationlar ikki valentlilarga qaraganda kamroq qarshilik ko'rsatadi. Xuddi shunday qonuniyat anionlar orasida ham kuzatiladi. Antagonizm xuddi shunday zaryadlangan ionlar o'rtasida va tuproq eritmasidagi bir ionning konsentratsiyasi ikkinchisining konsentratsiyasidan ancha yuqori bo'lgan vaziyatda ko'proq namoyon bo'ladi. Fe va Ca; Al va Na; Fe va Zn; Mn va Zn; Cu va Zn; Zn va Fe, Mn, Cu, Mo o'rtasida antagonizm hodisasi uchraydi.

Sinergizm (yunoncha "synergeia" – qo'shma harakat) – oziqlanish muhitidagi bironta elementning boshqa elementlarning yutilishiga yordam ko'rsatishi. Sinergizm har xil zaryadlangan ionlar – kationlar va anionlar o'rtasida ham, bir xil zaryadlanganlar o'rtasida ham kuzatilishi mumkin. Amalda, ikkinchisi ko'pincha tuproq eritmasida ularning tarkibi past bo'lganda o'zini namoyon qiladi. S va Mn, Zn Cu va Co, B, Zn; Mn va Co, Mo; Cu va Mo; Cu va Mn; Ca va Co o'rtasida sinergizm hodisasi xarakterlidir. Ayrim elementlarning umumiy ta'siri ularning har birining ta'siri yig'indisidan oshib ketganda sinergizm ijobiy, bir tuzning toksik ta'siri boshqasining toksik ta'siri bilan kuchayganda salbiy hisoblanadi.

N va B, K, Cu o'rtasida antoganizm, N va Mg, Mo o'rtasida esa sinergizm mavjud. Azotli o'g'itlar me'yorida ortiq qo'llanilganda tuproqdagi N ionlari B, K, Cu ionlarini o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishini cheklaydi. Aksincha, Mg va Mo ionlarini rag'batlantiradi.

Tuproq eritmasida P ning yuqori bo'lishi Cu, Ca, K, Fe, Zn kabi elementlarini cheklaydi. Aksincha Mg ionini rag'batlantiradi. K^+ ioni esa Ca, P, N, B, Mg kabi ionlarini cheklasa, Fe va Mn ionlarini o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishini rag'batlantiradi.

Cu, Zn, Mo kabi mikroelementlar P ning yutilishiga ijobiy, K ning o'zlashtirilishiga salbiy ta'sir qiladi.

Anionlar o'rtasida, masalan, SO_4^{2-} va SeO_4^{2-} o'rtasida antagonizm kuchsiz namoyon bo'ladi yoki umuman kuzatilmaydi. NO_3^- , PO_4^{3-} va SO_4^{2-} o'rtasida kuchli, galogenlarning ildiz tizimiga yutilishi antagonizmi asosida sodir bo'ladi.

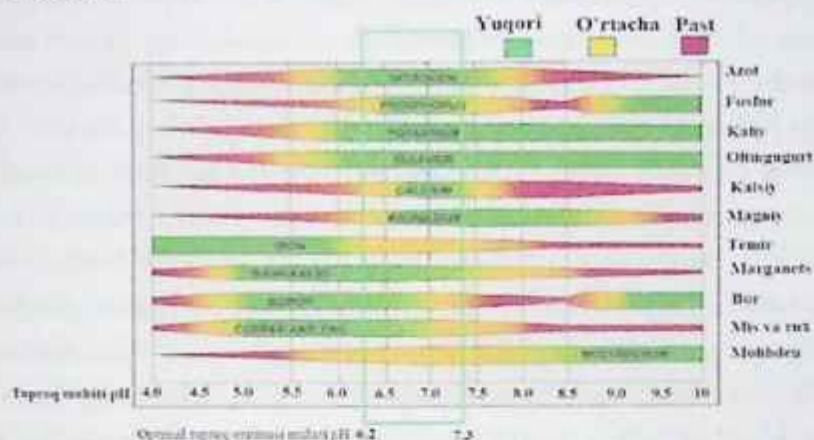
Tuproq eritmasining reaksiyasi. O'simliklarning oziqlanish sharoitlari ko'p jihatdan tuproq eritmasining reaksiyasiga bog'liq bo'lib, u undagi H^+ va OH^- ionlarining nisbati bilan belgilanadi. Distillangan suvda H^+ va OH^- ionlarining konsentratsiyasi $1 \cdot 10^{-7}$ ga teng bo'lgan reaksiya neytral hisoblanadi. Muhitning reaksiyasi H^+ ionlari konsentratsiyasi manfiy logarifmi sifatida ifodalanadi va pH belgisi bilan belgilanadi. Shunday qilib, pH 7 neytral reaksiyaga to'g'ri keladi, 7 dan past pH kislotali va 7 dan yuqori pH ishqoriydir.

Tuproq eritmasi reaksiyasi o'simlikka bevosita va bilvosita ta'sir qiladi. Bevosita ta'sir o'simlik hujayralari protoplazmasining kolloid kimyoviy xususiyatlarini buzilishi, hujayra shirasidagi organik kislota konsentratsiyasining noqulay o'zgarishi, oqsil almashinuvi buzilishi va oqsil sintezini izdan chiqishi, o'simliklar tomonidan ionlar adsorbsiya va so'rilishning o'zgarishidir.

Tuproq eritmasi reaksiyasining bilvosita ta'siri o'simlikning o'ziga ta'siri bilan emas, balki uning normal rivojlanishiga bog'liq bo'lgan sharoitlar bilan ifodalanadi.

Bu sharoitlar orasida, birinchi navbatda, pH ning tuproq mikroflorasi hayotiy faoliyatiga va tuproq xossalariga, shuningdek, anion

va kationlarni o'simliklar tomonidan o'zlashtirishiga ta'sirini (66-rasm) ta'kidlash kerak.



66-rasm. pH ning tuproqdagi oziq moddalar harakatchanligiga ta'siri. Rasm <https://ucanr.edu> saytidan qayta tahrirlandi.

Yuqori kislotalik erkin yashovchi tuproq mikroorganizmlari va dukkakli o'simliklarning tuganak bakteriyalari tomonidan atmosfera N_2 fiksatsiyasini keskin kamaytiradi. Past pH qiymatlari erkin yashovchi tuproq mikroorganizmlari va tuganak bakteriyalari tomonidan N_2 ni biriktirish jarayoni ingibitorlaydi, bu esa o'simliklarning N bilan ta'minlanishini kamaytiradi.

N, K va S o'simliklarning asosiy oziq moddalari bo'lib, ularni o'simliklar o'zlashtirilishiga pH darajasi kamroq ta'sir qiladi. pH P ni o'simliklar tomonidan so'rilishida ham muhimdir, chunki tuproq muhitini asta-sekin ishqorlanishi bilan tuproq eritmasida bir valentli fosfatlar o'miga ($H_2PO_4^-$), ozgina eriydigan ikki valentli fosfatlar (HPO_4^{2-}) va nihoyat, erimaydigan uch valentli fosfatlar (PO_4^{3-}) shakllanishiga sabab bo'ladi. Shuningdek, kislotali muhitda ham erimaydigan P birikmalari hosil bo'ladi. Masalan, pH 7,5 dan yuqori qiymatda fosfat ionlari Ca va Mg bilan tez birikib, kamroq eriydigan birikmalar hosil qiladi. Shuningdek, kislotali muhitda fosfat ionlari Al va Fe bilan reaksiyaga kirishib, yana kamroq eriydigan birikmalar hosil qiladi.

Kislotalikni ingibitorlovchi ta'sirini sabablaridan biri o'simliklarni Ca bilan oziqlanishdagi qiyinchiliklardir. H^+ ionlari nafaqat o'simlikka

so'riladigan Ca oqimini pasaytiradi, balki allaqachon so'rilgan Ca ham siqib chiqaradi. Ca ionlarini vodorod ionlari bilan siqib chiqarilishi, ildiz tizimining adsorbsion yuzasi tomonidan so'rilishining yuqori energiyasi tufayli sodir bo'ladi. Tuproq eritmasi kislotaliligi o'simliklar uchun Mo ning mavjudligini kamaytiradi va B mavjudligini oshiradi. Kislotali tuproqlarda Fe ning yetarli darajada eriydigan shakllari mavjud, ammo karbonatli tuproqlarda u ko'pincha yetarli emas, buning natijasida o'simliklarda barg xlorozi rivojlanadi. Xuddi shunday hodisa Mn bilan ham kuzatiladi. Neytral va ishqoriy muhitga ega bo'lgan tuproqlarda Mn oksidlangan shaklda bo'ladi va o'simliklar tomonidan qiyin o'zlashtiriladi. Kislotali tuproqlarda aksincha, Mn ning harakatchan shakllari ko'p bo'lib o'simliklarga zarar yetkazadi. Kislotali muhitda o'simliklarning K, Mg, S, Co, Cu va Zn bilan oziqlanishi yomonlashadi.

Tuproqda kislotalik va ishqoriylik ortishi bilan o'simliklarda N bilan oziqlanish bir xil darajada yomonlashadi. Tuproqdagi Al ni mobil shakllari miqdori tuproq eritmasi reaksiyasi bilan chambarchas bog'liq. Tuproq qanchalik kislotali bo'lsa, unda Al ning ko'proq harakatchan shakllari mavjud bo'lib, ular o'simlikka toksik ta'sir ko'rsatishi va uni zaharlashi mumkin.

pH ning pasayishi o'simliklarning anionlar, pH ning oshishi esa kationlarning oziqlanishini kuchaytiradi. Bu H^+ va OH^- ionlarining o'ta yuqori harakatchanligi bilan bog'liq.

Rizosfera muhiti(pH)ning o'zgarishi ildiz ajratmalari va tuzlarning fiziologik ishqoriyligi va kislotaligiga bog'liq. O'simliklar tomonidan tuzlarning kationlari va anionlarini singdirish orqali muhit reaksiyasi kislotali yoki ishqoriy tomonga siljiydi. Masalan, $(NH_4)_2SO_4$ fiziologik kislotali tuzdir, chunki NH_4 kationi, SO_4 anioniga qaraganda ko'proq miqdorda so'riladi. Nitratlar fiziologik ishqoriy tuzlardir, chunki NO_3 anioni Na yoki K kationiga qaraganda jadal so'riladi. Bunda almashinuv adsorbsiyasi hodisasi tufayli OH^- ionlarining ortiqcha miqdori to'planib, eritma ishqoriy holga keladi. Tuzlarning fiziologik ishqoriyligi va kislotaliligi o'g'itlardan foydalanishda muhim rol o'ynaydi.

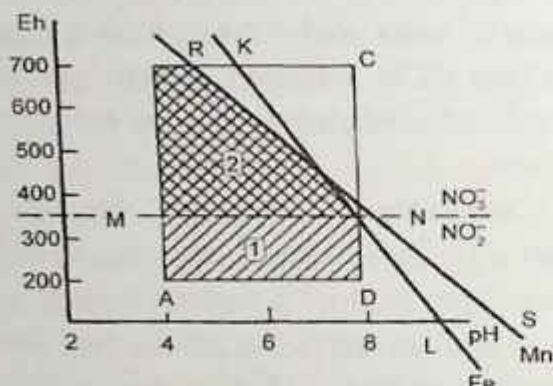
O'simliklar ma'lum darajada tuproq eritmasining pH qiymatiga ta'sir ko'rsatishga qodir. Ular ildiz ajratmalarini ajratib tuproq muhiti

kislotaliligini oshiradi. Ildiz ajratmalari tarkibida turli moddalar, jumladan, organik kislotalar bo'lib, ular erimaydigan fosforli birikmalarni eritadi.

Bundan tashqari, o'simliklarning nafas olish paytida hosil bo'lgan CO_2 ning o'zgarishidan hosil bo'lgan HCO_3^- anionlari va aktiv yutilish jarayonida ildizlar tomonidan vodorod ionlarining chiqishi natijasida tuproq muhitining kislotaliligi oshadi.

Oksidlanish-qaytarilish jarayonlari. Tuproq murakkab oksidlanish-qaytarilish tizimidir. U oksidlanish va qaytarilish reaksiyalariga kirishishi mumkin bo'lgan juda ko'p turli xil mineral va organik moddalarni o'z ichiga oladi. Bu yerda ko'pincha quyidagi oksidlanish va qaytarilish tizimlari ishlaydi: $\text{O}^0 - \text{O}^{2-}$, $\text{Fe}^{3+} - \text{Fe}^{2+}$, $\text{Mn}^{4+} - \text{Mn}^{3+} - \text{Mn}^{2+}$, $\text{H}^0 - \text{H}^+$, $\text{S}^{+6} - \text{S}^{-2}$, $\text{C}^{+4} - \text{C}^{-4}$. Ulardan tashqari, tuproqlarda organik oksidlanish va qaytarilish tizimlari ham mavjud. Oksidlanish va qaytarilish jarayonlari tuproq unumdorligiga va o'simliklarning oziqlanishi, o'simlik qoldiqlarini chirishi, gumusning to'planish tezligi, uning fraksion tarkibiga ta'sir qiladi. Haddan tashqari namlik o'simlik qoldiqlarining parchalanishini sekinlashtiradi va chirindi tarkibidagi fulvo kislotalar va gidrolizlanmaydigan qoldiqlar ulushining oshishiga olib keladi. Tuproqdagi keskin oksidlovchi va qaytaruvchi sharoitlar o'simliklar oziqlanishi uchun noqulaydir. Tuproqning oksidlanish - qaytarilish potensialining (Eh) 700-750 mV gacha oshishi Fe, Mn va qisman N ning harakatchanligini sezilarli darajada pasaytiradi. Buning natijasi o'simliklarning ushbu elementlar bilan oziqlanishi keskin yomonlashadi. Eh ning 200-250 mV gacha pasayishi, o'simliklar uchun zaharli miqdorda Fe va Mn birikmalarining kamayishiga olib keladi. Bundan tashqari, anaerob tuproqlarda vodorod sulfid, fosfatidlar, etilen va o'simliklar uchun zaharli boshqa birikmalarning paydo bo'lishiga yordam beradi. N birikmalarining o'zgarish jarayonlari (nitrifikatsiya va denitrifikatsiya) tuproqning oksidlanish-qaytarilish holati bilan chambarchas bog'liq. Nitrifikatsiya jarayoni 550-600 mV darajali Eh qiymatlarida intensiv sodir bo'ladi.

I.P. Serdobolskiy Eh va pH ga qarab Mn, Fe va nitratlar bilan o'simliklarning normal oziqlanishini aniqlashning grafik usulini taklif qildi (67-rasm).



67-rasm. O'simliklarning oziqlanishida pH va Eh chegaralari.

1-o'simliklarni Fe va Mn bilan normal ta'minlash maydoni.

2-o'simliklarni Fe, Mn va NO_3^- bilan normal ta'minlash maydoni.

I.P. Serdobolskiy.

Ushbu grafikda ABCD to'rtburchaklar ko'pchilik tuproqlar uchun odatiy sharoitlarni qamrab oladi. To'g'ridan-to'g'ri RS o'simliklarni Mn bilan normal yetkazib berish maydonini cheklaydi. Agar o'simliklar RS to'g'ri chizig'idan yuqorida va o'ngda joylashgan hududda oziqlanish sharoitlariga tushib qolsa, u holda Mn tanqisligi yuzaga keladi. Xuddi shunday, to'g'ridan-to'g'ri KL normal Fe bilan oziqlanish maydonini cheklaydi. 340 mV kuchlanishli MN chizig'i kuchaytirilgan denitrifikatsiya maydonini ajratib turadi.

Tuproqdagi oksidlanish-qaytarilish jarayonini tartibga solishning asosiy usullari uning strukturaviy holati, suv va havo rejimlarini yaxshilash, u haydash, sug'orish, drenajlash kabi agrotexnik usullardan foydalangan holda amalga oshiriladi.

Tuproq namligi. Tuproqdagi namlik miqdori ildizlarning o'sish intensivligiga va o'simliklar tomonidan oziq moddalarni yutilishiga ta'sir qiluvchi muhim omil hisoblanadi. O'simliklarni oziq moddalar bilan ta'minlashga namlikning ta'siri quyidagilarga bog'liq; 1) o'simliklardagi fiziologik jarayonlarni kuchayishi, chunki optimal namlik to'qimalar metabolismni yaxshilashga yordam beradi, bu asosan oziq moddalarining ildizlar tomonidan so'rilishini belgilaydi; 2) ildiz massasining ortishi va shu bilan bog'liq holda uning shimish yuzasini oshishi; 3) tuproq eritmasidan va tuproq singdirish kompleksidan ildizlarga ionlarning harakatlanishi uchun vosita sifatida suvning ko'p qirraliligi.

Tuproq namligini haddan tashqari kam yoki ko'pligi ildiz o'sishiga shunday kuchli ta'sir ko'rsatadiki, minerallarni o'zlashtirilishiga bevosita ta'sirini ildiz o'sish tezligi va differensiatsiyasi o'zgarishi natijasida yuzaga keladigan bilvosita ta'sirlardan farqlash qiyin. Namlik yuqori tuproqlarda denitrifikatsiya sodir bo'ladi, quruq tuproqlarda esa mikroorganizmlarning faolligi kamayadi. Namlik yuqori tuproqlarda Fe va Mn ning harakatsiz shakllari konsentratsiyasi keskin oshadi va o'simliklar uchun zaharli darajaga yetishi mumkin, quruq tuproqlarda esa, aksincha, o'simliklarda bu elementlarning yetishmaslik alomatlari kuzatiladi. Quruq tuproqda o'sadigan o'simliklarda P va K yetishmovchiligi yuzaga keladi. Tuproqni namlik bilan to'yinishi tuproq eritmasi konsentratsiyasi, tarkibi va harakatchanligini o'zgartirib, ildizlar tomonidan ionlarining yutilishiga ta'sir qiladi. Past namlikda, mineral tuz ionlari ildizlar tomonidan kam miqdorda so'riladi.

Suv o'simliklarning fiziologik holatini yaxshilaydi, fotosintez, oqsil biosintezi va moddalar almashinuvi jarayonlarini kuchaytiradi. Namlik yetishmaganda fermentlar faoliyati buziladi, gidroliz, organik moddalar parchalanishi kuchayadi, fotosintez jadalligi susayadi va o'simliklar o'sishdan to'xtaydi.

Ma'lumki, ildiz tizimi orqali yutilgan suvning atigi 0,2% i o'simlik tanasi shakllanishi uchun sarflanadi, o'simliklar oziq moddalar bilan yaxshi ta'minlanganda quruq modda birligini yaratishga sarflanadigan suv miqdori ancha kamayadi (50-jadval).

50-jadval

Quruq modda birligini yaratish uchun sarflanadigan suv miqdori.

Tajriba variantlari	Bug'doy	Zig'ir
O'g'itsiz	800	1093
N	917	1198
NP	545	1000
NPK	480	787

Yorug'lik. O'simlik ildizlari yorug'likka ta'sirchan bo'lmasa-da, kun va tunning davriy o'zgarishi yerusti organlarining metabolizmi orqali aks etadi. Yoritishdagi o'zgarishlar ildizlarning fiziologik faolligi va

tuproq eritmasidan oziq moddalarini o'zlashtirishdagi o'zgarishlar bilan birga kechadi. Qoida tariqasida, yorug'lik bu jarayonlarga ijobiy ta'sir ko'rsatadi. Transpiratsiyaga, hujayra membranalari o'tkazuvchanligiga va fotosintetik faollikka ta'sir ko'rsatish orqali o'simliklar tomonidan ionlarni singdirish jarayonlariga ta'sir qiladi. Bundan tashqari, o'simlik hujayralari energiya manbai sifatida yorug'likdan foydalanib, konsentratsiya gradiyentiga qarshi ionlarni to'plashga qodir. O'simliklar soyada o'stirilganda, ionlar ildiz to'qimalaridan tashqi muhitga chiqishi mumkin.

Yorug'lik pasayishi o'simliklarni N bilan ta'minlanishiga ham salbiy ta'sir qiladi. Past yorug'likda azotni ammoniy shakli nitrat shakliga qaraganda o'simliklar tomonidan kuchliroq o'zlashtiriladi. Ammoniy azotining kuchliroq singishi nitratlarning singishiga qaraganda kamroq energiya sarfi bilan izohlanadi.

O'simlik soyalanganda yoki yorug'lik kamayganda P ni o'zlashtirilishi keskin kamayadi. Bu jarayonga nafaqat yorug'lik intensivligi, balki yorug'likning spektral tarkibi ham ta'sir qiladi. Qisqa to'lqinli (380-580 nm) nurlanish ta'sirida bu jarayonlar uzun to'lqinli (580-730 nm)ga qaraganda sezilarli darajada faollashadi, bu esa P ning energiya jarayonlaridagi alohida roli bilan izohlanadi. Bundan tashqari, uglerod va mineral oziqlanish o'rtasidagi bog'liqlik P almashinuvi orqali sodir bo'ladi.

Kamroq darajada o'simliklar soyalansa ham, o'simliklarni K bilan kam oziqlanadi. Shuning uchun o'simliklar, ayniqsa, bulutli ob-havo sharoitida ushbu elementga muhtoj, bu esa bulutli yillarda K li o'g'itlarni qo'llashni talab qiladi.

Aeratsiya. O'simliklarning uglerod va minerallar bilan oziqlanish intensivligiga atmosfera va tuproq havosining tarkibi sezilarli darajada ta'sir qiladi. Havodagi CO₂ ning konsentratsiyasi barglarga ta'sir qiladi, o'simliklarning ildiz tizimi tomonidan N, P, K va mikroelementlar so'rilishiga sezilarli ta'sir ko'rsatadi.

Havodagi CO₂ miqdoriga qarab, fosfat va nitrat anionlarini, shuningdek NH₄⁺ va K⁺ kationlarini olish har xil bo'ladi. Havodagi CO₂ ning yutilishi va NH₄⁺, H⁺ ionlarini ildizlar tomonidan singdirilishi

o'rtasida ijobiy korrelyatsion bog'liqlik va NO_3^- , HPO_4^{2-} ning yutilishi o'rtasida salbiy bog'liqlik mavjud. Ushbu qoidani o'g'itlardan foydalanishda inobatga olish kerak. Nafas olish jarayonida ildizlar O_2 ni yutib, CO_2 ni chiqaradi, shuning uchun tuproq havosi va atmosfera o'rtasida gaz almashinuvi zarur. O'simliklarning hayotiy faolligini ta'minlaydigan tuproq havosidagi minimal O_2 konsentratsiyasi 10% dan pastga tushganda ildiz o'sishi sezilarli sekinlashadi va uning miqdori 5% bo'lganda ildiz rivojlanishi butunlay to'xtashi mumkin. Ushbu holat, maxsus havo o'tkazuvchi to'qimalar (aerenxima)ga bo'lgan sholida uchramasligi mumkin. Ular juda cheklangan miqdordagi O_2 da ham yaxshi o'sishi mumkun.

Ildizlarning o'sishi va oziq moddalarni so'rish qobiliyatiga CO_2 miqdori ham ta'sir qiladi. O'simliklarning optimal o'sishi uchun tuproq havosida CO_2 konsentratsiyasi 1% dan oshmasligi kerak. O'simliklar CO_2 konsentratsiyasi 15% gacha ko'tarilganda ham rivojlansa-da, bu ildizlarning hayotiy faoliyatiga salbiy ta'sir qiladi; ularning o'sishini sekinlashtiradi, ammonifikatsiya va nitrifikatsiya jarayonlarini pasaytiradi, o'simlikka N va P yetkazib berish kamayadi, sintetik faollik ingibitorlanadi.

Harorat. Atrof-muhit haroratining ma'lum chegaralarida o'simliklar oziqlanishi normal kechishi mumkin. Ko'pgina ekinlar oziqlanishi uchun optimal harorat 25-30 °C ni tashkil etadi. Ildiz yaxshi o'sishi uchun tuproq harorati havo haroratidan 1-2 °C past bo'lishi kerak. Haddan tashqari yuqori va past haroratda o'simliklar normal oziqlanmaydi. P ning o'simliklar tomonidan so'rilishi 10-11 °C, K 7-8 °C, NO_3^- 5-6 °C haroratda sekinlashadi. Nisbatan past haroratlarda NH_4^+ , NO_3^- ga nisbatan ko'proq yutiladi. Haroratning 10 °C dan pasayishi oziq elementlar o'zlashtirilishiga salbiy ta'sir ko'rsatadi. Harorat 5-6 °C dan pasayganda esa oziqlanish keskin pasayadi. Haroratning pasayishi bilan o'simliklarga so'rilish intensivligining pasayishiga ko'ra, oziq moddalari quyidagi qatorda joylash mumkin: $\text{PO}_4 > \text{NO}_3 > \text{Cl} > \text{K} > \text{Mg} > \text{NH}_4$. Sovuq tushganda, birinchi navbatda P va NO_3^- , oxirida esa Mg va NH_4^+ o'zlashtirilishi sekinlashadi. Erta bahorda, o'suv davrining boshidagi past harorat o'simliklar tomonidan P ning o'zlashtirilishini sezilarli darajada

susaytiradi, bu uning yetishmasligiga olib keladi va nafas olish, fotosintez jarayonlarini ingibitorlaydi. Harorat pasayishi bilan N minerallashuvi ham sekinlashadi.

Harorat pasayishini mineral elementlar soʻrilishiga salbiy taʼsiri, eng avvalo, nafas olish intensivligi va protoplazma oʻtkazuvchanligining zaiflashishi bilan izohlanadi. Bu faol soʻrilish paytida sodir boʻladigan kimyoviy reaksiyalarning sekinlashishi, yopishqoqlikning oshishi ayniqsa, hujayra membranalarining oʻtkazuvchanligining pasayishi tufayli yuzaga kelishi mumkin. Oziq moddalar soʻrilish intensivligining pasayishiga yuqori energiyali P bogʻlari shakllanishining zaiflashishi, shuningdek, geksozalarning faollashishi, glikoliz va nafas olish jarayonlarini sekinlashishi sabab boʻlishi mumkin.

Haroratning optimal diapazondan koʻtarilishi ham oʻsimliklarning oziq moddalarni singdirishiga salbiy taʼsir qiladi. 40-50 °C haroratda, oʻsimliklarning tuproq eritmasidan oziq moddalarni oʻzlashtirish intensivligi keskin kamayadi. Yuqori haroratlarda oʻsimliklarning oziq moddalarni singdirish tezligi pasayishi bu jarayonlarda ishtirok etuvchi fermentlar faolsizlanishi, shuningdek, sitoplazma oʻtkazuvchanligi oshishi bilan izohlanadi, natijada oziq moddalarining passiv oqib chiqishi kuchayadi.

Tuproq mikroflorasi. Oʻsimliklarning oziqlanishi tuproq mikroflorasi bilan yaqin aloqada amalga oshiriladi. Eng koʻp mikroorganizmlar rizosferada toʻplangan boʻlib, massasi 8 t/ga ni tashkil etadi. Tuproq mikroflorasi tuproqdagi oziq moddalarni oʻzgarishiga va ularning oʻsimliklarga kirishiga kuchli taʼsir koʻrsatadi. Mikroorganizmlar ammonifikatsiya jarayonini amalga oshiradi. Ammonifikatsiya jarayonida hosil boʻlgan NH_3 qisman tuproq tomonidan adsorbsiyalanadi va N manbai sifatida oʻsimliklar va mikroorganizmlar tomonidan isteʼmol qilinadi, shuningdek atmosferaga chiqariladi va nitritlar va nitratlarga oksidlanadi. Hosil boʻlgan nitratlar oʻsimliklar tomonidan N manbai sifatida foydalaniladi, filtratsiya suvi bilan haydalma qatlamdan yuviladi, mikroorganizmlar tomonidan nitratlarni assimilyatsiya qilish jarayonida fiksatsiya qilinadi va denitrifikatsiya natijasida N_2 ga qaytariladi. Nitratlarning N_2 gacha

qaytarilishi, namligi yuqori tuproqlarda keng tarqalgan jarayondir. Denitrifikatsiya natijasida atmosferaga yiliga 270-330 million tonna N_2 atmosferaga chiqariladi.

Mikroorganizmlar o'simlik qoldiqlarini, tuproq faunasining o'lik tanalarini va tuproqdagi organik o'g'itlarni parchalaydi, natijada ulardagi oziq moddalar o'simliklar uchun layoqatli bo'ladi. Shu bilan birga, ular oziq moddalarining yomon eriydigan birikmalarini harakatchan shakllarga aylantirishga hissa qo'shadi, shuningdek, atmosfera N_2 fiksatsiyalaydi. Rizosfera mikroorganizmlari oson eriydigan oziq moddalarini biologik biriktiruvchi vazifasini ham bajaradi va shu bilan ularni katta geologik aylanishidan himoya qiladi. Oziq moddalarning mikroorganizmlar tomonidan immobilizatsiyasi vaqtinchalik, chunki ular nobid bo'lib, parchalanib ketgach, bu oziq moddalar o'simliklar tomonidan o'zlashtiriladi.

Rizosfera mikroorganizmlari o'simlik tomonidan ajratiladiga toksinlarni zararsizlantiradi. Agar rizosfera mikroorganizmlari bo'lmasa, o'simliklar rizosferada o'z metabolitlarining to'planishidan nobud bo'lar edi. Mikroorganizmlar o'zlarining hayot faoliyati davomida o'simliklar tomonidan osongina so'riladigan o'sish stimulyatorlari, fermentlar va vitaminlarni chiqaradi. Mikroorganizmlar, shuningdek, kasallik keltiruvchi zamburug'larga qarshi bo'lgan antibiotiklar ishlab chiqaradi.

Rizosfera mikroflorasi nafaqat ijobiy, balki salbiy rol o'ynashi mumkin. Shunday qilib, ba'zi mikroorganizmlar o'simliklarning oziqlanishida antagonistlar sifatida ham harakat qilishlari mumkin. Bularga sellyuloza va gemitsellyulozani parchalovchi mikroorganizmlar kiradi, ular eriydigan shakldagi N va P ni o'zlashtiradi va shu bilan o'simliklar oziqlanishini buzadi.

Nazorat savollari.

1. O'simliklar oziqlanishiga ta'sir etuvchi tashqi omillarni sanab bering.
2. Qanday birikmalar tuproq eritmasi tarkibida uchraydi?
3. Antagonizm nima? Sinergizm-chi?
4. Tuproq eritmasining muhiti o'simliklar oziqlanishiga ta'siri nimalardan iborat?
5. Yorug'likning o'simliklar oziqlanishiga ta'siri nimalardan iborat?

11.O'SIMLIKLARNING AZOT, FOSFOR VA KALIY BILAN OZIQLANISHI.

11.1.O'simliklarning azot bilan oziqlanishi.

11.1.1.O'simliklar metabolizmida azotning ahamiyati.

O'simliklar uchun C dan keyin N eng ko'p talab qilinadigan elementdir. N o'simliklar quruq og'irligining 1-3 foizini tashkil etadi. O'simliklar hayotida boshqa kimyoviy elementlarga qaraganda N alohida ahamiyatga ega. U hayotiy muhim birikmalar – oddiy va murakkab oqsillar, nuklein kislotalar (RNK va DNK), xlorofill, fosfatidlar, koenzimlar, fitogormonlar, alkaloidlar, ayrim darmondorilar va fermentlar tarkibiga kiradi. Shuning uchun N boshqa mineral elementlarga nisbatan bir necha barobar ko'proq o'zlashtiriladi.

O'simliklar oziqlanishida N manbai bo'lib ammoniy (NH_4^+) va nitrat (NO_3^-) tuzlari xizmat qiladi. Tuproq eritmasida NO_3^- nisbatan yuqori (1-5 mM) NH_4^+ past konsentratsiyada (20-200 μM), organik (aminokislota) shaklidagi N esa 0.1-100 μM atrofida uchraydi. Tuproqda N manbalari miqdori tuproqning mexanik tarkibi, gumus, pH, namlik, mikrobiologik faollik va boshqalarga qarab har xil bo'ladi.

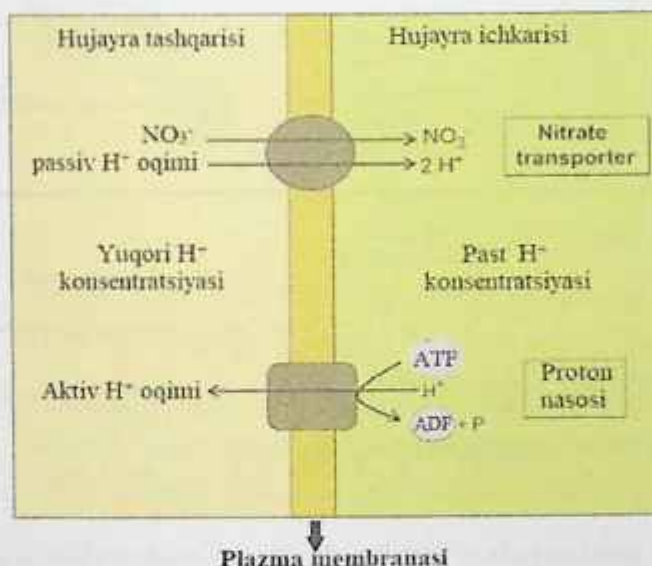
O'simlik ildizlariga NH_4^+ va NO_3^- so'rilishi korteks ildiz hujayralarining plazma membranasida joylashgan transport oqsillari vositachiligida amalga oshadi. Bir nechta fiziologik transport tizimlari NH_4^+ va NO_3^- o'zlashtirilishiga vositachilik qiladi. Yuqori yaqinlik transport tizimlari (HATS) NH_4^+ va NO_3^- ni past konsentratsiyalarda (< 0,5 mM) ishlaydi. Past yaqinlik transport tizimlari (LATS) NH_4^+ va NO_3^- ni yuqori konsentratsiyalarda (>0,5 mM) ishlaydi.

11.1.2. Azot manbalarining o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi va transporti.

Nitrat o'zlashtirilishi. Yuksak o'simliklarda ikki xil tashuvchilar (HATS, LATS) ildiz orqali nitratni qabul qilishda ishtirok etadi. Ushbu tashuvchilar NRT1 va NRT2 oilalariga tegishli. Odatda ular past darajada yaqinlik qilib nitratning ildizlarga tomon tashilishida ishtiroki taxmin

qilinadi. AtNRT1.1 bundan mustasno bo'lib ham yuqori, ham past yaqinlik qiladi.

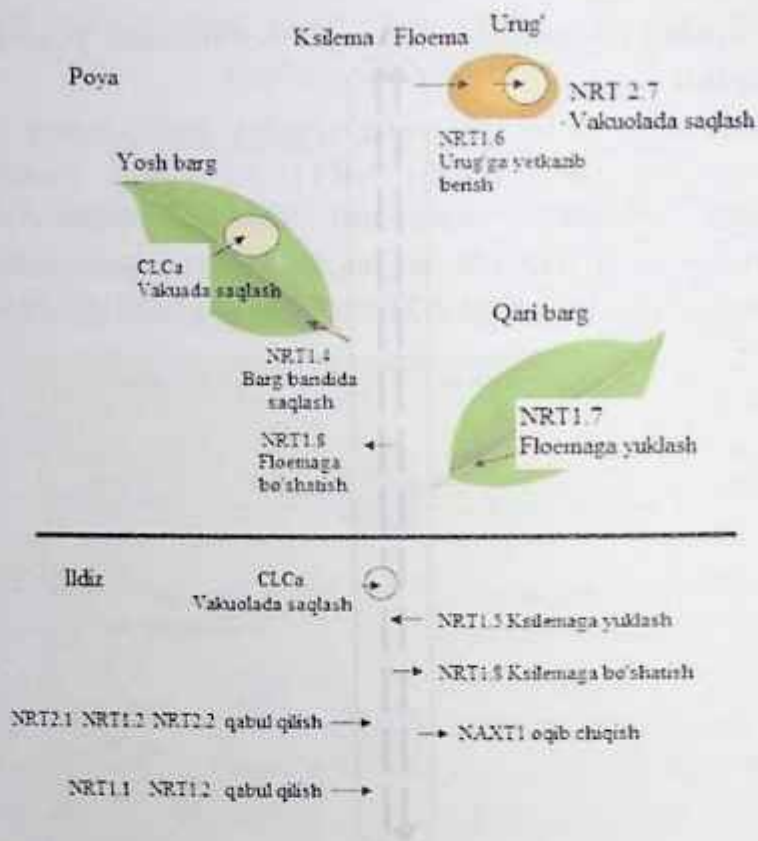
Nitratlarning tashilishi konsentratsiya gradiyentiga qarshi sodir bo'lib, energiya talab qiladi. NRT1 va NRT2 oilasining nitrat tashuvchilari tomonidan nitratlarni tashilishi nitrat va protonlar simportida kechadi. Bu o'z navbatida hujayra tashqarisidagi proton gradiyentini saqlanishi uchun ATF sarflanishini talab qiladi(68-rasm).



68-rasm. O'simlik hujayrasi plazma membranasi nitrat tashilishining sxematik diagrammasi. Marschner (2012).

Ildizdan nitrat chiqarilishi. Epidermis va korteks ildiz hujayralariga N birikmalarining kirishi hamda nitrat, ammoniy va aminokislota holatida tuproq eritmasiga chiqishi ham mumkin. Hozirga qadar nitratlarni tashqi muhitga chiqarilishining fiziologik ahamiyati noaniqligicha qolmoqda.

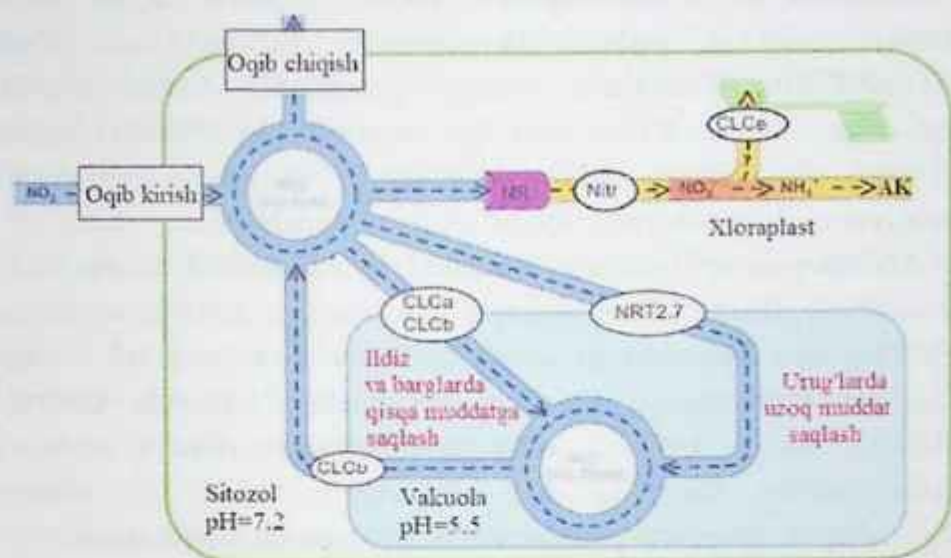
Tashqi muhitdagi past konsentratsiya gradiyenti, membrana bo'ylab nitratning passiv chiqarilishiga yordam beradi. Garchi bu gradiyent ko'p vaqt davom etsada, nitrat oqimi bir necha soatdan keyin to'xtaydi. Nitratni tashqi muhitga hiqarilishida vositachilik qiluvchi molekulyar komponent NAXT1 deb ataladi. NAXT1 ildiz plazma membranasi orqali nitratni ildizlardan oqib chiqishini ta'minlaydi (69-rasm).



69-rasm. Arabidopsis o'simligida nitrat tashilishining sxematik tasviri. Dechorgnat va boshqalar. (2011) Oksford Universitet matbuotidan.

Nitratni hujayra ichida tashilishi. Ildizdagi organik birikmalar tarkibiga kiruvchi ammoniydan farqli o'laroq, nitrat o'simlik bo'ylab osonroq taqsimlanadi. Nitrat sitozolga nisbatan vakuolalarda ko'p miqdorda to'planadi (70-rasm). U ildiz va yer ustki qismi vakuolalarida saqlanishi mumkin. Vakuolalarda saqlangan nitrat, N tanqisligida N manbai bo'lib xizmat qilishi mumkin. Biroq, bu zaxira, nitrat taqchilligida 12-48 soat ichida tugaydi. Vakuolalardagi nitrat, nitratreduktaza fermenti tomonidan qaytariladi.

Arabidopsis o'simligida CLC nitrat tashuvchilar oilasining yetti a'zosi (AtCLC-a dan AtCLC-g gacha) vositachiligida, nitratlarni organit orqali tashilishi amalga oshiriladi.



70-rasm. Hujayra darajasida nitrat tashish jarayonlarining sxematik tasviri. Dechornat va boshqalar (2011).

Nitratni ildizdagi radial transporti va ksilemaga yuklanishi.

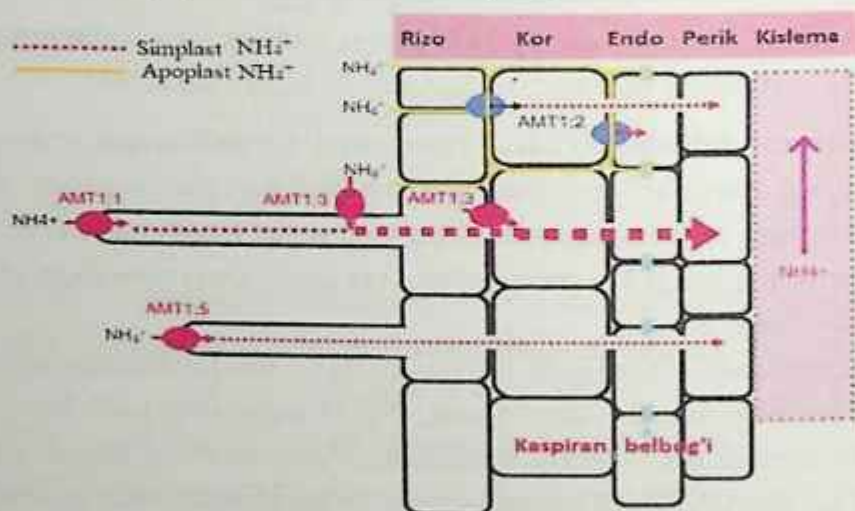
Nitrat qisqa masofali simplast tashilish yo'liga (plazmodesma orqali) kirib, ildizning turli xil hujayralari bo'ylab radial tarzda harakatlanadi va endoderma qismidagi Kasparin belbog'iga qadar qisqa masofada, so'ngra uzoq masofada tashladi.

Arabidopsis o'simligida nitratni qisqa va uzoq masofada tashuvchi AtNRT1.5 hisoblanadi. Shuningdek, NRT1 oilasining yana bir a'zosi, AtNRT1.8 nitratni ksilemaga bo'shatishda ishtirok etadi. Shunday qilib, AtNRT1.5 va AtNRT1.8 qarama-qarshi yo'nalishlarda nitrat tashilishida ishtirok etadi (69-rasm).

Nitratni poyada tashilishi. NRT1 nitrat tashuvchilar oilasining bir nechta a'zolari nitratlarni poyada tashilishini nazorat qilishi aniqlangan (69-rasm). Ildizlarda bo'lgani kabi, poyada ham AtNRT1.8 nitratni kurtaklardagi barg hujayralariga so'rilishi uchun ksilemaga tushirishda vositachilik qilishi mumkin. AtNRT1.7 qari barglardagi nitratni floemaga o'tkazishi mumkin. Bu nitratning reutilizatsiyasiga imkon beradi. Biroq, floemadagi nitrat konsentratsiyasi odatda juda past (μM), shuning uchun buning fiziologik ahamiyati cheklangan.

Ammoniyning o'zlashtirilishi. Butun o'simlik tanasi bo'ylab ammoniyning tashish, juda katta ammoniy tashuvchi oila a'zolari (AMT/MEP/Rh) tomonidan amalga oshiriladi. Ammoniy AMT1 tashuvchilari orqali NH_4^+ holatida uniport yoki NH_3/H^+ holatida simportda tashiladi. AMT1 oilasining ammoniy tashuvchilari ammoniyning ildizga kirishi uchun asosiy vositachidir.

Arabidopsis o'simligida AtAMT1;1, AtAMT1;2 va AtAMT1;3 tashuvchilari, ildizga tomon ammoniyning kirishiga katta hissa qo'shadi, AtAMT1;5 esa ammoniyning qabul qilishida kichikroq rol o'ynaydi. AMT1 lar faoliyatining umumiy ko'rinishi 71-rasmda keltirilgan. AtAMT1;1 va AtAMT1;3 ildiz tomonidan tuproqdan ammoniyning o'zlashtirilishida bevosita rol o'ynaydi. AtAMT1;2 ammiakni o'zlashtirish va apoplastda radial tashish jarayonida ham ishtirok etadi.



71-rasm. Arabidopsis ildizlaridagi ammoniy HATSdagi AMT1 tashuvchilarining funksiyalarining sxematik tasviri.

Rizo- rizodermis; Kor- korteks; Endo- endodermis; Perik- peritsikl.

Yuan va boshqalar(2007).

NH_4^+ ion radiusi va gidratsiya qobig'ining o'lchami jihatidan K^+ ga o'xshaydi, shuning uchun ammoniy ionlari tashqi uhitdan K^+ kanallari orqali so'rilishi mumkin.

O'simliklar tomonidan azotni o'zlashtirish, uglerod ta'minoti bilan tartibga solinadi. Nitrat o'zlashtirilishiga o'xshab, ammoniy o'zlashtirilishi ham kunning yorug' qismida maksimal darajaga ortadi, yorug'lik davrining oxiriga borib kamayadi. Ammoniyga sezgir arpa o'simligida esa ammoniyni yuqori oqimi, uni tuproqqa chiqarilishi bilan to'xtatiladi.

Poyada ammoniy harakati. Ildiz tomonidan o'zlashtirilgan ammoniy assimilyatsiya qilinadi, ildizdagi vakuolalarda saqlanadi yoki yerusti qismlariga ko'chiriladi. Ammoniy uzoq masofaga tashilmaydi, deb taxmin qilingan ammo, ksilema shirasidagi ammoniy konsentratsiyasining mM diapazonda bo'lishi ammoniyni ildizlardan kurtaklargacha tashilishidan dalolat beradi.

Odatda, sitozolda ammoniy konsentratsiyasi 1 dan 30 mM gacha vakuolalarda esa 2 dan 45 mM gacha boradi. Haddan tashqari sitozolda ammoniy to'planishi o'simlik to'qimalarining nekroziga olib kelishi mumkin. Sitozoldagi ammoniy konsentratsiyasi (1) ammoniyni hujayraga kirib borishi va oqib chiqishi, (2) ammoniyni vakuolalarda to'planishi va (3) ammoniyni sitoplazma yoki plastidlardagi assimilyatsiyasiga bog'liq.

Organik azotni o'zlashtirish. O'simliklarni N bilan oziqlanishiga noorganik azotdan tashqari, organik azotni o'zlashtirish ham hissa qo'shadi. Tuproqlarda organik azotning asosiy shakli: oqsil, peptid, aminokislota kislota va karbamiddir.

Aminokislotalarni o'zlashtirish. Peptidlar va oqsillar tuproq mikroorganizmlari tomonidan chiqarilgan proteazlar ta'sirida aminokislotalarga parchalanadi. Tuproqda aminokislotalarning konsentratsiyasi 1 dan 100 μ M gacha boradi. Aminokislotalarning o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi hali ham o'rganilmoqda. Biroq o'simliklarda bir nechta aminokislota tashuvchilar mavjudligi aniqlangan. Arabidopsis o'simligi ildizlarida, uchta aminokislota tashuvchisi AAP1, AAP5 va LHT1 aminokislotalarni o'zlashtirishda rol o'ynashi o'rganilgan. Ularning har biri, aminokislota bilan har xil o'ziga xoslik va yaqinlikka ega.

Karbamidning o'zlashtirilishi va metabolizmi. Qishloq xo'jaligida karbamid azotli o'g'it sifatida ishlatiladi va shuningdek, tuproqlarda tabiiy ravishda paydo bo'ladigan N manbayir. Karbamid

tuproq mikroorganizmlari tomonidan ureaza fermenti ishtirokida ammoniyga gidrolizlanadi. Ammo, o'simliklar karbamidni to'g'ridan-to'g'ri qabul qilishi ham mumkin. Ko'pgina o'simliklarda ureaz geni mavjud bo'lib, nikelning qo'shilishi bilan faollashadi.

Arabidopsisdagi karbamid tashuvchisi AtDUR3 tuproqdan karbamidni o'zlashtirilishida ishtirok etadi.

Arginin asosiy azotni saqlash shakli bo'lib, N reutilizatsiya paytida katabolizatsiyalanadi. Arginin katabolizmi mitoxondriyada sodir bo'lib, karbamid hosil bo'ladi, hosil bo'lgan karbamid sitozolga ko'chiriladi. U yerda karbamid ammoniyga qadar gidrolizlanadi, yana keyin qayta assimilyatsiya qilinadi.

Ammoniy va nitrat bilan oziqlanish. O'simliklar tomonidan o'zlashtiriladigan azotli kation va anionlarning 80 foizi ammoniy va nitrat shaklida o'zlashtiriladi. Bunga tuproq eritmasidagi boshqa kationlar, rizosfera va hujayra pH ta'sir qiladi.

Ammoniy va nitrat ekvimolyar konsentratsiyalarda berilganda ammoniy ko'plab o'simliklar tomonidan ko'proq o'zlashtiriladi. Ayniqsa, N ta'minoti past bo'lsa yaqqol seziladi. Nitratga nisbatan ammoniyni o'zlashtirilishi haroratning pasayishi bilan kuchli ortadi va 5°C dan past haroratda ammoniyning o'zlashtirilishi davom etishi mumkin ammo, nitratning o'zlashtirilishi to'xtaydi. Bu ammoniyga nisbatan nitratning so'rilishi va assimilyatsiyasiga metabolitik energiya bilan bog'liq bo'lishi mumkin. Boshqa tomondan, ammoniy asosan ildizlarda assimilyatsiya qilinadi va bu to'g'ridan-to'g'ri ammoniyga ko'proq talabni keltirib chiqaradi.

O'simliklar tomonidan qabul qilingan nitrat fitogormonlar, ayniqsa, sitokininlarning biosintezi va funksiyasida muhim ahamiyatga ega. Chunki, sitokininlar sintezi uchun zarur bo'lgan fermentlar nitrat bilan ta'minlanadi.

Ammoniy bilan oziqlanishda pH 7 dan yuqori bo'lishi ammiak gazi bilan zaharlanishga olib keladi (51-jadval).

N ning har ikkala shaklining o'simlik o'sishiga ta'siri ularning konsentratsiyasiga bog'liq (72-rasm). Bunda N konsentratsiyasi ortishi bilan ammoniyga nisbatan nitratning afzalligi ortadi. Eng yuqori o'sish

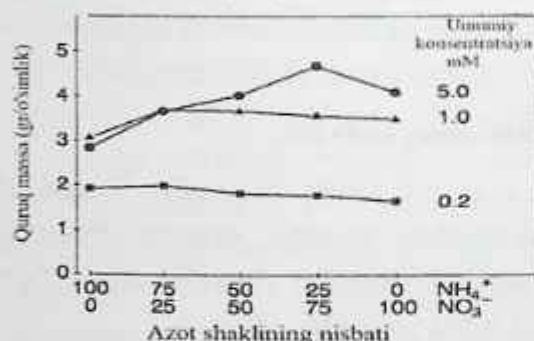
sur'at-lariga ikkala N shakli optimal nisbatlarda qo'llanilganda erishiladi.

51-jadval.

Oziqlantiruvchi eritmadagi pH va azot manbayini bodring o'simligi assimilyatsiya va transpiratsiyaga ta'siri.

pH	N manbai, mM			Assimilyatsiya darajasi soat davomida mg CO ₂ /dm ²	Transpiratsiya darajasi soat davomida g H ₂ O/dm ²
	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	NH ₃		
6.50	3	0	0	6.15	2.00
7.75	3	0	0	6.55	2.18
6.50	3	5	0.01	6.60	1.80
7.75	3	5	0.16	4.48	1.39

Schenk va Wehrmann (1979)



72-rasm. Azot shakli va konsentratsiyasining 30 kunlik makkajo'xori o'simligi quruq vaznga ta'siri. Xu va boshqalar (1992)

N boshqa mineral ozuqalarga qaraganda o'simlik tarkibini ko'proq o'zgartiradi. Masalan, 52-jadvalga ko'ra, javdar tarkibidagi quruq modda miqdori N ta'sirida ortadi. Shu bilan birga, umumiy N miqdori oshadi, lekin o'simlikdagi ikkita asosiy uglevodlar, poli-fruktozanlar va kraxmalning tarkibi keskin kamayadi.

52-jadval.

N (NH₄NO₃ sifatida) ta'minoti ortib borishining javdar quruq massasi va uning tarkibiga ta'siri.

	N ta'minoti, g/idish			
	0.5	1.0	1.5	2.0
Quruq massa (g/idish)	14.9	23.2	26.2	26.0
Quruq modda tarkibi, %				
Jami N	2.0	2.8	3.6	4.2
Saxaroza	7.7	7.3	7.1	6.3
Polifruktozanlar	10.0	4.3	1.8	1.1
Kraxmal	6.1	3.4	2.1	1.4
Sellyuloza	14.4	13.9	13.9	17.6

Hehl and Mengel (1972).

Nitrat va ammoniy o'zlashtirilishiga turli omillarning ta'siri.
D.N.Pryanishnikov va shogirdlarining tadqiqotlari asosida o'simliklar hayotida ammiak hamda nitrat shakldagi N teng kuchli ekanligi aniqlangan. Lekin o'simliklarning ammiak yoki nitrat shakldagi azotni o'zlashtirishi qator ichki va tashqi omillarga, xususan, ekinning biologik xususiyati, uglevodlar bilan ta'minlanganlik darajasi, tuproq muhiti, mikro va makroelementlar mavjudligi bilan chambarchas bog'liq.

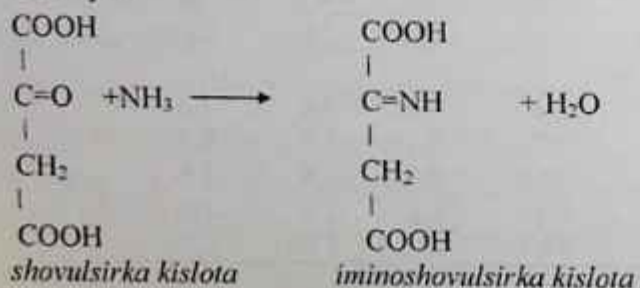
Tuproq muhiti mo'tadil bo'lsa, o'simliklar NH_4^+ shakldagi N ni nitratlarga qaraganda yaxshi o'zlashtiradi, nordon muhitda esa, aksincha, nitrat shakldagi N yaxshiroq o'zlashtiriladi. Tuproqda Ca, Mg va K ko'p bo'lishi NH_4^+ ni, P mo'lligi esa NO_3^- o'zlashtirilishi uchun qulay sharoit yaratadi. Tuproqda Mo tanqisligi nitratlar qaytarilishini sekinlashtiradi va o'simliklarni ayni shakldagi azotni assimilatsiyalashini cheklaydi.

11.1.3. Azot assimiliyatsiyasi.

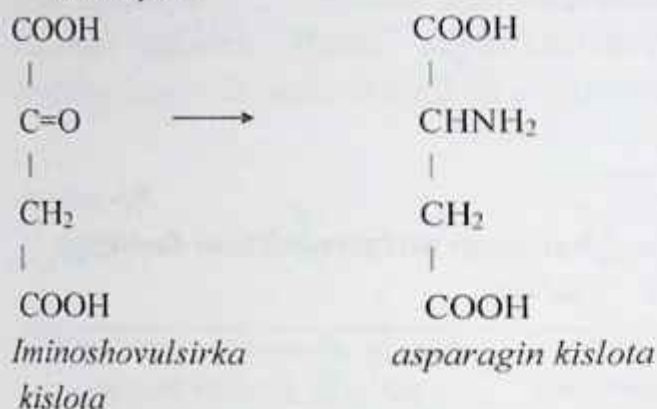
O'simliklar tomonidan N o'zlashtirilishi bir qator murakkab jarayonlar asosida ketadi va ammiakni tegishli organik kislotalar ketoguruhi bilan hosil qiladigan aminokislotalardan sintezlanadigan oqsil molekulasiga birikishi (aminlanish) bilan yakunlanadi.

O'simliklardagi anaerob va aerob nafas olishning birinchi bosqichida uglevodlarning parchalanishidan hosil bo'ladigan pirouzum, shovulsirka, α -ketoglutar va boshqa ketokarbon kislotalar bevosita aminlanishga ancha moyildir. Ketokislotalarning ammiak ta'sirida to'g'ridan-to'g'ri aminlanishi o'simliklardagi aminokislota sintezining asosiy yo'nalishi hisoblanadi. Bu ikki bosqichli jarayon bo'lib, birinchi bosqichda ammiak va ketokislotalardan iminokislota va suv, ikkinchi bosqichda esa, iminokislota qaytarilishidan aminokislota hosil bo'ladi:

1-bosqich.

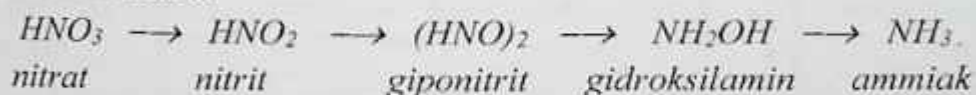


II-bosqich.

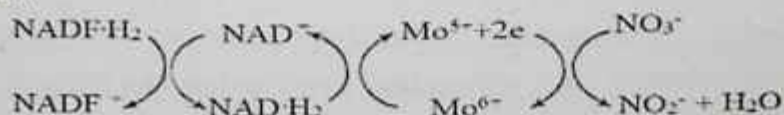


Ayni shu yo'l bilan ketoglutar kislota ($\text{COOH}\cdot\text{CO}\cdot\text{CH}_2\cdot\text{CH}_2\cdot\text{COOH}$) va ammiak birikishidan glutamin kislota ($\text{COOH}\cdot\text{CH}\cdot\text{NH}_2\cdot\text{CH}_2\cdot\text{CH}_2\cdot\text{COOH}$) hosil bo'ladi. Shuningdek, asparagin kislota ammiakning fumar kislota ($\text{COOH}\cdot\text{CH}=\text{CH}\cdot\text{COOH}$)ga to'g'ridan-to'g'ri birikishidan hosil bo'ladi.

Nitrat assimiliyatsiyasi. Aminokislota sintezi uchun N faqat qaytarilgan shaklda bo'lishi lozim, nitrat va nitritlar karbon kislotalarning ketoguruhi bilan bevosita reaksiyaga kirisha olmaydi. O'simlik tanasida uglevodlar zaxirasi yetarli bo'lsa, nitrat shakldagi N fermentlar ishtirokida ildizning o'zidayoq ammiakka aylanadi, uni quyidagicha ifodalash mumkin:



Nitrat kislotadan ammiak hosil bo'lishi ko'p bosqichli jarayon bo'lib, bunda bir qator fermentlar katalizator vazifasini o'taydi. Dastlab, nitratreduktaza fermenti nitratlarning nitritlarga aylanish reaksiyasini katalizlaydi. Nitratreduktaza fermenti ko'pchilik yuksak o'simliklar, zamburug'lar va mikroorganizmlar tarkibida uchraydi. Bu ferment FAD va Mo tutuvchi metalloflavoproteindan iborat. Nitratlarning nitratreduktaza fermenti ishtirokida qaytarilishi quyidagi sxemada ifodalangan:



Mo yetishmovchiligi nitratreduktaza faolligining pasayishiga olib keladi (53-jadval). Mo yetishmayotgan vaqtda ildizdan tashqari oziqlantirishda molibdenli eritmalarini qo'llash ferment faolligini sezilarli darajada oshiradi.

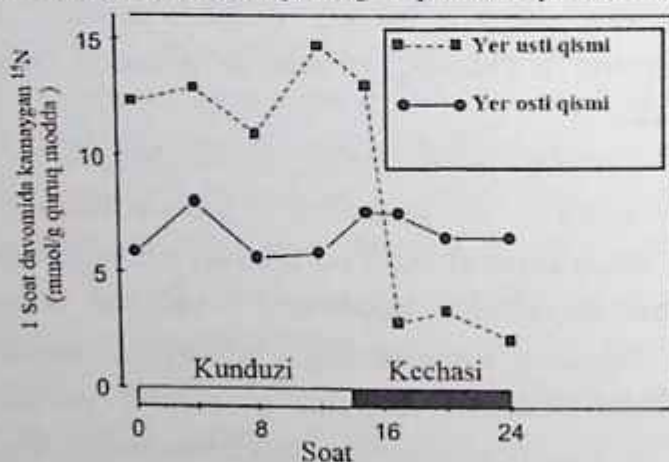
53-jadval.

Mo bilan ishlov berishning bargdagi nitratreduktaza faolligiga ta'siri.

O'simlik o'sishi davrida Mo ta'minoti ($\mu\text{g}/\text{tup}$)	Barg orqali Mo bilan oziqlantirish ($\mu\text{g}/\text{l}$)	Bargda nitratreduktaza faolligi $\mu\text{mol NO}_2$ g yashil massada	
		24 soat	70 soat
0.005	0	0.2	0.3
0.005	100	2.8	4.2
5.0	0	—	8.0
5.0	100	—	8.2

Randall (1969)

Nitratreduktazasining yuqori miqdori va faolligiga Mo dan tashqari yorug'lik ham ta'sir qiladi. Yashil barglarda yorug'lik intensivligi va nitratlarning kamayishi o'rtasidagi bog'liqlik mavjud (73-rasm)



73-rasm. 24 soat davomida ildizlarga $^{15}\text{NO}_3$ yetkazib berilaganda makkajo'xoring yeri osti va yerusti qismlarida qaytarilgan azotning konsentratsiyasi. Pirson va boshqalar (1981).

Rasmdagi tebranishlar qaytarilgan nitratlar va kamaytiruvchi uglevod konsentratsiyalari o'rtasidagi bog'liqlikni aks ettiradi. Yorug'lik intensivligini ortishi nitratreduktaza faolligini ortishi va nitratlarni kamayishiga olib keladi (54-jadval).

Ismaloq tarkibidagi nitrat konsentratsiyasiga yorug'likning ta'siri
(yorug'lik davri soat 9:00 dan 18:00 gacha).

Vaqt		Nitrat konsentratsiyasi ho'l massada mg/kg	
		Barg bandi	Barg qirasi
	8:30	228	830
Yorug'	9:30	167	725
Yorug'	13:30	101	546
Yorug'	17:30	91	504
	18:30	106	578

Steingro'ver va boshqalar. (1982).

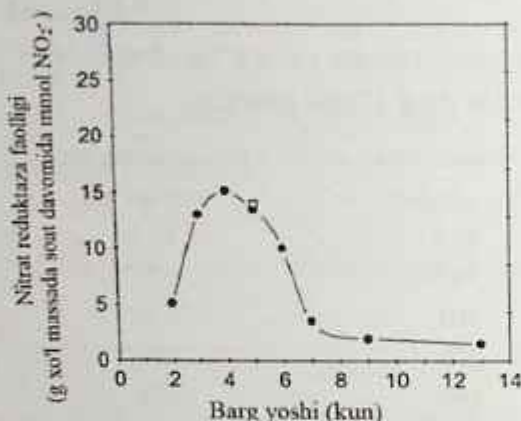
Kam yorug'likda (masalan, qishda issiqxonalarda) parvarishlangan o'simliklarda yuqori yorug'likda (masalan, yozda) o'stirilgan o'simliklarga nisbatan nitrat konsentratsiyasi bir necha barobar yuqori bo'ladi. Ayniqsa bu holat, karamdoshlar va sho'radoshlar oilasiga tegishli, ayrim sabzavotlarda bu yaqqol namoyon bo'ladi. Masalan, ismaloqning poya va barg to'qimalari vakuolalarda nitrat ko'p to'planadi. Kam yorug'lik sharoitida, ismaloq barglaridagi nitrat konsentratsiyasi 6000 mg/kg ga (ho'l massada) yetishi mumkin.

Qari barglarda nitratreduktaza faolligi juda past bo'ladi (74-rasm). Bu esa qari barglarda saqlangan nitratdan foydalanish imkonini cheklashi mumkin.

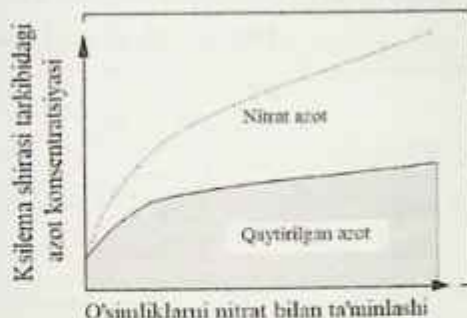
O'simliklar tomonidan o'zlashtirilgan nitrat shaklidagi azotning 5 dan 95% gacha qismi o'simlikning ildiz va yer ustki qismida ammiakka qadar qaytariladi. Bu har xil omillar, jumladan, nitrat bilan ta'minlanish darajasi, o'simlik turi, yoshi va boshqalarga bog'liq.

Umuman olganda, tashqi muhitda nitrat ta'minoti kam bo'lsa, ildizlarda nitratning ulushi kamayadi. Nitratlar ko'payishi esa ildizda nitrat ortishi va yerusti organlariga ko'chirilishiga olib keladi (75-rasm).

Nitrat qaytarish va assimilyatsiya qilish jarayoni ko'p miqdorda energiya talab qiladi. ATF ekvivalentlarida ifodalanganda, bir mol nitratni qaytarish uchun 15 mol ATF, bir mol ammoniyni assimilyatsiya qilish uchun 5 mol ATF sarflanadi.



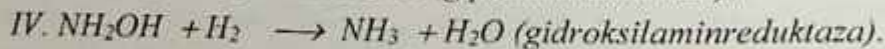
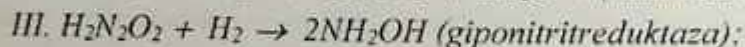
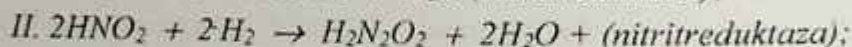
74-rasm. Soyaning birinchi bargining ontogenez davrida nitratreduktaza faolligi. Santoro va Magalhaesdan tahrirlangan (1983).



75-rasm. Ksilema shirasi tarkibida nitrat shaklida N konsentratsiyasining sxematik tasviri. Uolles va Pate (1965).

Nitritreduktaza fermenti nitritni giponitritgacha qaytaradi. Bu reaksiyalarda ham metalloflavinli ferment ishtirok etadi. Hosil bo'lgan giponitrit gidroksilargacha qaytariladi. Bu protsessda giponitritreduktaza fermenti ishtirok etadi, deb taxmin qilinsa-da, lekin u o'simliklardan sof holda ajratib olinmagan.

Nitritlarni ammiakkacha qaytarilishida xilma-xil birlamchi elektron manbalardan, chunonchi, qaytarilgan NADF-H₂, H₂ va fotosintetik qaytaruvchi moddalardan foydalaniladi. Nitritlar qaytarilishida ham ferredoksin oqsili elektron o'tkazuvchi modda sifatida muhim rol o'ynaydi. Qaytarilish protsessini sxematik ravishda quyidagicha ifodalash mumkin:



Bu reaksiyalar natijasida hosil bo'lgan ammiak o'simliklarda to'planmay, aminokislota hosil bo'lishida ishtirok etadi.

Nitratlardan ammiak hosil bo'lishida ishtirok etadigan fermentlar metalloflavoproteinlar deb nomlanadi, chunki birinchi bosqichda Mo,

ikkinchi va uchinchi bosqichlarda Cu, Fe, Mg, so'nggi bosqichda esa Mn va Mg ning ishtirok etishi shartdir.

Qaytarilmasdan o'simlik tarkibiga o'tadigan nitrat shakldagi N o'simliklar uchun zararsiz bo'lib, to'qimalarda ko'p miqdorda to'planishi mumkin. Lekin qishloq xo'jalik mahsulotlari (ayniqsa yem-xashak, sabzavot va poliz ekinlari) tarkibida nitratlarning ma'lum darajadan oshib ketishi ularni iste'mol qiladigan hayvon va insonlarga zararli ta'sir ko'rsatadi. Odatda erkin ammiak o'simliklar tanasida kam uchraydi. Ayni modda miqdorining ko'payib ketishi o'simliklarning zaharlanishiga sabab bo'ladi.

Tashqi ozuqa muhiti yetarli darajada qulay bo'lganda o'simlikda nitratlar kam to'planadi. Ammo azotli o'g'itlar noto'g'ri, oshirilgan me'yorda qo'llanilishi qishloq xo'jalik mahsulotlari tarkibida nitrat ko'p to'planishiga olib keladi.

Nitrit sabzavotlarni saqlash yoki qayta ishlash jarayonida nitratdan hosil bo'lishi mumkin. Ushbu nitritni o'z ichiga olgan ovqatlar bilan oziqlangan chaqaloqlarda metgemoglobinemiya rivojlanishining jiddiy xavfi mavjud.

Nitratlar ayniqsa nitritlarning tashqi muhitdan oshiqcha oziqlashtirilishi o'simlikda nitrozoaminlar hosil bo'lishiga olib kelishi mumkin. Nitrozoaminlar kanserogen modda hisoblanib, organizmlar uchun xavfli hisoblanadi. Nitrozoaminlar turli muhitlarda nitritlar va ikkilamchi ionlardan sintezlanishi mumkin va ular biologik obyektlar uchun supermutagenlar hisoblanadi.

Yuqori nitrat miqdori ($>1-2\%$ yem-xashak quruq vazniga nisbatan) kavsh qaytaruvchi hayvonlar uchun zaharli bo'lishi mumkin.

Mineral o'g'itlar, ayniqsa azotli o'g'itlar qo'llashning oshishi mahsulot tarkibida nitratlar miqdorini aniqlab, sifatini baholashda juda muhim ekanligini ko'rsatmoqda.

Hozirgi paytda organizm uchun xavfli bo'lmagan nitratlarning cheklangan gigiyenik me'yori ishlab chiqilgan(55-56-jadval).

O'simlik mahsulotlari tarkibida nitratlarning cheklangan miqdori.

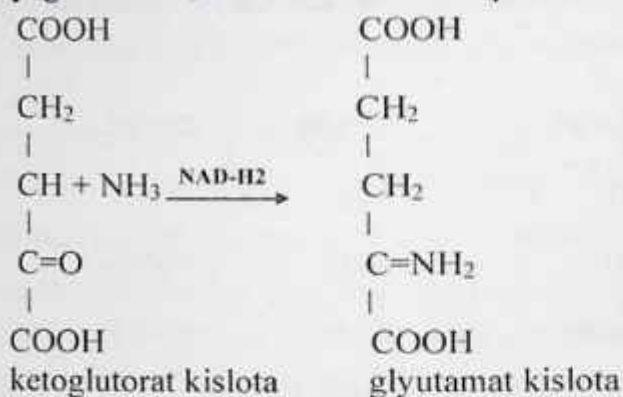
Mahsulot turi	Cheklangan miqdori, mg/kg NO ₃ ⁻	
	Ochiq maydon	Himoyalangan maydon
Kartoshka	250	-
Oqbosh karam ertangi	900	-
Kechki	500	-
Sabzi ertangi	400	-
Kechki	250	-
Pomidor	150	300
Bodring	150	400
Osh lavlagi	400	-
Bosh piyoz	80	-
Ko'k piyoz	600	600
Qovun	90	-
Tarvuz	60	-
Chuchuk qalampir	100	400
Qovoqcha	400	400
Xo'raki uzum navlari	60	-
Olma	60	-
Nok	60	-

Chorva mollari ozuqasida nitrat va nitritlarning cheklangan miqdori.

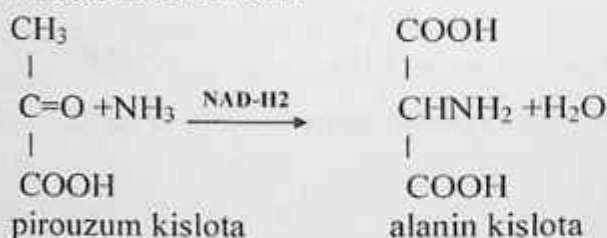
Ozuqa turi	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻
	mg/kg	
Xashaki lavlagi	800	10
Silos, senaj	200	10
Parranda uchun omuxta yem	200	5
Qoramollar uchun omuxta yem	500	10
Yashil ozuqa	200	10
Pichan, somon	500	10
Ozuqa donlar	300	10

Ammoniy assimilyatsiyasi. Ammoniy tuproqdan ildizlar tomonidan so'rilishi bilan bir qatorda, nitratlarni qaytarilishi, fotonafas olish, N reutilizatsiyasi, dukkakli ekinlarda N fiksatsiyasi kabi jarayonlar

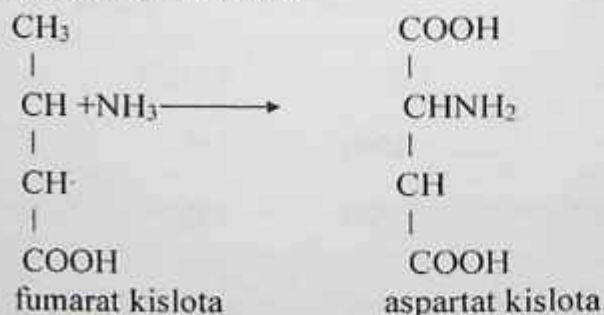
natijasida o'simlik to'qimalarida yuqori tezlikda hosil bo'ladi. Qaysi organda o'zlashtirilishi va hosil bo'lishidan qat'iy nazar aminlanish jarayonida ishtirok etadi. Umuman, ammiak ketokislotalar bilan reaksiyaga kirishib, aminokislota hosil qiladi:



Pirouzum kislota bilan ammiak o'zaro reaksiyaga kirishib, alanin aminokislota hosil bo'ladi:



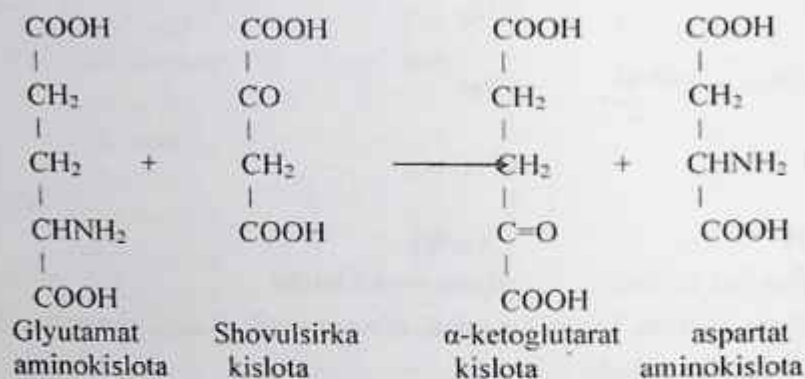
Fumarat kislota bilan ammiakning birikishidan aspartat aminokislota hosil bo'ladi:



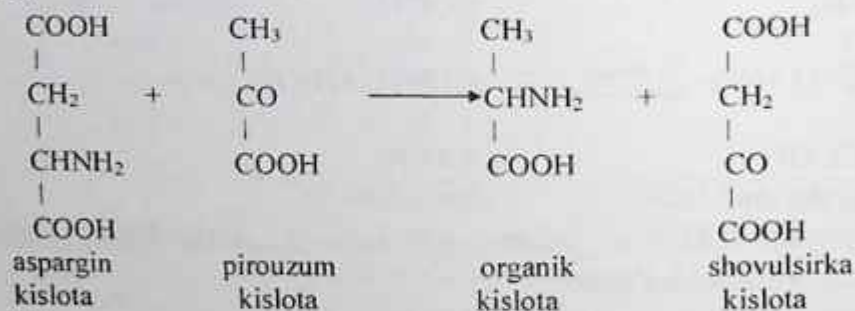
Shunday qilib, ammoniydan yoki nitratlarning qaytarilishi natijasida hosil bo'lgan ammiak ishtirokida faqat uchta aminokislota: aspartat, alanin va glutamat hosil bo'ladi. O'simliklardagi qolgan aminokislota shu uchta aminokislotadan qayta aminlanish natijasida hosil bo'ladi. Qayta aminlanish – tegishli ferment ta'sirida aminokislota(*donor*)dagi amin

guruhini ketokislota(*akseptor*)ga ko'chirilishidir. Qayta aminlanish reaksiyalari 1937-yilda A.Ye. Braunshteyn va M.G.Krisman tomonidan ochilgan edi. Ya'ni fermentlar ishtirokida amino guruhlarning bir molekuladan ikkinchi molekulaga o'tkazilishi natijasida yangi aminokislota hosil bo'ladi:

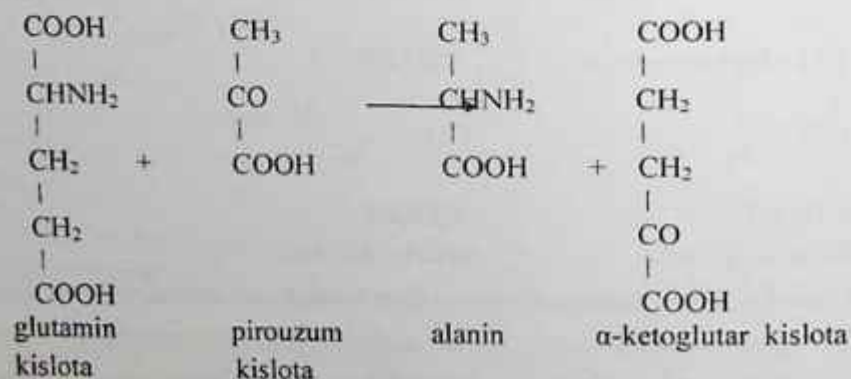
I.



II.



III.



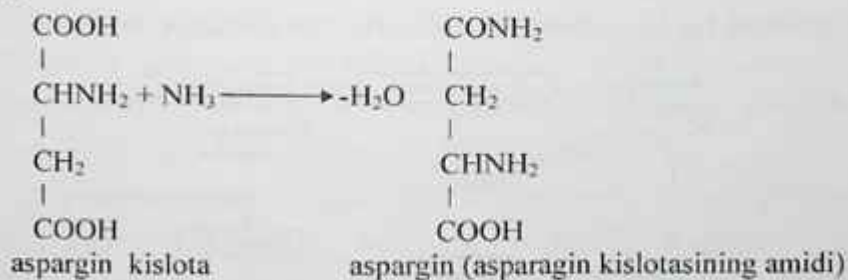
O'simlik tanasidagi glutamin va aspargin kislotalarni qayta aminlanishga moyilligi ularning modda almashinuvida juda katta

ahamiyatga ega ekanligidan dalolat beradi. Shuningdek, aspargin va glutamin kislotalarining amidlari bo'lgan aspargin va glutaminlar ham qayta aminlanishi ancha oson kechadi.

Amino guruhining aminokislotadan boshqa uglerod skeletlariga o'tishi qayta aminlanish aminotransferazlar tomonidan amalga oshiriladi:



Qayta aminlanish jarayoni oqsil sintezi va ammokislotalarning dezaminlanishida muhim ahamiyat kasb etadi. Dezaminlanish – organik birikmalar molekulasidan amin (NH_2) guruhining ajralib chiqish jarayoni. Dezaminlanishda NH_2 guruhi boshqa guruhlar (masalan N, OH, OR) bilan almashinadi yoki qo'shbog'lar hosil bo'ladi. Biokimyoviy dezaminlanish maxsus fermentlar ishtirokida boradi. O'simlik tomonidan qayta ishlangan ketokislota uglevodga aylanadi, ammiak esa yana aminlanish jarayonida ishtirok etadi. Bundan tashqari ammiak asparagin va glutamin kislotalari bilan ta'sirlashib (ular bittadan ammiak molekulasini birlashtirib olish qobiliyatiga ega), amidodikarbon kislotalarning amidlarini hosil qiladi:



O'simliklar faqat ammoniy tuzlari solingan eritmada o'stirilganda NH_4^+ kationi ildizlardayoq o'zalashtiriladi va amidlarga aylanadi. Hosil bo'lgan amidlar o'simliklarning yerusti qismlariga tarqaladi. Umuman, ildizlarda aminlanish va qayta aminlanish jarayonlari natijasida 25 dan ortiq N birikmalarining hosil bo'lishi aniqlangan.

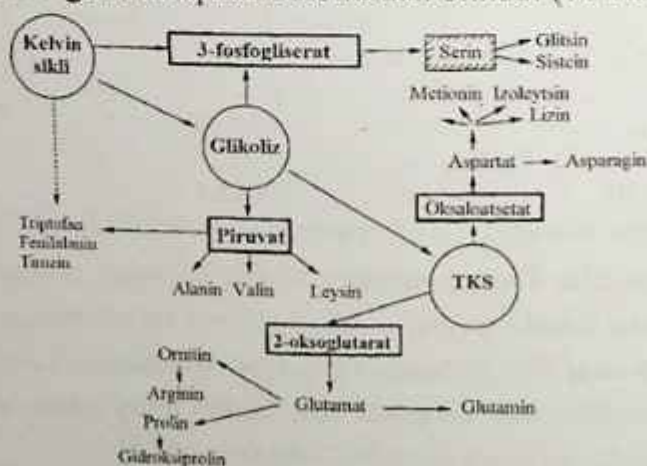
Demak, ammoniy kationi glikoliz va Krebs siklida hosil bo'lgan organik kislotalar bilan ildizlardayoq reaksiyaga kirishadi va

aminokislota yoki amidlar holda yerusti qismlariga tarqaladi. O'simliklar nitratlar bilan oziqlanganda esa qabul qilingan anion (NO_3) ammiakka qadar qaytariladi. Bu jarayonda akseptorlik vazifasini fotosintez va yorug'likda nafas olishning birlamchi mahsulotlari bajaradi. Umuman, yashil o'simliklarda N ishtirokida hosil bo'lgan oqsillarning miqdori 80-95 foiz, nuklein kislotalar 10 foiz, aminokislota va amidlar 5 foizni tashkil etadi. Oqsillarning ko'pi fermentlardan iborat bo'lib, o'simliklardagi metabolitik jarayon reaksiyalarining tavsifini belgilaydi. Oqsillar zaxira holda ham to'planadi.

D.N. Pryanishnikov amidlar uglevodlar tanqisligi tufayli o'simlik tanasida ammiakni ortiqcha to'planishining oldini olishini isbotladi. Tarkibidagi uglevod zaxirasi kam urug'lar, masalan, qand lavlagining unib chiqishida o'simlik tanasiga ortiqcha miqdorda kiradigan ammiak, kislotalar sintezida to'la sarflanmaydi, to'qimalarda to'planib, o'simlikni zaharlaydi.

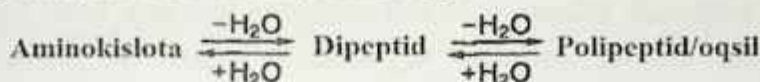
11.1.4.Oqsil biosintezi va azot.

O'simliklar tarkibida 200 ga yaqin aminokislota aniqlangan bo'lib, ularning faqat 20 ga yaqini oqsil sintezi uchun zarur. Har bir oqsilning peptid zanjiri aminokislota ketma-ketligiga ega. Ushbu turli xil aminokislota uchun skeletlar fotosintez, glikoliz va trikarboksilik kislota aylanishida hosil bo'lgan oraliq mahsulotlardan olinadi (76-rasm).

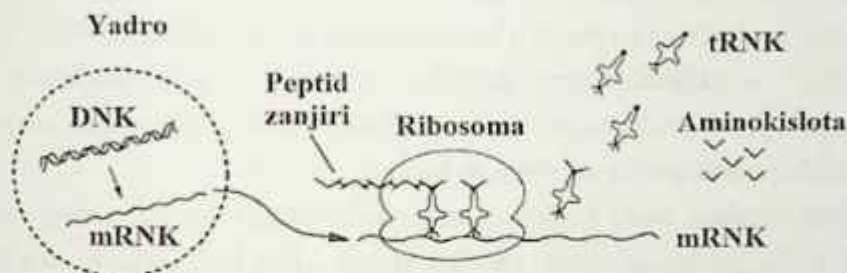


76-rasm. Kalvin sikli, glikoliz va trikarboksilik kislota siklining turli oraliq mahsulotlaridan aminokislota biosintezi.

Oqsil sintezida alohida aminokislota birikish reaksiyasi natijasida peptid bog'lari (R1-CONH-R2) bilan bog'lanadi:



Oqsillar 100 dan ortiq individual aminokislotadan hosil bo'lgan polipeptidlardir, ularning ketma-ketligi ikki zanjirli irsiy molekula ma'lumotlari bilan belgilanadi (77-rasm).



77-rasm. Oqsil biosintezining asosiy bosqichlari.

Oqsil biosintezida mineral ozuqalar muhim rol o'ynaydi. Bunda ikki valentli kationlarni, xususan Mg talab qiladi. Mg aminokislotaning ATF tomonidan faollashishi uchun zarurdir, K esa zanjirning uzayish bosqichida ishtirok etadi. Zn RNK polimerazaning metall komponentidir, Fe ribosoma yaxlitligi uchun talab qilinadi.

O'simlik tanasida oqsil sintezi bilan bir qatorda ularning parchalanishi ham sodir bo'ladi. Oqsil gidrolizida proteaza fermentlari katalizator vazifasini o'taydi. Oqsillarning yemirilish vaqti bir necha soatdan bir necha kun va haftagacha farq qiladi.

Jadal o'sayotgan organlarda, shuningdek, yosh nihollarda oqsil sintezi, parchalanishga nisbatan ustunlik qiladi. Oqsilning parchalanishidan hosil bo'ladigan ammiak o'simlik to'qimalarida to'planmaydi, balki, aminokislota sinteziga sarflanadi. Ular esa, o'z navbatida, oqsil va boshqa azotli birikmalar (porfirinlar, alkaloidlar)ning biosintezida ishtirok etadi. Demak, azotli organik birikmalar hosil bo'lishi va parchalanishining murakkab zanjiri ammiakdan boshlanib, ammiakda tugaydi.

O'simliklarda azotli moddalar almashinuvi butun vegetatsiya davrida sodir bo'ladi, lekin uning sur'ati va xarakteri o'sish hamda

rivojlanishning turli davrlarida turlicha kechadi. Masalan, urug'ning unish jarayonida endosperm urug' palladagi zaxira oqsil aminokislota qadar parchalanadi. Ularning oksidlanishidan ammiak hosil bo'ladi va u aminokislota hamda amidlar, keyinchalik oqsil va boshqa organik birikmalarning sintezida ishtirok etadi.

N almashinuvi jadalligiga bog'liq ravishda o'simlik tanasining turli a'zolarida azotning qayta taqsimlanishi kuzatiladi. Masalan, jismonan charchagan a'zolarida, asosan qari barglarda oqsil gidrolizi sodir bo'ladi va gidroliz mahsulotlari yosh a'zolar tomon harakatlanadi.

Urug' shakllanadigan davrda bargdagi oqsil moddalar jadal parchalanib, hosil bo'ladigan aminokislota pishib yetilayotgan urug'larga oqib o'tadi va shu yerda oqsilga aylanadi.

Urug'lardagi oqsil konsentratsiyasi boshqoqli donlar quruq vaznning 10 dan 15% gacha qismini tashkil qiladi. Bu ko'rsatkich dukkaklilar masalan, soyada 40-50% gacha. Donli urug'lardan guruchda 5,8-7,7%, arpada 8-15%, bug'doyda 7-22%, makkajo'xorida 9-11% oralig'ida. Ushbu oqsillarning taxminan 50-85 foizi saqlanadigan oqsillardir. Jamg'aruvchi to'qimalarda saqlangan oqsillar urug'larning rivojlanish davridagi aminokislota sintezida asosiy N manbasi bo'lib xizmat qiladi.

Urug'dagi azotning asosiy qismi (90% ga yaqin) oqsillar tarkibiga kiradi. O'simlik oqsilida 14-18%, o'rta hisobda 16% N mavjud.

Demak, urug'dagi N ning nisbiy miqdori oqsil miqdoriga bog'liq va uning taxminan 1/6 qismini tashkil qiladi. Dukkakli va moyli ekinlar urug'i tarkibida oqsil, binobarin N miqdori ko'p, boshqoqli ekinlar donida esa kam bo'ladi.

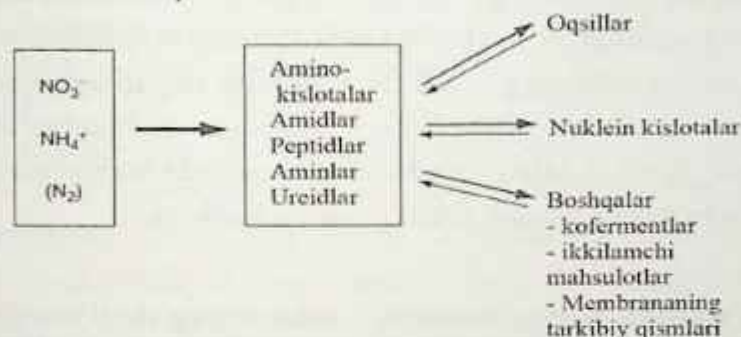
Oqsil miqdori ortishi hosil sifatini yaxshilaydi, lekin N li moddalar miqdorining ko'payishi hamma vaqt ham mahsulot qiymatini oshiravermaydi. Masalan, qand lavlagi o'suv davrining oxirida N bilan mo'l oziqlantirilsa, ildizda ko'p miqdorda nooqsil N li birikmalar, aminokislota to'planadi, qaysiki, ildizmevadagi qand miqdorini kamaytirib yuboradi.

Hosil sifati, shuningdek, qo'llaniladigan N li o'g'it turiga ham bog'liq. Chunonchi, ammiakli N bilan oziqlantirilgan o'simlik

hujayrasining qaytaruvchanlik, nitrat shakldagi N qo'llanilganda esa oksidlovchanlik qobiliyati kuchayadi.

11.1.5. Past molekulyar og'irlikdagi azotli organik birikmalarning roli.

O'simliklarda past molekulyar og'irlikdagi organik N birikmalar (78-rasm) nafaqat noorganik N ning assimilyatsiyasi va yuqori molekulyar birikmalarning sintezi yoki parchalanishi o'rtasida oraliq vosita sifatida harakat qiladi.



78-rasm. O'simliklardagi azotli birikmalarning sinfi.

Past molekulyar og'irlikdagi N li birikmalar, asosan, aminokislota, amidlar vaqtinchalik N tanqisligida bufer vazifasini va N ni uzoq masofalarga tashish funksiyasini bajaradi. Dukkakli ekinlarda tuganagida hosil bo'lgan ureidlar ham N ni tashish funksiyasini bajaradi. Past molekulyar og'irlikdagi organik N birikmalarining yana bir muhim sinfi aminlar va poliaminlardir. Ularning biosintezi aminokislota dekarboksillanishi orqali amalga oshiriladi. Poliaminlar o'simliklarda erkin yoki bog'langan holda ko'p funksiyalarni bajaradi. Ular hujayra bo'linishi, embriogenez va gullash jarayonlarida ishtirok etadi. Poliaminlar proteinazlarning faolligini cheklash orqali barglarning qarishini kechiktiradi.

11.1.6. Azot tanqisligi va toksikligi.

N tanqisligi. O'simlik quruq vazniga nisbatan N miqdori 1-3% ni tashkil etadi. Turli o'simliklar yalpi N miqdori bilan bir-biridan farq qilishi tabiiy, lekin bitta o'simlikning turli a'zolari ham turlicha miqdorda

N tutadi. Barglar (ayniqsa yosh barglar) N ga boy bo'lib, poya va ildizlarda uning miqdori birmuncha kamdir.

O'simliklarni normal o'sib-rivojlanishi uchun tuproqda yetarli miqdorda N mavjud bo'lishi kerak. Tuproqda N yetishmasligi yoki ildizni N qabul qilish qobiliyatining pasayishi o'simliklar rivojlanishiga salbiy ta'sir qiladi.

N tanqis bo'lgan sharoitda o'simlikning o'sishi keskin sekinlashadi. N yetishmagan o'simliklar pakana va barg yuzasi tor bo'ladi. N tanqisligida qari barglardagi N yosh barglarga reutilizatsiya qilinganligi sababli qari barglarda xloroz boshlanadi. Barglari maydalashib, och yashil tus oladi, ancha erta sarg'ayadi. Barglarning morfologiyasida N bilan ta'minlanishi ta'sirida bo'lgan tipik o'zgarishlar sholi uchun 57-jadvalda ko'rsatilgan. Sholi N bilan yetarli ta'minlanganda barglarining uzunligi, kengligi va maydoni oshadi, lekin qalinligi kamayadi.

57-jadval.

NH_4NO_3 sifatida azot ta'minotini oshirishning sholi bargiga ta'siri.

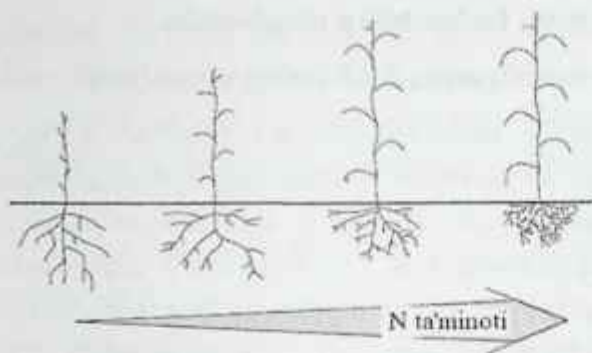
Azot ta'minoti, mg/l	Barg			
	Uzunligi, sm	Kengligi, sm	Yuzasi, sm^2	Qalinligi, mg/sm^2
5	49.0	0.89	30.6	4.9
20	56.1	1.13	47.8	4.1
200	60.3	1.25	56.1	3.8

Yoshida va boshqalar (1969)

N tanqisligida gullar va yosh meva tugunlari to'kila boshlaydi. Har bir to'pguldagi urug'lar soni, yetarli N bilan ta'minlangan o'simliklar bilan solishtirganda kam bo'ladi.

Ozuqa muhitida vaqtinchalik N tanqisligiga, o'simliklar ikki fazali javobni ko'rsatadi. Birinchi bosqichda barg cho'zilish tezligi fotosintezga ta'sir qilmasdan pasayadi. Assimilyatsiya qilingan uglevodni ildizlarga kamroq o'tkazishi sabab, ildiz o'sishi sekinlashadi. Natijada, yer osti biomassasi yerusti biommassasiga qaraganda kam bo'ladi (79-rasm). Shu bilan birga, N li birikmalarni (ayniqsa nitrat) azot metabolizmini saqlab qolish uchun safarbar qilinadi, tuproqdan nitrat olish qobiliyati ortadi.

Ikkinchi fazada N tanqisligi davom etib barglarda nuklein kislotalar va oqsillar parchalanishi boshlanadi.



79-rasm. Ortib borayotgan N ta'minotida donli o'simliklar yer ustki qismi va ildizining sxematik tasviri. Petra Marschner (2012).

Bu odatda barglarning qarishi bilan bog'liq. N tanqisligi natijasida ribuloza bifosfat karboksilaza-oksigenazani parchalanishi maksimal fotosintez qobiliyatining pasayishiga olib keladi. Oxir-oqibat butun o'simlik o'sishdan to'xtaydi va nobud bo'ladi.

N bilan me'yorida oziqlantirilgan o'simliklarda oqsil moddalar jadal sintezlanadi, o'simlikning o'sishi va hayot faoliyati kuchayadi hamda uzoq davom etadi, barglarning qarishi sekinlashadi, baquvvat poya va to'q yashil tusdagi barglar shakllanadi, o'sish, shoxlanish hamda hosil organlarining rivojlanishi yaxshilanadi. Natijada hosil va uning tarkibidagi oqsil miqdori ko'payadi. Lekin o'sish davrida bir tomonlama, faqat N bilan oziqlantirishga ruju qo'yish hosilning pishib yetilishini orqaga suradi, o'sish organlari kuchli rivojlanib, o'simlikning "g'ovlab ketishi" ga sabab bo'ladi.

Ammoniy toksikligi. O'simlik turlari ammoniyga chidamliligi bilan farqlanadi. Masalan, arpa ammoniyga sezgir, sholi esa ammoniyga chidamli.

Ammoniydan zaharlanish alomatlarini orasida barglar xlorozi, o'sishning sekinlashishi, barglar nekrozi va qurushi kuzatiladi. Ammoniy bilan oziqlangan o'simliklarning to'qimalari tahlil bir qancha kimyoviy o'zgarishlar kuzatiladi. Bular noorganik anionlar, masalan, xlorid, sulfat va fosfat, shuningdek, aminokislota konsentratsiyasining ortishidir. Ammoniy toksikligi natijasida K, Ca va Mg kabi muhim kationlar, shuningdek, organik moddalardan olma kislotasi konsentratsiyasining pasayishi kuzatiladi.

11.2.O'simliklarning fosfor bilan oziqlanishi.

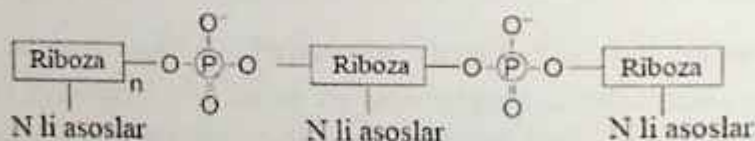
11.2.1.O'simliklar metabolizmida fosforning ahamiyati.

O'simliklar P ni ortafosfat kislotasi qoldig'i ($H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}) shaklida o'zlashtiradi. O'simliklar tomonidan qabul qilingan P o'simlik tanasida noorganik fosfat ($H_2PO_4^-$) shaklida to'planishi, gidroksil guruhi orqali uglerod zanjiriga bog'lanishi (CO-P), oddiy fosfat efiri sifatida (masalan, shakar fosfat) yoki energiyaga boy fosfat bog'i (P)~(P) bilan boshqa fosfatga birikishi (masalan, ATPda) mumkin. P ni yana bir barqaror bog'langan turi fosfoefirlardir (C-(P)-C).

Ksilemada P anorganik shaklda harakatlanadi. Anorganik P ni organik P ga aylanishi yoki aksincha jarayon sodir bo'lishi juda tez fursatda sodir bo'ladi. Masalan, ildizlar tomonidan o'zlashtirilgan anorganik P, daqiqa ichida organik P ga aylanadi.

Fosfor strukturaviy element sifatida. P siz bironta tirik hujayra mavjud bo'lolmaydi. Chunki, P nuklein kislotalar tarkibida uchraydi. Nukleoproteinlar hujayra yadrolarining eng asosiy moddalari bo'lib o'z tarkibida P tutadi. Ma'lumki, nuklein kislotalar ribonuklein (RNK) va dezoksiribonuklein (DNK) kislotalarga bo'linadi. Ular bor-yo'g'i to'rt xil asosiy komponentlar — nukleotidlardan tashkil topgan bo'lsa-da, ularning tuzilmasi o'ta murakkabdir.

DNK va RNK makromolekulalari hosil bo'lishida fosfatlar, nuklein kislota birikmalarini bir-biriga bog'laydi:



P miqdori qari barglarga qaraganda yosh barglarda yuqori bo'ladi. Chunki, ribosomada oqsil sintezi RNK siz bo'lmaydi.

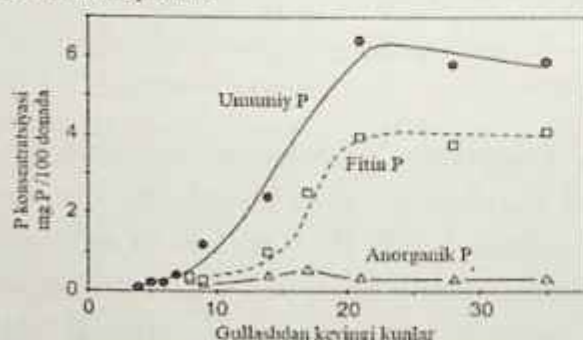
Nuklein kislotalar tarkibida P ning miqdori 20% (P_2O_5 ga hisoblanganda)ni tashkil qiladi. Nuklein kislotalar har bir o'simlik hujayrasida, hamma to'qima va organlarida uchraydi. Ularning miqdori quruq massa hisobida barg va novdada 0,1 – 1% ni tashkil qiladi hamda, yosh barglar va poyaning o'sish nuqtalarida, eski barg va poyalarga

nisbatan ko'proq bo'ladi. Nuklein kislotalarining miqdori, ayniqsa o'simliklarning murtagida, changida, ildizlarining uchida ko'p bo'ladi.

P shuningdek, o'simliklarning boshqa organik moddalari, xususan ATF, fitin, lesitin, shakarfosfatlar, fosfolipidlar va boshqalar tarkibida uchraydi.

Fitin (inozit fosfat kislotaning kalsiyli, magniyli, kaliyli tuzi) olti atomli spirt inozitning efirga o'xshash birikmasi bo'lib, unga olti molekula fosfat kislota birikadi va tarkibida 27,5% P_2O_5 tutadi. Qishloq xo'jalik ekinlarining generativ organlarida vegetativ organlariga nisbatan P ning miqdori ko'proq bo'ladi. Don tarkibidagi P asosan fitin holida saqlanadi. Fitin urug'da zaxira modda sifatida uchraydi va uning tarkibidagi P urug' unishi va maysaning rivojlanish jarayonida ishlatiladi. Fitinning K, Mg li va Ca li tuzlarining nisbati o'simlik turlarida turlicha bo'ladi. Dukkaklilar va boshqodoshlar donidagi fitin, K va Mg li tuzlar shaklida uchraydi. Fitin miqdori dukkakli va moyli ekinlarning urug'ida ularning vazniga nisbatan 1-2%, g'alladoshlar urug'ida esa 0,5-1% ni tashkil etadi. Fitin tarkibidagi P dukkakli urug'lar, boshqodoshlar donlaridagi umumiy P ning 60-70% ni va bug'doy kepagi umumiy P ning 86% ni tashkil etadi.

Fitin ildiz tarkibida, sabzi, artishok, kartoshka kabi ekinlarning ildiz meva va ildiz tuganaklarida ham uchraydi. Ular umumiy P ning 15-23% ni tashkil qiladi.



80-rasm. Sholi doni rivojlanish davrlarida umumiy-P, fitin-P va anorganik-P konsentratsiyasi. Ogava va boshqalar (1979).

Don shakllanish davrida fitin miqdori oshib boradi. Gullashdan keyingi dastlabki kunlarda fitin miqdori past bo'lib (80-rasm), don shakllanish davrida esa keskin ortadi. Anorganik P konsentratsiyasi esa odatda past bo'lib, don rivojlanishi davrida yanada pasayadi.

Fitinning vazifasi unib chiqish davrida maysalarni P bilan ta'minlashdir. Fitinning parchalanishi, katalizlangan fitazlar tomonidan amalga oshirilib, fitin fosforining miqdori urug' unib chiqish davrida kamayib boradi. Unib chiqayotgan sholi urug'larida, birinchi 24 soat ichida fitindan ajralib chiqqan P anorganik shaklga o'tadi, so'ngra membrana sintezida ishtirok etuvchi fosfolipidlarga va DNK va RNK tarkibiga o'tadi (58-jadval).

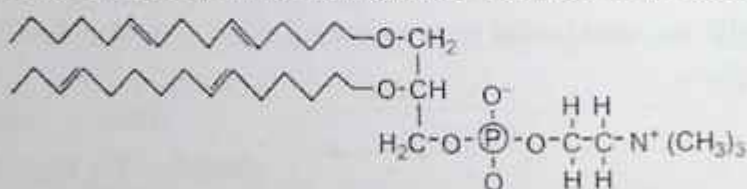
58-jadval.

Sholi urug'larida unib chiqish davridagi P fraksiyalari

Unib chiqish davri (soat)	Fosforli organik moddalar (mg P/ gr quruq modda)				
	Fitin	Lipid	Anorganik	Efir	RNK+DNK
0	2.67	0.43	0.24	0.08	0.06
24	1.48	1.19	0.64	0.10	0.05
48	10.6	1.54	0.89	0.11	0.08
72	0.80	1.71	0.86	0.12	0.12

Mukherji va boshqalar (1971).

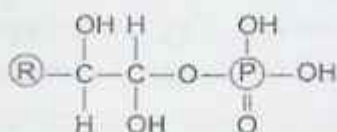
Litsitin. Biomembranalar fosfolipidlarida P bog'lari ko'p miqdorda uchrab, ular diglitsridga va boshqa molekula (aminokislota, amin yoki spirt)larni bog'laydi. Ko'pincha bu molekular orasida amin xolen ustunlik qiladi. Buni litsitin molekulasida ko'rishimiz mumkin:



Litsitin o'simlik tirik hujayralari sitoplazmasida uchrovchi fosfotidlar, yog'simon moddalar guruhining vakili hisoblanib, u asosan urug'larda to'planadi. Litsitin tarkibida 1,37% P₂O₅ bo'ladi va diglitsrid fosfat kislotaning hosilasi hisoblanadi, uning Mg li va Ca li tuzlari bargda uchraydi. Fosfotidlar muhim biologik ahamiyatga ega, chunki ular hujayra membranasi va plazmolemmalar orqali har xil moddalarni o'tishini boshqaradigan, fosfolipid membranalar tarkibiga kiradi.

Fosfolipidlarning vazifalari ularning molekulyar tuzilishi bilan bog'liq. Energiyani uzatishda P ning roli hujayralarda fosfat efirlari

(C-(P)) va energiyaga boy fosfatlar (P)-(P) nisbatan past konsentratsiyalarda mavjud bo'lsa-da, ular metabolik energiyani ifodalaydi. Fosfat va shakarlardan 50 tagacha efir hosil bo'lishi aniqlangan, ulardan 10 ga yaqini, shu jumladan glyukoza 6-fosfat va fosfogliseraldegid ko'p miqdorda uchraydi. Fosfat efirlarining umumiy tuzilishi quyidagicha:

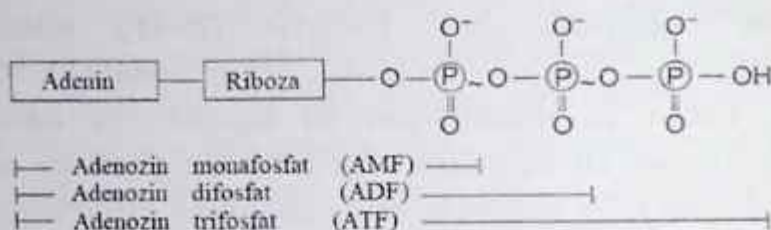


P li efirlar yoki shakarfosfatlar o'simliklarning barcha to'qimalarida doimo mavjud bo'lgan P li birikmalar hisoblanadi. Bu birikmalar nafas olishda, oddiy va murakkab uglevodlar sintezlanishida, fotosintez jarayonida, uglevodlarning o'zaro almashinuvida va h.k. da muhim ahamiyatga ega.

Shakarfosfatlar boshqa shakarlarga nisbatan yuqori darajadagi reaksiya xususiyatiga ega, chunki ularning tarkibida fosfat kislotasi qoldig'i bo'ladi. Shakar fosfatlarning miqdori o'simlik yoshiga, oziqlanish sharoiti va h.k. ga qarab quruq vazn hisobida 0,1% dan 1% gacha bo'lgan chegarada o'zgarib boradi. Shunday qilib, P o'simlik uchun eng zarur bo'lgan juda ko'p organik moddalarning tarkibiga kiradi, ularsiz organizmning hayotiy jarayonlari amalga oshmaydi. Lekin P ning ahamiyati bu bilan chegaralanmaydi. Sintetik jarayonlarning sodir bo'lishi, masalan, oqsil, yog*, uglevodlarning sintezlanishi uchun ancha miqdorda energiya sarflanishi lozim bo'ladi.

Ko'pgina fosfat efirlari metabolizmdagi biosintez va oraliq moddalardir. Ularning funksiyasi va hosil bo'lishi bevosita hujayralarning energiya almashinuvi va energiyaga boy fosfatlar bilan bog'liq.

Energiya talab qiladigan jarayonlarni energiya bilan ta'minlashda ATF muhim o'rin tutadi. ATF – azotli asos adenin qoldig'ining riboza, hamda fosfat kislotaning uchta qoldig'i bilan qo'shilishidan hosil bo'ladi:



ATF oqsillar, yog'lar, kraxmal, saxaroza, asparagin, glutamin hamda qator aminokislota va ko'pgina boshqa birikmalarning sintezida energiya ko'chiruvchi modda sifatidagi vazifani bajaradi. Glikoliz, aerob nafas olish yoki fotosintez jarayonida energiyaga boy pirofosfat bog'ining gidrolizlanishi natijasida energiya ajraladi.

Bu energiya fosforillanish reaksiyasida P li guruh bilan boshqa birikmaga o'tkazilishi mumkin:



ATF kraxmal sintezi uchun zarur bo'lgan asosiy energiyaga boy fosfatdir. ATF bog'lari pirofosfat boshqa koenzimlarga ham uzatilishi mumkin, ular ATF dan faqat N li asosi bilan farq qiladi. Masalan, uridin trifosfat (UTF) va guanozin trifosfat (GTF) mos ravishda saxaroza va selluloza sintezi uchun zarurdir. ATF sintezida ishtirok etuvchi, ATFaza fermenti faolligiga ko'plab omillar jumladan, oziq moddalar (Ca, Mg, K) ta'sir qiladi.

ATF ning juda ko'p miqdori o'simlik hujayralarining energiyaga bo'lgan talabini qondiradi. Misol uchun, metabolizm jadal kechayotgan 1 g makkajo'xori ildizi hujayralari kuniga 5 g atrofida ATF sintez qilishi aniqlangan.

Metabolizm tez ketayotgan hujayralar fosfatlarni bir organik moddadan boshqa organik modda tarkibiga tez o'tishi bilan ajralib turadi. ³²P izotoplari orqali o'tkazilgan tajribalarda, fosforni turli birikmalarda aylanishi, 59-jadvalda berilgan. Jadvalda, fosfolipidlar va RNK tarkibida P konsentratsiyasi yuqori, assimliyatsiya tezligi esa pastligini ko'rish mumkin.

Spirodela suv o'tida organik P fraksiyalarining aylanish vaqti va sintez tezligi.

P fraksiyalari	Konsentratsiyasi (nmol/g ko'k massada)	Aylanishi (min)	Sintez tezligi (nmol/g ko'k massa 1 daqqa davomida)
ATF	170	0,5	340
Glyukoza-6-P	670	7	95
Fosfolipidlar	2,700	130	20
RNK	4,900	2,800	2
DNK	560	2,800	0.2

Bielecki and Ferguson (1983).

Yosh va tez o'sadigan o'simliklarda P asosan meristema to'qimasida to'planadi. U o'simlik ichida oson harakatlanadi va qari to'qimalardan yosh to'qimalarga ko'chadi, ya'ni reutilizatsiyalanadi. Ekin hosili pishib yetila boshlagani sari o'simlik tarkibidagi P ning bir qismi urug' va mevalarda (g'allasimonlar urug'ida 50% gacha) yig'ila boradi. O'simlikda P bilan oziqlanish, me'yor chegarasida bo'lganda, fosfat kislotaning mineral tuzlari vegetativ organlarda, ayniqsa urug'larda ko'p miqdorda to'planmaydi. Lekin tuproqda o'zlashtiriladigan P ning ko'p bo'lishi yoki P li o'g'itlarni kechiktirib solinishi hamda N va boshqa oziq moddalarning tanqisligi, o'simliklarda mineral shakldagi fosfatlar miqdorini oshishiga olib keladi, chunki tarkibida P bo'lgan bu moddalar P tutuvchi birikmalarning sintezi jarayonida ishlatilmay qoladi. O'simliklarda P ning organik shakldagi birikmalari va ular orasida fitinning miqdori keskin oshib ketadi.

Hujayraning tuzilmaviy tarkibida P ning taqsimlanishi muhim ahamiyatga ega hisoblanadi va bu beda misolida ko'rib chiqilgan. Uning hujayrasi sitoplazmasida P ning miqdori 50%, yadrosida 21%, plastidasida 19% va mitoxondriyalarida 10% ni tashkil etadi. Barg tarkibidagi P ning ancha qismi (kuzgi javdar, bug'doyda 15%, salatda 22%) fotosintezni amalga oshiruvchi xloroplastlarga to'g'ri keladi.

Ko'pgina reaksiyalarida anorganik P yakuniy mahsulot bo'ladi (masalan, $ATP \rightarrow ADP + H_3PO_4$). Bundan tashqari, anorganik P ba'zi asosiy fermentativ reaksiyalarini boshqaradi.

Anorganik P ning metabolizmdagi roli. Pomidorning meva to'qimalarida anorganik P vakuolalardan ajralib chiqib, fosfofruktokinaza faolligini rag'batlantirishi mumkin. Fosfofruktokinaza glikolizda substrat oqimini tartibga soluvchi asosiy ferment hisoblanadi. Shunday qilib, vakuolalardan ajralib chiqqan anorganik P mevalarning pishishini rag'batlantiradi.

O'simliklar hujayrasidagi umumiy P ning 85-95 foizi vakuolada saqlanadi. Barglarda P ning konsentratsiyasi 20 martaga kamaysada fotosintezga kuchli ta'sir qilmaydi. Chunki sitozoldagi P konsentratsiyasini tartibga solishda vakuoladagi P bufer vazifasini bajaradi.

Anorganik P konsentratsiyasi makkajo'xori ildizlari sitozolida 6,0 mM, no'xatda esa 4,2 mM ni tashkil etadi. Agarda P tanqisligi kuzatilsa anorganik P miqdori kamayadi. Yuqori P tanqisligida, barglardagi anorganik P konsentratsiyasi 5 mM dan 0,2 mM gacha, energiyaga boy fosfatlarning konsentratsiyasi esa 20-30% gacha kamayishi aniqlangan.

Xloroplastda anorganik P konsentratsiyasi 2,0-2,5 mM bo'lganda fotosintez jadal kechadi. Anorganik P konsentratsiyasi 1,4-1,0 mM dan pastga tushganda fotosintez deyarli butunlay to'xtaydi. P yetishmasligi kuzatilgan o'simliklarning barg hujayralaridagi vakuolalarda fotosintez boshlanganidan keyin anorganik P ning konsentratsiyasi 50% gacha kamayishi mumkin.

Xloroplastlar va sitozol o'rtasida uglevodning taqsimlanishida anorganik P ning roli katta. Stromada anorganik P konsentratsiyasining 1 mM ga oshishi fotosintezni rag'batlantiradi, lekin uglevodlardan kraxmal hosil bo'lishini kamaytiradi. Stromada 5 mM anorganik P konsentratsiyasida, kraxmal sintezi keskin pasayadi.

O'simliklar P bilan yetarli darajada ta'minlanganda, asosiy P fraksiyalarining konsentratsiyasi ham ko'payadi (60-jadval).

P ta'minotining yanada ortishi anorganik fosforni vakuolalarda zaxira sifatida yoki to'qimalarda fitin va noorganik polifosfatlar shaklida to'planishiga olib keladi. O'simliklar tomonidan sintez qilingan polifosfatlar polimerida 500 dan ortiq anorganik P molekulasi bo'lishi

aniqlangan. Pirofosfat birikmalari energetik jihatdan ATF ga teng bo'lib, ular energiya saqlash vazifasini bajarishi mumkin.

60-jadval.

Turli xil P ta'minotida tamaki barglaridagi P saqlovchi organik moddalar tarkibidagi P miqdori.

P konsentratsiyasi (mg/l)	Barg quruq massasi (g/o'simlik)	Barg quruq massasi tarkibidagi P saqlovchi organik moddalar tarkibidagi P miqdori, g/kg			
		Lipid	Nuklein kislota	Efirarlar	Anorganik
2	0.82	0.32	0.74	0.36	0.33
6	1.08	0.83	1.34	0.91	0.83
8	1.10	0.89	1.33	1.04	1.23
20	1.06	0.91	1.42	1.09	3.38

Kakie (1969)

11.2.2.Fosfor tanqisligi va toksikligi.

P tanqisligi. P yetishmaganda o'simliklarda barglar soni va yuzasi kamayadi (61-jadval), hujayra bo'linish tezligi pasayadi.

61-jadval.

P ta'minotining soya o'simligining o'sish ko'rsatkichlari va uglevodlar miqdoriga ta'siri.

Ko'rsatkichlar		Yuqori P miqdori	Past P miqdori
Barg maydoni dm^2		12.1	1.8
Poya/ildiz nisbati		4.2	1.0
Xlorofill mg/dm^2		3.0	2.8
Fosfor konsentratsiyasi mg/g quruq modda			
Barg	Anorganik P	4.4	0.3
	Organik P	2.4	0.6
Jami P	Poya va barg bandi	5.8	1.1
	Ildiz	10.5	1.3
Jami ildizdagi P/jami poya P		0.5	1.6
Barglardagi uglevodlar g/m^2	Kraxmal	0.4	12.8
	Saxaroza	0.7	0.2
Ildizdagi uglevodlar $\text{mg}/\text{ho'l}$ massa	Kraxmal	23	160
	Saxaroza	16	177

Fredeen va boshqalar (1989).

Madaniy o'simliklarning ko'pchiligi uchun P tanqisligining quyidagi alomatlari: o'sishning sekinlashuvi hamda yosh barglarning kichkina bo'lishi, barglar xira to'q yashil bo'lib, binafsha yoki havorang tusda tovlanishi, barglarda binafsha, qizg'ish, qo'ng'ir dog'lar hosil bo'lishi, keyin xuddi shu joylarda to'qimalarning qurib qolishi tavsiflidir. Bunday belgilar dastlab pastki, ancha qarigan barglarda paydo bo'ladi va asta sekin o'simlik bo'ylab yuqoriga ko'tariladi. P tanqisligi yomg'irli sovuq havoda kuchayadi. P tanqisligi tufayli o'simlik kech gullaydi va kech yetiladi, mevada urug' miqdori kamayadi. Ularning sifati yomonlashadi.

P toksikligi. O'simliklarning optimal o'sishi uchun P ga bo'lgan talabi 1 g quruq moddada 5-3 mg ni tashkil etadi. Biroq tuproqda P kam bo'lganda P miqdori ham kamayadi. P ning toksikligi 1 g o'simlik quruq massasida 10 mg dan yuqori konsentratsiyada ortadi. O'simliklarda P toksikligi kamdan-kam holatda uchraydi, chunki, o'simliklarda P ni tashuvchilari tashqi muhitdan yetarli miqdorda P ni o'zlashtiradi.

Ba'zi dukkaklilar P ga nisbatan sezgir; no'xat ildizlari quruq moddasida P konsentratsiyasi 3-4 mg/g, vignada 6-7 mg/g ga yetganda zaharlanish kuzatiladi.

11.3.O'simliklarning kaliy bilan oziqlanishi.

11.3.1. O'simliklar metabolizmida kaliyning ahamiyati.

O'simliklar tarkibida kaliyning miqdori. K sitozolda eng ko'p tarqalgan kationdir. O'simliklardagi K ning asosiy qismi sitoplazma va vakuolalarda bo'lgani holda, yadroda uchramaydi. Yalpi K ning 20% ga yaqini o'simlik hujayralarining sitoplazma kolloidlari tomonidan almashinuvchan shaklda, 1% i mitoxondriyalar tomonidan almashinmaydigan shaklda yutiladi. 80% ga yaqin K hujayra shirasida ion shaklida bo'lib, organik birikmalar tarkibiga kirmaydi. Shuning uchun uzoq va shiddatli yomg'irlar ta'sirida barglardagi (ayniqsa qari barglardagi) K ning ancha qismi yuvilib ketadi.

K o'simlik tanasining barcha qismlarida bir tekis taqsimlanmaydi, ko'proq qismi modda almashinuvi va hujayra bo'linishi jadal ketadigan meristema va novdalarda to'planadi. Gul changchilarida ham K miqdori

ko'p. Masalan, makkajo'xori changchilari kuli tarkibidagi Ca, Mg, S va P ning yig'indisi 25 % ga yetmagani holda, birgina K miqdori 35,5% ni tashkil qiladi.

Qishloq xo'jalik ekinlari o'z hosili tarkibida tutadigan K ning miqdori bilan bir-biridan keskin farq qiladi. Masalan, donli ekinlarga nisbatan karam, kartoshka, qand lavlagining asosiy va qo'shimcha mahsulotlari tarkibida K ko'proq. K ga ayniqsa sabzavot ekinlarining hosili boydir (62-jadval).

62-jadval.

Ayrim ekinlar hosili quruq moddasi tarkibidagi K_2O miqdori, %.

Ekin turi	Mahsulot	K_2O	Ekin turi	Mahsulot	K_2O
Kuzgi donli	Doni	0,65	Karam	Karambosh	4,60
Ekinlar	somoni	1,10	Bodring	Mevasi	5,65
Bahorgi don-	Doni	0,67	Sabzi	Mevasi	3,70
li ekinlar	somoni	1,30	Pomidor	Mevasi	3,20
Makkajo'xori	Doni	0,43	Kartoshka	Tugunagi	2,40
	poyasi	1,93		Palagi	3,70
Qand lavlagi	ildizmeva	1,00	Zig'ir	Poyasi	1,10
	bargi	3,00	Paxta	Tolasi	1,00
Beda	Pichani	1,80			

A. V. peterburgskiy (1989)

O'simlik tana qismlaridagi K miqdori o'suv davriga bog'liq ravishda o'zgarib turadi. Boshqa elementlarda kuzatilgani kabi K ham qari (eski) barglardan yosh barglarga oqib o'tadi. Bu hodisa poyaning pastki qismlaridagi barglarni erta sarg'ayishida namoyon bo'ladi.

K ning qari barglardan yosh barglarga oqib o'tishida Na faol ishtirok etadi, u o'sishdan to'xtagan to'qimalarda K ning o'rnini egallaydi. Shunday qilib, K ning o'simlik tanasida tarqalishi konsentratsiyaning bazipetal gradieti bilan xarakterlanadi, ya'ni uning barg va poya qismlaridagi miqdori pastdan yuqoriga qarab ortib boradi.

K sitozolda ko'p uchraydigan element bo'lib, u va boshqa kationlar, hujayralar va to'qimalarning osmotik potensialini oshiradi. Boshqa tomondan bu element, sitozol va xloroplastlardagi yuqori konsentratsiyasi tufayli u eruvchan (masalan, organik kislota anionlari va noorganik anionlar) va erimaydigan anionlarning zaryadini muvozanatlashtiradi va

shu bilan pH ni 7 dan 8 gacha barqarorlashtirishga yordam beradi. Bu pH ko'rsatkichi ko'pchilik ferment reaksiyalari uchun optimal hisoblanadi.

Sitozol va xloroplastlarda K konsentratsiyasi 100-200 mM ni tashkil etadi. Ushbu qismlarda K muhim metabolitik funksiyalarni bajaradi va uni boshqa kationlar bilan almashtirib bo'lmaydi. Bundan farqli o'laroq, K^+ konsentratsiyasi vakuolada 10 dan 200 mM gacha o'zgarishi mumkin, barg og'izchalarining himoya hujayralarida esa 500 mM gacha yetadi. Ca^{2+} dan farqli o'laroq, apoplastdagi K^+ konsentratsiyasi odatda past bo'ladi, ixtisoslashgan hujayralar yoki to'qimalar (barg og'izchalari) bundan mustasno bo'lib, apoplastik K^+ konsentratsiyasi 100 mM gacha yetishi mumkin.

Hujayra kengayishi va turgorlik bilan boshqariladigan jarayonlar K^+ konsentratsiyasi bilan bog'liq.

Kaliy fosfatlarning organik birikmalarga birikishi va fosfat guruhlarini ko'chishida ham katta ahamiyatga ega.

K elementi Ca va Mg elementlari qatori qishloq xo'jalik ekinlari tomonidan ammiak shakldagi azotning o'zlashtirilishiga yordam beradi.

O'simliklar tomonidan kaliy K^+ kationi sifatida o'zlashtiriladi. Kaliy kationining radiusi 0,331 nm ni tashkil etadi. U ksilema va floema bo'ylab uzoq masofalarga tashilishda, harakatchanligi bilan ajralib turadi. K^+ ning o'simlik bo'ylab tashilishi integral membrana oqsillari tomonidan osonlashadi (tashuvchilar va kation kanallari), bu uning plazma membranasi bo'ylab harakatlanishini ta'minlaydi.

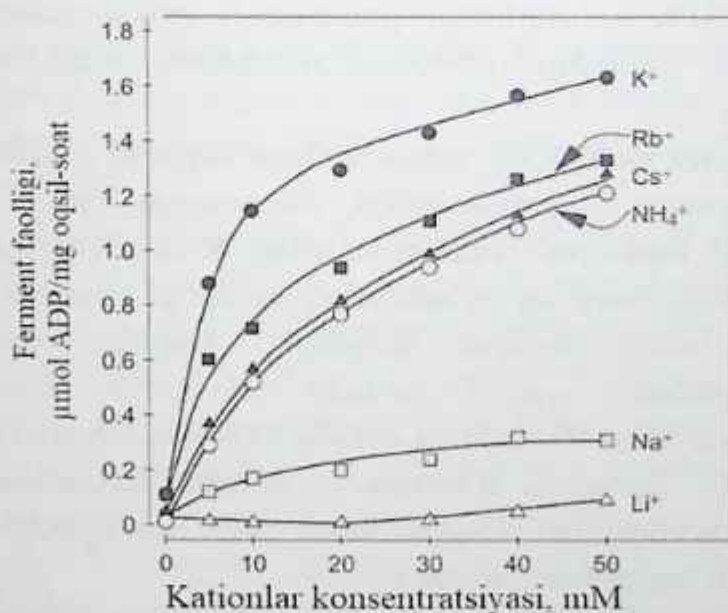
Fermentlar faollashuvida K ning roli. Barcha makromolekulalar qatori oqsillar ham yuqori darajada gidratlanadi va mustahkam bog'langan suv molekulalari tomonidan elektrli qo'sh qatlam hosil qiladi. Ushbu ikki qavatli elektr qatlamini maksimal darajada bostirish va oqsil gidratatsiyasini optimallashtirish uchun 100 dan 150 mM gacha bo'lgan bir valentli kation kerak bo'ladi. Ushbu 100 dan 150 mM gacha konsentratsiya diapazoni K ning sitooldagi konsentratsiyasiga ko'proq mos keladi.

K ning fermentlar faolligiga ta'sirini o'rganish asosida bu kation ferment molekulasi bilan ta'sirlashish chog'ida "ferment-K-substrat" kompleksini hosil qilib, uning konformatsiyasini o'zgartirish qobiliyatiga

ega ekanligi aniqlangan. K faqatgina ferment tabiatli oqsillar emas, balki boshqa turdagi oqsillar uchun ham ion-effektor bo'lishi mumkin degan taxmin mavjud. Umuman olganda, K fermentlarning katalitik reaksiyalar tezligini, substratga yaqinligini ham oshiradi.

K tanqisligida vakuoladagi K konsentratsiyasi keskin kamayadi, sitozoldagi K konsentratsiyasi esa sezilarli o'zgarmaydi. Biroq, uzoq muddatli K tanqisligida sitozoldagi K konsentratsiyasi ham pasayadi. Bu K tanqisligi natijasida, sitozolda optimal pH ni saqlab tura olmasligi sababli ferment faollashuvining yomonlashuviga olib keladi. Piruvat kinaza va fosfofruktokinaza K yetishmasligiga eng sezgir bo'lgan fermentlardir.

Kraxmal sintaza faolligi univalent kationlarga bog'liq bo'lib, ulardan K eng samarali hisoblanadi (81-rasm). Ferment glyukoza²ning kraxmal molekulalariga o'tishini katalizlaydi:



81-rasm. Makkajo'xorida ADF-glyukoza kraxmal sintazasining faolligiga turli univalent kationlar (xloridlar sifatida) ta'minotining ta'siri.

Nitsos va Evans asosida (1969).

K kraxmal sintaza fermentini faollashtiradi. K konsentratsiyasi 50 dan 100 mM bo'lganda ferment maksimal faollashadi. Biroq, yuqori konsentratsiya ferment faolligini cheklashi mumkin.

K ning yana bir asosiy vazifasi, membrana bilan bog'langan H^+ asoslari ATF fazalarni faollashtirishdir. Bu faollashuv K^+ ning tashqi eritmadan plazma membranasi orqali ildiz hujayralariga o'tkazilishini osonlashtiradi. K shuningdek, H^+ ni vakuolalarga tashishda ishtirok etadigan pirofosfataza izoformlarini faollashtiradi.

K o'simliklarda bir qator vitaminlarning (masalan tiamin va riboflavin) sintezlanishi va to'planishiga ijobiy ta'sir ko'rsatadi.

Oqsil sintezida K ning o'rni. Hozirgi kunda o'simliklarda oqsil sintezi va K miqdori o'rtasida ijobiy munosabat borligi to'g'risida yetarli ma'lumotlar to'plangan. K oqsil sintezi uchun ferment faollashuviga qaraganda yuqori konsentratsiyalarda talab qilinadi (50 mM). Bug'doy urug'idan ajratilgan ribosomalar tomonidan oqsil sintezining tezligi uchun 130 mM K va 2 mM Mg^{2+} optimaldir. K oqsil sintezining bir necha bosqichlarida, jumladan tRNKning ribosomalar bilan bog'lanishida ishtirok etadi.

Fotosintez va K. Kaliy tanqis bo'lgan barglarda fotosintez jadalligi pasayadi, ayniqsa K yetishmasligi, fotosintezga barg og'izchalarini tartibga solish funksiyasi orqali ta'sir qiladi. K yetarli bo'lganda CO_2 ni o'zlashtirilishiga barg og'izchalarining qarshiligi pasayadi. Shu bilan birga, K tanqis bo'lgan barglarda, bargning ichkida CO_2 konsentratsiyasining yuqori bo'lishi fotosintezni cheklaydi. K^+ konsentratsiyasining 100 mM ga oshishi CO_2 fiksatsiyasini uch barobar ko'p oshiradi. Stromada Ribuloza-1,5-bifosfat karboksilazaning faol bo'lishi uchun yuqori pH ni saqlab turish zarur. Buning uchun sitozoldan qo'shimcha K oqimi talab qilinadi.

Barglardagi K konsentratsiyasi pasayishi bilan nafaqat fotosintez tezligi va Ribuloza-1,5-bifosfat karboksilaza faolligi ham kamayadi (63-jadval). Bu fermentning katalitik joylarida CO_2 ning kamayishi bilan bog'liq bo'lishi mumkin.

**Turli K konsentratsiyasining karbonat angidrid almashinuvi
va ribuloza-1,5-bifosfat karboksilaza faolligiga ta'siri.**

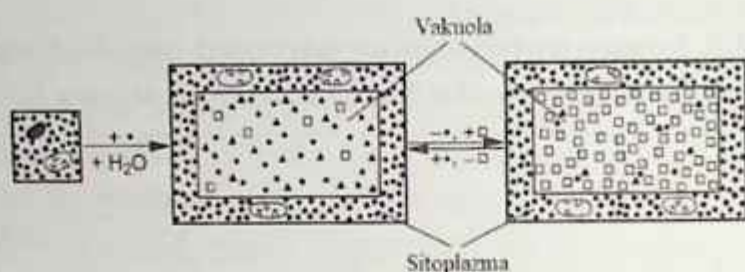
	Barg quruq massasi tarkibidagi K miqdori, mg/g		
	12.8	19.8	38.4
Fotosintez — 1 dm ² yuzada 1 soatda fiksatsiyalangan CO ₂ , mg	11.9	21.7	34.0
Ribuloza — 1,5-bifosfat karboksilaza faolligi, 1 soatda 1 mg oqsil sinteziga sarflangan CO ₂ , μmol	1.8	4.5	6.1
Qorong'ida nafas olish — 1 soat davomida 1 dm ² yuzadan ajratilgan CO ₂ , mg	7.6	5.3	3.1

Peoples va Koch (1979).

11.3.2. Hujayra o'sishi va barg og'izchalaring harakatida kaliyning roli.

Hujayra o'sishida K ning ahamiyati. Hujayradagi K miqdori va o'sish jarayoni jadalligi o'rtasida uzviy bog'liqlik mavjud. Shu bois K tanqisligida hujayralarning bo'linishi, cho'zilishi va o'sishi sustlashadi deb taxmin qilinadi.

Hujayra hajmini kengayishi, hujayraning 80-90% hajmini egallagan markaziy vakuola kengayishi bilan bog'liq. Hujayra kengayishi uchun uchta asosiy talab mavjud: (1) hujayraning kengayishi (mavjud hujayra devorini qayta tashkil etish), (2) yangi hosil bo'lgan devor komponentlarini sintez qilish va (3) zarur ichki osmotik potensialni yaratish, turgor bosim hosil qilish uchun erigan moddalarni to'plash (82-rasm). Ko'pincha hujayra kengayishi hujayralardagi K to'planishi bilan bog'liq bo'lib, bu apoplast va sitoplazmadagi pH ni barqarorlashtirish va vakuolalardagi osmotik potensialni oshirish uchun zarurdir. Apoplastik pH ning pasayishi hujayra devorining bo'shashishida ishtirok etadigan fermentlarni faollashtirish uchun zarurdir. K hujayra devoriga ATFaza tomonidan boshqariladigan H⁺ ajralishini elektrokimyoviy jihatdan muvozanatlash uchun talab qilinadi.



82-rasm K va boshqa eritmalarining hujayra kengayishi va osmoregulyatsiyadagi roli. ●-K; □-qaytaruvchi shakar, saxaroza, Na⁺; ▲-organik kislota anionlari. Marschner (2012).

Noorganik anionlar yoki organik anionlar bilan bog'langan K tuzlar hujayra kengayishi uchun zarur bo'lgan asosiy eriydigan birikmadir. Hujayraning kengayishi K konsentratsiyasi bilan bog'liqdir. Loyiyada K taqchilligi barglarning turgorligini, hujayra hajmini va barg maydonini sezilarli kamaytiradi.

64-jadvalda ko'rsatilganidek, gibberel kislotaning poya o'sishiga ijobiy ta'siri K ta'minotiga bog'liq. K va gibberel kislota poyaning o'sishiga sinergitik ta'sir ko'rsatadi. Chunki, gibberel kislota va K birgalikda qo'llanilganda eng yuqori natija olingan.

64-jadval.

K va gibberel kislotasi ta'minotining kungaboqar o'simligining bo'yi va tarkibidagi uglevodlar miqdoriga ta'siri.

Moddalar		O'simlik balandligi (sm)	Konsentratsiya, $\mu\text{mol/g}$ ho'l massa		
KCl (mM)	Gibberel kislota (g/l)		Qaytaruvchi shakar	Saxaroza	Kaliy
5	0	7.0	19.1	5.0	10.2
0.5	100	18.5	38.5	5.4	13.2
5.0	0	11.5	4.6	4.1	86.5
5.0	100	26.0	8.4	2.5	77.8

De la Guardia va Benlloch (1980).

Shakarlar va boshqa past molekulyar og'irlikdagi organik eritmalarining osmotik potensial va turgor tomonidan amalga oshiriladigan hujayra kengayishiga ta'siri o'simliklarning K bilan oziqlanish holatiga, shuningdek, o'simlik turlari va organlarga bog'liq. Masalan, fescue o'simligi barglarining cho'zilish zonasida import

qilingan shakarlarning taxminan yarmi vakuolalarda osmotik faol moddalarni to'plash uchun ishlatiladi.

Hujayra o'sishdan to'xtagandan so'ng, K vakuolalardagi hujayra turgorini ushlab turish uchun boshqa eritmalar, masalan, Na yoki qaytaruvchi shakar bilan almashtirilishi mumkin (82-rasm). Umuman olganda, to'qimalarda K va shakar konsentratsiyasi o'rtasida salbiy bog'liqlik mavjud. Ildizmevalar shakllanish davridan oldin K va organik kislotalar osmotik moddalarning ustunligi yuqori bo'lib, ildizmevalarda shakar konsentratsiyasining oshishi natijasida K va organik kislota anionlari konsentratsiyasining mos ravishda pasayishi bilan boradi. Xuddi shu narsa qand lavlagining ildizida saxaroza va K o'rtasida boradi. Sabzi ildizidan olingan sharbatining osmotik qobiliyati o'sish davomida doimiy bo'lishi aniqlangan.

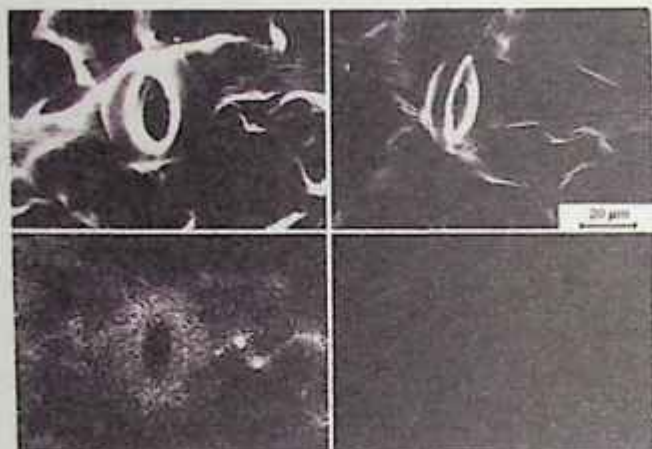
Barg og'izchalari harakati va K. O'simliklarning barg og'izchalarida K qo'riqchi hujayralarining turgorligini o'zgartirib barg og'izchalari harakatlanishini ta'minlaydi (83-rasm). Qo'riqchi hujayralardagi K konsentratsiyasining oshishi ularning osmotik bosimini oshiradi va qo'shni hujayralardan suvning so'rilishiga olib keladi, bu esa qo'riqchi hujayralardagi turgorning ko'payishiga va shu bilan barg og'izchalari ochilishiga olib keladi (65-jadval).

65-jadval.

Loviyada barg og'izchalari himoya hujayralarining xususiyatlari.

	Ochiq barg og'izchalari	Yopiq barg og'izchalari
Stomatal diafragma, μm	12	2
Har bir barg og'izchasi tarkibi, 10^{-14}mol	K^+	424
	Cl^-	22
Har bir barg og'izchalaridagi qo'riqchi hujayra hajmi, 10^{-12}l .	4.8	2.6
Qo'riqchi hujayra osmotik bosimi, MPa	3.5	1.9

Humble and Raschke (1971).



83-rasm. Elektron-zond analizatorining tasviri(yuqorida) va fasolining ochiq va yopiq barg og'izchalarida K taqsimotining mos keladigan nurli mikroskop tasviri (pastki). Vurster

11.3.3.Floema transportida kaliyning o'rni.

K saxarozani floemaga yuklashda ham, floemaning elaksimon naylarida tashishda ham muhim funksiyalarga ega. K ning bu funksiyasi ikki omilga bog'liq: (1) saxaroza yuklash uchun elaksimon naylarida yuqori pH ni saqlash zarurati va (2) elaksimon naylaridagi osmotik potensialga ta'siri. K ning floema yuklash va tashishdagi roli K yetarli o'simliklardagi yerustki organlari va ildizlardagi uglevodlarning miqdorini, K yetarli bo'lmagan o'simliklar bilan solishtirishganda yaqqol namoyon bo'ladi. K tanqis bo'lgan o'simliklarda fotosintez mahsulotlarini ildizlarga tomon harakatlanishi kamayadi K yetarli o'simliklarda 90 minut ichida fotosintez mahsulotlari(^{14}C izotopli)ning yarmi bargidan boshqa organlarga tashilgan. Masalan, shakarqamishida uglevodlarning 20% qismi poyaga (saqlash organi sifatida) o'tkaziladi.

K tanqisligi tufayli, ildizlarga fotosintez mahsulotlari kamroq yuborilishi natijasida, o'simliklarda ildiz o'sishi sekinlashadi. K yetishmasligi bo'lgan o'simliklar bilan solishtirganda, yetarli miqdorda K bilan ta'minlangan dukkakli o'simliklarning ildiz tuganaklarida ko'proq shakar mavjud, bu ularning N_2 fiksatsiyasi va N ni eksport qilish tezligini oshiradi.

11.3.4. Kation-anion balansi va stressga chidamlilikda kaliyning ahamiyati.

Kation-anion balansida K ning o'rni. K sitoplazma, xloroplastlar, vakuolalar, ksilema va floemadagi harakatsiz anionlarni muvozanatlashda ahamiyatli kation hisoblanadi. O'simlik tanasi bo'ylab organik kislota anionlarining tashilishida K^+ ning roli katta. Kation-anion muvozanatidagi K ning roli nitrat almashinuvida ham namoyon bo'ladi, bunda nitratni ksilema orqali uzoq masofalarga tashishda, shuningdek, vakuolalarda saqlashda, K ni o'rni katta. Shuningdek, K dukkakli ekinlarda tuganak bakteriyalari tomonidan fiksatsiyalangan N ni aminokislotalar shaklida ksilema orqali tashilishida ishtirok etadi.

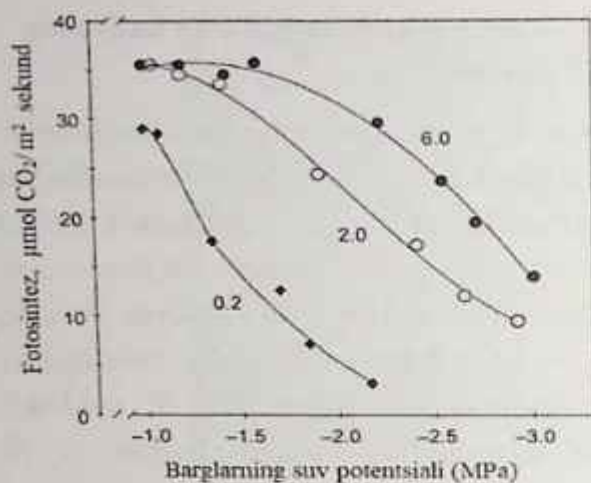
Hujayrada K ning miqdori kamayganda, hamma vaqt Na, Mg va Ca ning, shuningdek, erkin NH_3 , H^+ ionlari va mineral fosfatlar miqdorining ortishi va aksincha, sulfat hamda nitratlar miqdorining kamayishi aniqlangan.

K stressga chidamlilikni oshiruvchi element. Noqulay sharoitlarda K o'simliklarning biotik va abiotik stressga chidamliligini oshiradi. K birinchi navbatda sitoplazma kolloidlarining disperslanish darajasini oshirishi bilan ularning gidratlanishini kuchaytiradi. Bu o'z navbatida o'simlikni suvni tutib turish qobiliyatini oshiradi va qisqa muddatli qurg'oqchiliklarni yengib o'tishiga yordam beradi.

Qurg'oqchilik stressi ostida fotosintez jadalligining pasayishi 6 mM K^+ bilan ta'minlangan o'simliklarda unchalik kuchli nomoyon bo'lmaydi (84-rasm).

Qurg'oqchilik yoki sho'rlanish stressiga uchragan o'simliklarning K ga yuqori talabi, bunday sharoitlarda barg og'izchalari harakatini ta'minlash uchun yuqori K^+ konsentratsiyasini saqlab turish zarurati bilan bog'liq.

K hujayra shirasining osmotik bosimini oshiradi, shu tufayli o'simliklarning sovuqqa chidamliligi oshadi. 66-jadvalga ko'ra, K bilan yetarli darajada ta'minlanganda kartoshkaning sovuqqa chidamliligi oshgan.



84-rasm. Har xil K (mM) ta'minotining bug'doy bargning suv potentsiali va barglardagi fotosintezga ta'siri. *Sen Gupta va boshqalar (1989) asosida.*

K tanqisligi bo'lgan sholi o'simliklarida Fe toksikligi, asosan, past molekulyar og'irlikdagi organik metabolitlarning ildizlarda to'planishi bilan bog'liq, bu esa rizosferada geterotrof mikroorganizmlarning yuqori zichligiga olib keladi. Bu ildizlarning oksidlanish qobiliyatini susaytiradi va Fe^{2+} ta'minoti va so'rilishini oshiradi, bu esa barglarda Fe bilan zaharlanishiga olib keladi.

K bilan yetarli darajada oziqlantirilgan o'simliklarning turli kasalliklarga (g'alla ekinlarining qorakuya va zang kasalliklari, sabzavotlar, kartoshka va ildiz mevalilarning chirish kasalliklari) chidamliligi kuchayadi. K tanqisligi bo'lgan o'simliklarning patogenlar va hasharotlarga nisbatan ko'proq sezgirligi, fermentlar faolligi va metabolitlar konsentratsiyasining o'zgarishi bilan bog'liq, bu esa patogen organizmlarni o'simlik to'qimalariga oson kirishi va rivojlanishiga olib keladi.

66-jadval.

Turli K ta'minotining kartoshka hosildorligi, barglardagi K miqdori va sovuqqa chidamliligiga ta'siri.

Kaliy miqdori, kg/ga	Tuganak hosili, tonna/ga	Barg quruq massasidagi K konsentratsiyasi, mg/g	Sovuqdan zararlangan barglar, %
0	2.39	24.4	30
42	2.72	27.6	16
84	2.87	30.0	7

Greval and Singh (1980).

K o'simlikdagi mexanikaviy elementlar, naysimon tutamlar va lub tolalarining rivojlanishiga, poyalarning yo'g'onlashishi va yotib qolishga

chidamliligini oshishiga yordam beradi, paxta zig'ir va kanop tolalarining hosili va sifatiga ijobiy ta'sir ko'rsatadi.

K yetishmaslik belgilari. O'simliklarda K yetishmasligining asosiy belgilari sifatida quyidagilarni ko'rsatish mumkin: qari (eski) barglar chekkasidan boshlab erta sarg'aya boshlaydi, keyinchalik ularning chekkalari qo'ng'ir (ba'zan zangsimon nuqtali qizil) tus oladi va ma'lum muddatdan keyin barglarning chetlari nobud bo'ladi va yirtilganga o'xshab qoladi. K tanqisligi ayniqsa, kaliysevar o'simliklarda yaqqol namoyon bo'ladi. Bir so'z bilan aytganda, K yetishmaganda o'simliklarda modda almashinuvining barcha tomonlarini qamrab oladigan aksariyat biokimyoviy jarayonlarning kechishi sekinlashadi.

Nazorat savollari.

1. O'simlik oziqlanishida N manbai va shakllari.
2. O'simliklar tarkibidagi qanday organik moddalar tarkibida N mavjud?
3. Nitratlarni o'zlashtirishi va tashilishida ishtirok etuvchi qanday tashuvchi gen guruhlarini bilasiz?
4. Aminlanish nima?
5. Nitratlar assimiliyatsiyasida qanday fermentlar ishtirok etadi?
6. Qishloq xo'jalik mahsulotlari tarkibidagi yuqori nitratning insonlar zararli ta'siri nimalardan iborat?
7. Azot tanqisligi qanday belgilar bilan namoyon bo'ladi?
8. Qaysi o'simlik ammoniy toksikligiga sezgir?
9. O'simliklar fosforni qanday shakllarini o'zlashtiradi?
10. Fosfor o'simlik tarkibidagi qanday organik moddalar tarkibida uchraydi?
11. Qanday holatda hosil tarkibida anorganik fosfor konsentratsiyasi oshadi?
12. O'simliklarda fosfor yetishmasligi belgilari.
13. Qaysi organik moddalar tarkibida kaliy saqlaydi?
14. Hujayra tarkibidagi asosiy kaliy qayerda saqlanadi?
15. Oqsil sintezi va fotosintezda K ning o'rni.

12. O'SIMLIKLARNING MIKROELEMENTLAR BILAN OZIQLANISHI.

12.1. O'simliklarni marganes bilan oziqlanishi.

Mn biologik tizimlarda u asosan +2, +3 va +4 oksidlanish darajalarida uchraydi, bulardan Mn^{2+} va Mn^{4+} ancha barqaror, Mn^{3+} esa beqaror. O'simliklarda Mn^{+2} dominant shakl hisoblanadi, lekin u Mn^{3+} va Mn^{4+} ga oson oksidlanishi mumkin. Shuning uchun Mn oksidlanish-qaytarilish jarayonlarida muhim rol o'ynaydi.

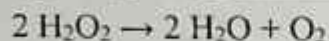
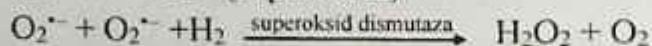
Mn^{2+} (0,075 nm)ning ion radiusi Mg^{2+} (0,065 nm) va Ca^{2+} (0,099 nm) orasida joylashgan va shuning uchun u turli reaksiyalarda bu ionlardan birini almashtirishi yoki ular bilan raqobatlashishi mumkin. Kislorod donorlariga asoslangan ligandlar uchun uchta ionning bog'lanish kuchi juda o'xshash.

Mn ni o'z ichiga olgan fermentlar. Ko'plab fermentlar Mn^{2+} tomonidan faollashsada, Mn saqllovchi fermentlar oz miqdorda. Mn saqllovchi fermentlarga superoksid dismutaza va oksalat oksidaza kiradi.

Oksalat oksidaza kofaktor sifatida Mn dan foydalanadi. Oksalat oksidaza bu oksalatni parchalovchi fermentdir:



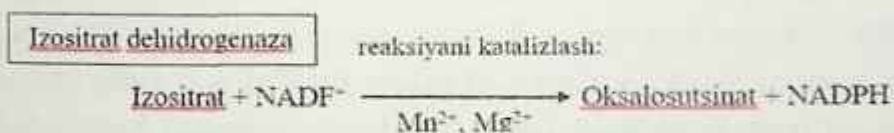
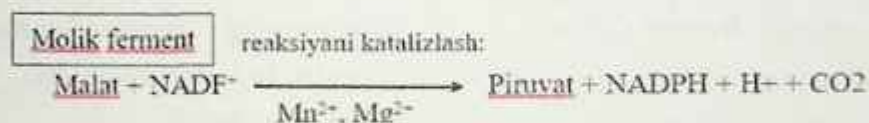
Superoksid dismutazlar to'qimalarni turli xil ferment reaksiyalarida hosil bo'lgan kislorod radikali $O_2^{\cdot -}$ ning zararli ta'siridan himoya qiladi, bunda bitta elektron $O_2^{\cdot -}$ ga o'tadi:



$O_2^{\cdot -}$ ning H_2O_2 aylanishi superoksid dismutaza tomonidan katalizlanadi. H_2O_2 ni H_2O va O_2 ga aylanishida peroksidazalar, katalaza yoki xloroplastlarda askorbatga xos peroksidaza yoki rekalduktaza yordam beradi. Yorug'likda $O_2^{\cdot -}$ va H_2O_2 almashinuvi yuqori tezlikda sodir bo'ladi. Yashil barglarda superoksid dismutazaning 90% dan ortig'i xloroplastlarda va atigi 4-5% mitoxondriyalarda joylashgan. Superoksid dismutaza izoenzimlari Fe (Fe-superoksid dismutaza), Mn (Mn-superoksid dismutaza) yoki Cu+Zn (CuZn-superoksid dismutaza)

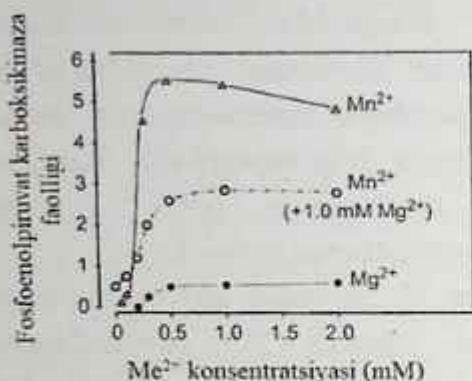
metall komponenti bilan farqlanadi. Fe-superoksid dismutaza asosan xloroplastlar mavjud. CuZn-superoksid dismutaza xloroplastlar va mitoxondriyalarda uchraydi. Mn-superoksid dismutaza esa asosan mitoxondriya joylashgan. Xloroplastlarda Mn-superoksid dismutaza mavjudligi to'g'risida munozarali ma'lumotlar bor. U no'xat xloroplastlarida yo'q, lekin tamaki xloroplastlarida mavjud.

Mn ga bog'liq fermentlar. Mn 35 ga yaqin turli fermentlarni faollashtiradigan kofaktor vazifasini bajaradi. Bu fermentlarning aksariyati oksidlanish-qaytarilish, dekarboksillanish va gidrolitik reaksiyalarni katalizlaydi. Mn trikarboksilik kislota siklida oksidlovchi bo'lib va oksidlovchi bo'lmagan dekarboksillanish reaksiyalarida, masalan, NADFHga xos dekarboksillovchi malatdegidrogenaza, molik ferment va izotsitrat degidrogenazada asosiy rol o'ynaydi:



Ferment tarkibidagi Mn^{2+} ni Mg^{2+} bilan almashtirilishi mumkin yoki aksincha. Hujayralardagi Mg^{2+} konsentratsiyasi Mn^{2+} dan o'rtacha 50-100 barobar yuqoriligiga qaramay, Mn^{2+} bilan fermentlarining faollashuvi Mg^{2+} ga qaraganda samaraliroqdir. Mn^{2+} ning yuqori samaradorligiga misol sifatida xloroplast RNK polimerazasini keltirish mumkin, uning faollashishi Mg^{2+} ga nisbatan Mn^{2+} ning taxminan 10 marta kam konsentratsiyasini talab qiladi.

Mn ga mutloq talab oksaloatsetat uglerod tashuvchisi vazifasini bajaradigan va fosfoenolpiruvat karboksikinaza tomonidan katalizlanadigan C4 o'simliklarining xloroplastlarida yuzaga keladi. Bu ferment Mn uchun mutloq talabga ega, uni Mg bilan almashtirib bo'lmaydi (85-rasm).



85-rasm. Fosfoenolpiruvat karboksikinaza faolligiga Mn, Mg, Mn va Mg qo'llashning ta'siri. *Bu yerda $Me^{2+} + 2$ oksidlanish darajasiga ega metal.* Burnel (1986).

Mn shikimik kislota hosil bo'lishida ishtirok etuvchi bir nechta fermentlarini faollashtiradi, bu esa aromatik aminokislotalar (masalan, tirozin), turli ikkilamchi mahsulotlar (masalan, lignin, flavonoidlar) sinteziga va o'simlik garmonining auksinlar guruhiga kiruvchi indol-3-sirka kislotalari biosinteziga olib keladi.

Mn-fenilalanin ammiak liyazasining faol konformatsiyasini barqarorlashtiradi, peroksidazalarni rag'batlantiradi va lignin biosintezida peroksidazalar bilan birgalikda oksidlovchi vositasi sifatida ishlaydi.

Mn yetishmovchiligi yoki Mn toksikligidan aziyat chekadigan barglarda indol-3-sirka kislotalari oksidaza faolligi yuqoridir. Marganesga bog'liq bo'lgan fermentlar (masalan, fitoensintetaza) karotenoidlar va sterollarning biosintetik yo'lida ham topilgan.

Tuganak bakteriyalar bilan simbioz yashovchi dukkakli ekinlarda assimlatsiyalangan N_2 yer ustki qismiga allantoin va allantoin shaklida tashiladi. Ushbu moddalarning yer ustki organlarida parchalanishi Mn ga ega bo'lgan allantoin amidogidrolaza fermenti ta'sirida katalizlanadi. Shuningdek, arginaza ham N metabolizmidagi Mn ga bog'liq bo'lgan fermentdir.

Sitozolda va xloroplastlarning stromasidagi Mn^{2+} past konsentratsiyada saqlanadi. Mn^{2+} vakuolalarda yoki Golji pufakchalari kabi boshqa hujayra bo'linmalarida saqlanadi. Mn ko'p bo'lgan barglarda fotosintez faolligi, xlorofill va ribuloza 1,5-bifosfat karboksilaza fermenti konsentratsiyasining pasayishi kuzatiladi.

Fotosintetik kislorod hosil bo'lishi va Mn. Mn yetishmasligi natijasida fotosintetik O₂ hosil bo'lishi pasayadi. Fotosintetik O₂ hosil bo'lishi sebaraning yosh barglarida Mn konsentratsiyasining pasayishi bilan 50% dan ko'proq kamayadi. Xuddi shunday natijalar bug'doy va makkajo'xorida ham olingan. Fotosintetik O₂ hosil bo'lishida Mn tanqisligi bilan bog'liq o'zgarishlar tilakoid membranalarining strukturasiidagi o'zgarishlar olib keladi. Mn ni qayta tiklash tilakoid membranalaridagi fotosintezning yorug'lik bosqichining reaksiyalarida ishtirok etuvchi oqsillar sonini tiklaydi. Mn tanqisligi kuchayishi bilan xlorofill konsentratsiyasi pasayadi va tilakoidlarning strukturasi keskin o'zgaradi. Ushbu struktura o'zgarishlarni tiklash juda qiyin yoki qaytarilmas jarayondir.

Oqsil, uglevod va lipidlar sintezida Mn ning roli. Mn RNK polimerazasini faollashtirsa-da, uning yetishmasligi oqsil sintezini keskin pasaytirmaydi yoki Mn bilan yetarli darajada ta'minlangan o'simliklarnikidan biroz yuqori bo'ladi. Turli Mn ta'minotida yetishtirilgan o'simliklar tarkibidagi oqsil konsentratsiyasi, oqsil azoti va suvda eruvchi N miqdori 67-jadvalda berilgan.

67-jadval.

Mn ta'minotini loviya quruq massasining kimyoviy tarkibiga ta'siri.

Ko'rsatkichlar	Barg		Poya		Ildiz	
	+Mn	-Mn	+Mn	-Mn	+Mn	-Mn
Quruq massa, g/o'simlik	0.64	0.46	0.55	0.38	0.21	0.14
Oqsil azoti, mg/g	52.7	51.2	13.0	14.4	27.0	25.6
Suvda eruvchi azot mg/g	6.8	11.9	10.0	16.2	17.2	21.7
Suvda eruvchan uglevod mg/g	17.5	4.0	35.6	14.5	7.6	0.9

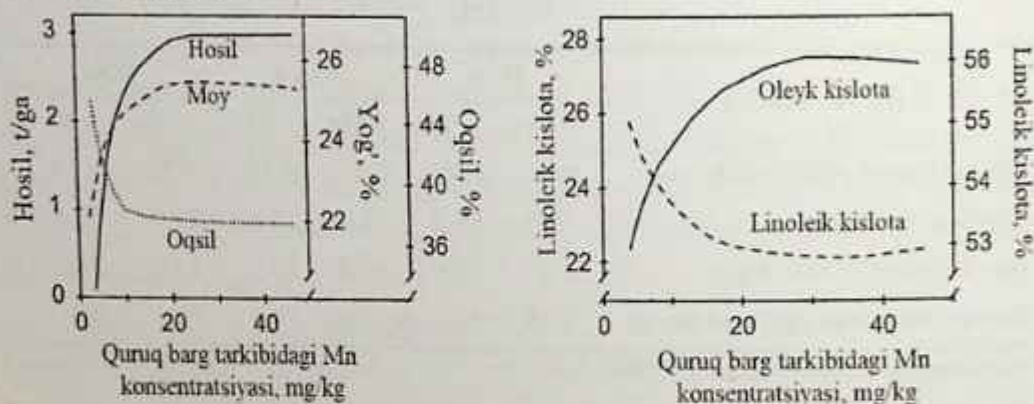
Vielemeyer va boshqalar (1969).

Mn tanqis bo'lgan to'qimalarda nitratlarning to'planishi uglevodlarning yetishmasligi bilan bog'liq. Mn tanqisligi polimer bo'lmagan uglevodlar konsentratsiyasini pasaytiradi. Uglevod konsentratsiyasining kamayishi ayniqsa, ildizlarda yaqqol namoyon bo'ladi (67-jadval).

Mn ning lipidlar almashinuvidagi roli ancha murakkab. Mn yetishmaydigan barglarda glikolipidlar va to'yinmagan yog' kislotalari konsentratsiyasi 50% gacha kamayishi mumkin. Xloroplastlardagi lipidlar konsentratsiyasining bunday pasayishi Mn ning yog' kislotalari, karotinoidlar va tegishli birikmalarning biosintezidagi roli bilan bog'liq.

Mn ta'minoti urug'lardagi lipid konsentratsiyasi va lipid tarkibiga ta'sir qiladi. Mn ta'minotining ortishi natijasida linoleik kislota konsentratsiyasi pasayadi, oleyk kislota konsentratsiyasi esa ortadi (86-rasm). Mn tanqis bo'lgan o'simliklarning urug'lari tarkibida yog' miqdorining past bo'lishi yog' kislotalari hosil bo'lishi uchun kerakli bo'lgan uglerod skeletlari ta'minotining asosiy omili fotosintez tezligining pastligi bilan bog'liq.

Mn tanqisligi bo'lgan o'simliklarda lignin konsentratsiyasi pasayadi (68-jadval). Bu lignin biosintezining turli bosqichlarida Mn ga bo'lgan talabni aks ettiradi. Mn sinnamik kislota va boshqa turli xil fenol birikmalar ishlab chiqarishda vositachilik qiluvchi fenilalanin ammiakliazasi va sinnamil spirtlarini ligninga polimerizatsiya qilishda ishtirok etadigan peroksidaza uchun kofaktor hisoblanadi. Mn tanqisligida lignin konsentratsiyasining pasayishi, ildizlarda yaqqol namoyon bo'ladi. Natijada, Mn yetishmaydigan o'simliklarning ildizi patogenlarga chidamsiz bo'ladi.



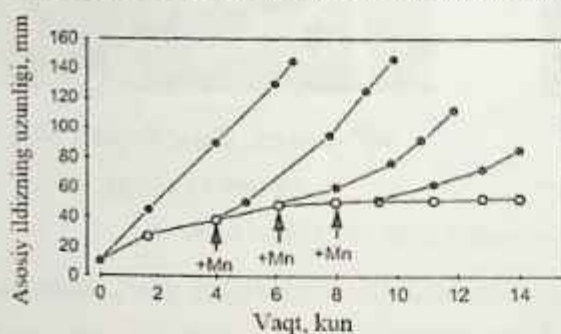
86-rasm. Soyaning bargidagi Mn konsentratsiyasining hosil miqdori va sifatiga ta'siri. Wilson va boshqalar (1982).

Turli Mn miqdorining yosh bug'doy o'simliklarining yerusti organlari va ildizlaridagi lignin miqdoriga ta'siri.

	Quruq massa tarkibidagi Mn konsentratsiyasi, mg/kg			
	4.2	7.8	12.1	18.9
	Quruq modda tarkibidagi lignin konsentratsiyasi, %			
Yer ustki qismi	4.0	5.8	6.0	6.1
Ildiz	3.2	12.8	15.0	15.2

Broun va boshqalar (1984).

Hujayra bo'linishi va o'sishida Mn ning roli. Mn tanqis bo'lgan o'simliklarda ildiz o'sishining sekinlashuvi uglevodlar yetishmasligi bilan bog'liq. 87-rasmda ko'rsatilganidek, Mn siz muhitda pomidor ildizlarining o'sishi pasayadi. Mn siz muhitga Mn qo'llanilganda esa ildizlarning o'sish surati tezda normal darajaga qaytdi.



87-rasm. Mn yetishmaydigan muhitdan Mn li muhitga o'tkazilgan pomidorning asosiy ildizlarining o'sishi. • Mn li muhit, o Mn siz muhit. Abbott 1967.

Mn yetishmaydigan o'simliklarda lateral ildizlarning shakllanishi butunlay to'xtaydi. Mn yetarli o'simliklar bilan solishtirganda, Mn yetishmaydigan o'simliklarning ildizlarida vakuolalanmagan mayda hujayralar soni ko'p bo'ladi.

Bu Mn yetishmasligi hujayra bo'linishidan ko'ra hujayra o'sishini kuchliroq susaytirishini ko'rsatadi.

Mn yetishmovchiligi va toksikligi. Mnes tanqisligi Mn miqdori kam ona jinslardan shakllangan tuproqlar, juda ko'p yuviladigan tropik tuproqlar, yuqori ishqoriy muhitli karbonatli tuproqlarda o'sadigan o'simliklarda uchraydi.

Mn yetishmaydigan o'simliklarda fotosintez jadalligi va xlorofill miqdori keskin pasayadi, nafas olish va transpiratsiya tezligi esa

o'zgarmaydi. Mn tanqisligi bo'lgan o'simliklar sovuqqa, ildiz chirishini yuzaga keltiradigan zamburug'li kasalliklarga chidamliligi pasayadi. Mn tanqisligi bo'lgan o'simliklarda don soni va don hosildorligining pasayishi, don puch bo'lishi kuzatiladi.

Ikki pallali o'simliklarda yosh barglarning tomirlararo xloroz (88^a-rasm) Mn yetishmasligining eng aniq belgisi bo'lsa, boshqali o'simliklarda qari barglardagi "kulrang dog'lar" asosiy simptom hisoblanadi(88^b-rasm).



88^a-rasm. Soyada Mn yetishmasligi.



88^b-rasm. Bug'doyda Mn yetishmasligi.

Rasmlar extension.umn.edu saytidan olindi.

O'simlik turlari, navi va atrof-muhit sharoitlaridan qat'i nazar, qari barglar quruq massasida Mn konsentratsiyasi 10 dan 20 mg gacha o'zgarib turadi. Faqat lyupinda Mn konsentratsiyasi ikki barobar yuqori bo'ladi.

O'simliklarning Mn tanqisligiga sezgirligi (69-jadval)da berilgan bo'lib, olma, bodring, loviya va boshqalar yuqori sezgir, beda, arpa, brokkoli va boshqalar o'rta sezgir, sparja, golubika, javdar sezgir ekinlardir.

Mn kritik tanqisligi konsentratsiyasining tor diapazonidan farqli o'laroq, kritik toksiklik konsentratsiyasi o'simlik turlari va atrof-muhit sharoitlarida keng diapozonda farqlanadi. Ekin turlarida Mn kritik toksiklik konsentratsiyasi (70-jadval)da keltirilgan. Hatto kritik toksiklik konsentratsiyasi navlar orasida sezilarli darajada farq qilishi mumkin.

Ekinlarning manganesga sezgirligi.

Yuqori sezgir ekinlari	O'rta sezgir ekinlari	Past sezgir ekinlar
Olma	Beda	Sparja
Bodring	Arpa	Golubika
Loviya	Brokkoli	Javdar
Uzum	Oqbosh karam	
Aysberg karami	Sabzi	
Soya	Gulkaram	
Qand lavlagi	Selderey	
Bug'doy	Makkajo'xori	
Piyoz	Kartoshka	
Suli	Qulupnay	
Rediska	Shirinjo'xori	
Malina		
Ismaloq		

<https://extension.umn.edu>

Har xil o'simlik turlarining kurtaklarida Mn ning kritik zaharli konsentratsiyasi. Bunda quruq modda sintezi 10% ga kamayadi.

Ekin turlari	Mn ning quruq modda tarkibidagi kritik toksiklik konsentratsiyasi, mg/kg
Makkajo'xori	200
Garox	300
Soya	600
Paxta	750
Batat	1380
Kungaboqar	5300

Edwards and Asher (1982).

Kritik toksiklik konsentratsiyasiga ta'sir qiluvchi atrof-muhit omillaridan harorat va Si ta'minoti alohida ahamiyatga ega. Barglarda Mn toksikligi yuqori haroratda ortadi. Mn toksikligiga chidamli makkajo'xorida Si ortiqcha Mn saqlanadigan epidermal barg qatlamlarining qalinligini sezilarli darajada oshirishi aniqlangan. Barg apoplastida askorbin kislotaning yetarli konsentratsiyada bo'lishi no'xat va oddiy loviyada Mn toksikligiga chidamliligiga hissa qo'shishi

mumkin. Askorbin kislota antioksidant fermentlarning faolligini oshiradi. Antioksidantlar konsentratsiyasining oshishi ko'plab o'simlik turlarida Mn toksikligi stressini yengillashtirishga yordam beradi.

Ko'pgina o'simlik turlarida Mn toksikligining belgilari yetuk barglardagi jigarrang dog'lardir. Ushbu jigarrang dog'lar oksidlangan Mn ni o'z ichiga olgan bo'lsa-da, jigarrang tus Mn dan emas, balki oksidlangan polifenollardan kelib chiqadi. Jigarrang dog'lar paydo bo'lishidan oldin xuddi shu hududda kalloza shakllanishi kuchayadi, bu Mn ning plazma membranasiga toksik ta'sirini va kalloza hosil bo'lishi uchun signal sifatida Ca tanqisligi kuchayganligini ko'rsatadi.

Mn ning yuqori konsentratsiyasida o'sa oladigan kungaboqar kabi Mn ga bardoshli o'simlik turlarining barglarida jigarrang dog'lar ko'pincha Mn oksidlarini o'z ichiga olgan trixomalar natijasida uchraydi. Xloroz va nekroz Mn toksikligining qo'shimcha belgilaridir. Ayniqsa loviya, soya, paxta va gloubika kabi ikki urug' pallalilarda bu alomatlar yosh barglarning deformatsiyasi bilan birlashadi (burushgan barg), bu Ca yetishmasligining odatiy belgisidir. Odatda Mn toksikligi Ca, Mg, Fe va Zn kabi boshqa oziq moddalarning yetishmasligi bilan birga keladi. Mn toksikligi natijasida Fe va Mg ning yetishmasligi plazma membrana orqali so'rilishini cheklash tufayli yuzaga keladi. Shunga ko'ra, Mn toksikligi ko'pincha Mg ning yuqori zaxirasi bilan bartaraf etilishi mumkin.

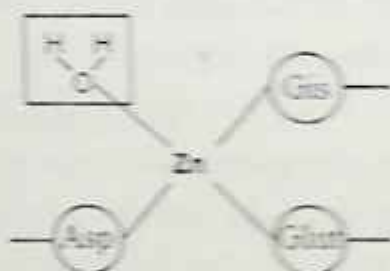
Mn ning yuqori konsentratsiyasi tufayli Ca yetishmasligi belgilari (burushgan barg) paydo bo'lishiga olib keladi. Ksilemada Ca tashilishi indol-3-sirka kislotasining floemadagi qarshi transporti orqali amalga oshiriladi va yuqori indol-3-sirka kislota oksidaza faolligi yoki umuman polifenoloksidaza faolligi ko'pincha Mn konsentratsiyasi yuqori bo'lgan to'qimalarda kuchayadi. Mn toksikligi bilan qo'zg'atilgan Ca tanqisligi alomtlari indol-3-sirka kislotaning degradatsiyasidan kelib chiqadi, bu jarayon yorug'likning yuqori intensivligi bilan kuchayadi.

12.2.O'simliklarning rux bilan oziqlanishi.

O'simliklar tomonidan Zn ikki valentli kation (Zn^{2+}) sifatida o'zlashtiriladi. Ksilemada Zn organik kislotalar bilan bog'lam yoki erkin

ikki valentli kation sifatida tashiladi. Zn ning metabolitik funksiyalari uning N-, O- va S-ligandlari bilan tetraedral komplekslar hosil qilish tendentsiyasiga asoslangan bo'lib, ular orqali ferment reaksiyalarida katalitik rol o'ynaydi. So'nggi o'n yillikda oqsillardagi katalitik va tirimli Zn joylarini aniqlash va tavsiflash bo'yicha yutuqlarga erishildi. Oxirgi tadqiqotlar Zn ni o'z ichiga olgan ko'plab oqsillarning mavjudligini ko'rsatadi.

Tarkibida Zn saqlovchi fermentlar. O'simliklarda Zn oksidoreduktazalar, transferazalar, gidrolazalar, liazalar, izomerazalar va ligazalarni o'z ichiga olgan oltilta ferment sinfining fermentlari tarkibida mavjud bo'lgan yagona metallardir. Ushbu fermentlarda Zn-bog'lanish joylarining to'rt turi aniqlangan: (1) katalitik, (2) strukturaviy, (3) ko-katalitik va (4) fermentlarning biologik faolligini aniqlaydigan oqsil interfeysi. Katalitik Zn joylari (masalan, karbonat anhidraza) bo'lgan fermentlarda Zn ionlari uchta oqsil ligandlarini va bitta suv molekulasiga bog'laydi:



Zn li fermentlar alkohol dehidrogenaza, DNK replikasiyasi va polipeptidlarni kodlovchi genlarni ifodalashda ishtirok etadigan oqsillar tuzilishini saqlashga yordam beradi. Ushbu oqsillarda Zn ionlari an'anaviy to'rtta sistein qoldig'ini bir-biriga bog'laydi:



Ikki yoki undan ortiq Zn atomlarini o'z ichiga olgan fermentlar mavjud bo'lib, bulardan asparatik kinaza va gylidim bu fermentlarda keng tarqalgan ligandlardir.

mumkin. Askorbin kislota antioksidant fermentlarning faolligini oshiradi. Antioksidantlar konsentratsiyasining oshishi ko'plab o'simlik turlarida Mn toksikligi stressini yengillashtirishga yordam beradi.

Ko'pgina o'simlik turlarida Mn toksikligining belgilari yetuk barglardagi jigarrang dog'lardir. Ushbu jigarrang dog'lar oksidlangan Mn ni o'z ichiga olgan bo'lsa-da, jigarrang tus Mn dan emas, balki oksidlangan polifenollardan kelib chiqadi. Jigarrang dog'lar paydo bo'lishidan oldin xuddi shu hududda kalloza shakllanishi kuchayadi, bu Mn ning plazma membranasiga toksik ta'sirini va kalloza hosil bo'lishi uchun signal sifatida Ca tanqisligi kuchayganligini ko'rsatadi.

Mn ning yuqori konsentratsiyasida o'sa oladigan kungaboqar kabi Mn ga bardoshli o'simlik turlarining barglarida jigarrang dog'lar ko'pincha Mn oksidlarini o'z ichiga olgan trixomalar natijasida uchraydi. Xloroz va nekroz Mn toksikligining qo'shimcha belgilaridir. Ayniqsa loviya, soya, paxta va gloubika kabi ikki urug' pallalilarda bu alomatlar yosh barglarning deformatsiyasi bilan birlashadi (burushgan barg), bu Ca yetishmasligining odatiy belgisidir. Odatda Mn toksikligi Ca, Mg, Fe va Zn kabi boshqa oziq moddalarning yetishmasligi bilan birga keladi. Mn toksikligi natijasida Fe va Mg ning yetishmasligi plazma membranasini orqali so'rilishini cheklash tufayli yuzaga keladi. Shunga ko'ra, Mn toksikligi ko'pincha Mg ning yuqori zaxirasi bilan bartaraf etilishi mumkin.

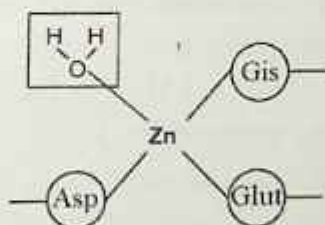
Mn ning yuqori konsentratsiyasi tufayli Ca yetishmasligi belgilari (burushgan barg) paydo bo'lishiga olib keladi. Ksilemada Ca tashilishi indol-3-sirka kislotasining floemadagi qarshi transporti orqali amalga oshiriladi va yuqori indol-3-sirka kislota oksidaza faolligi yoki umuman polifenoloksidaza faolligi ko'pincha Mn konsentratsiyasi yuqori bo'lgan to'qimalarda kuchayadi. Mn toksikligi bilan qo'zg'atilgan Ca tanqisligi alomatlari indol-3-sirka kislotaning degradatsiyasidan kelib chiqadi, bu jarayon yorug'likning yuqori intensivligi bilan kuchayadi.

12.2.O'simliklarning rux bilan oziqlanishi.

O'simliklar tomonidan Zn ikki valentli kation (Zn^{2+}) sifatida o'zlashtiriladi. Ksilemada Zn organik kislotalar bilan bog'lam yoki erkin

ikki valentli kation sifatida tashiladi. Zn ning metabolitik funksiyalari uning N-, O- va S-ligandlari bilan tetraedral komplekslar hosil qilish tendentsiyasiga asoslangan bo'lib, ular orqali ferment reaksiyalarida katalitik rol o'ynaydi. So'nggi o'n yillikda oqsillardagi katalitik va tizimli Zn joylarini aniqlash va tavsiflash bo'yicha yutuqlarga erishildi. Oxirgi tadqiqotlar Zn ni o'z ichiga olgan ko'plab oqsillarning mavjudligini ko'rsatadi.

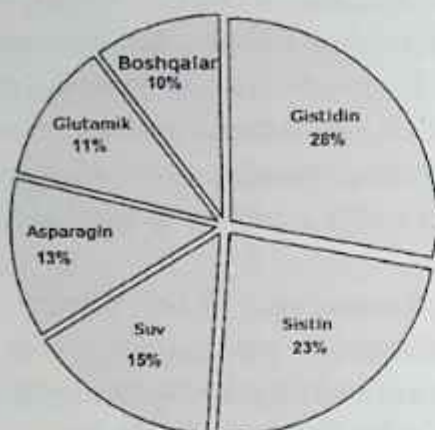
Tarkibida Zn saqlovchi fermentlar. O'simliklarda Zn oksidoreduktazalar, transferazalar, gidrolazalar, liazalar, izomerazalar va ligazalarni o'z ichiga olgan oltita ferment sinfining fermentlari tarkibida mavjud bo'lgan yagona metallidir. Ushbu fermentlarda Zn-bog'lanish joylarining to'rt turi aniqlangan: (1) katalitik, (2) strukturaviy, (3) ko-katalitik va (4) fermentlarning biologik faolligini aniqlaydigan oqsil interfeysi. Katalitik Zn joylari (masalan, karbonat angidraza) bo'lgan fermentlarda Zn ionlari uchta oqsil ligandlarini va bitta suv molekulasiga bog'laydi:



Zn li fermentlar alkohol dehidrogenaza, DNK replikatsiyasi va polipeptidlarni kodlovchi genlarni ifodalashda ishtirok etadigan oqsillar tuzilishini saqlashga yordam beradi. Ushbu oqsillarda Zn ionlari asosan to'rtta sistein qoldig'ini bir-biriga bog'laydi:



Ikki yoki undan ortiq Zn atomlarini o'z ichiga olgan fermentlar mavjud bo'lib, bulardan asparatik kislota va gistidin bu fermentlarda keng tarqalgan ligandlardir.



89-rasm. Zn-bog'lovchi ligandlar foizining umumiy ko'rinishi. Sousa va boshqalar (2009).

Oqsil strukturasi Zn ni bog'lash joylarida eng ko'p uchraydigan aminokislota ligandi gistidin bo'lib, barcha Zn-bog'lovchi ligandlarning 28% ni tashkil qiladi.

89-rasmda ko'rsatilganidek, sistin ikkinchi muhim Zn ni bog'laydigan aminokislota ligandlari bo'lsa ligandlari kislota va glutamik kislota va boshqa aminokislotaning Zn ligandlari keyingi o'rinlarda turadi.

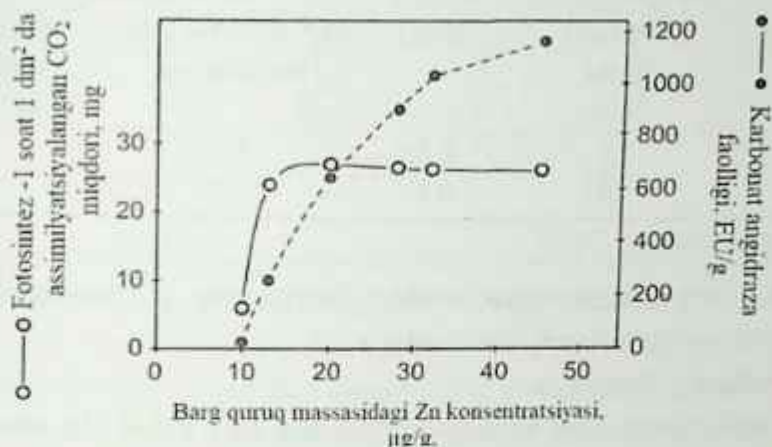
Karbonat angidraza va Zn. Karbonat angidrazalar karbonat angidrid va suv ishtirokida karbonat kislotaning dissotsiatsiyalangan ionlari (gidrokarbonat va vodorod ionlari) hosil bo'lishini katalizlovchi fermentlar oilasi hisoblanadi:



Ko'pgina karbonat angidrazalar metalloferment bo'lib, tarkibida Zn mavjud. Ikki pallali o'simliklar tarkibidagi karbonat angidraza fermenti ti bo'linmadan iborat bo'lib, har bir molekulada oltita Zn atomiga ega. va C4 o'simliklarida CO_2 ning ribuloza-1,5-bifosfat karboksilaza nonidan karboksillanishi barg tomirlari atrofidagi maxsus hujayralarning xloroplastlarida boradi. Bunday hujayralar o'tkazuvchi bog'lam hujayralari deb nomlanadi.

C3 o'simliklarida karbonat angidraza faolligi va turli Zn oziqlanish holatiga ega o'simliklarning fotosintetik CO_2 assimilyatsiyasi o'rtasida bevosita bog'liqlik mavjud emas. Sholi o'simliklarida Zn yetishmovchiligi karbonat angidraza sintezi uchun mRNK larning ifodalanishining pasayishiga olib keladi. Zn yetishmovchiligi natijasida karbonat angidraza faolligining pasayishi va ferment miqdorining kamayishi kuzatiladi.

Haddan tashqari Zn tanqisligida karbonat anhidraza faolligi butunlay to'xtaydi, lekin karbonat anhidraza faolligi past bo'lsa ham, fotosintez sodir bo'lishi mumkin (90-rasm). Zn yetishmovchiligi C3 o'simliklariga nisbatan C4 o'simliklarida fotosintez tezligiga sezilarli ta'sir ko'rsatishi mumkin.



90-rasm. G'o'za barglarida Zn konsentratsiyasi va fotosintez, karbonat anhidraza faolligi o'rtasidagi bog'liqlik. Ohki (1976).

CuZn superoksid dismutaza va Zn. CuZn superoksid dismutaza o'simlik hujayralarida eng ko'p tarqalgan superoksid dismutaza hisoblanadi. Katta ehtimol bilan katalitik metall komponenti Cu va Zn atomi ferment strukturasi ifodalaydi. Ferment tarkibida Zn ikkita gistidin va bitta aspartat bilan bog'lanadi va fermentning strukturaviy barqarorligiga hissa qo'shadi. Bir qator o'simlik turlarida Zn yetishmovchiligi CuZn superoksid dismutaza faolligini pasaytiradi va Zn ning qayta ta'minlanishi ferment faolligini tezda tiklaydi, bu Zn atomi CuZn superoksid dismutazaning normal ishlashi uchun muhim tarkibiy komponent ekanligini ko'rsatadi.

Zn tanqisligi sharoitida superoksid dismutaza faolligining pasayishi, ayniqsa, bir vaqtning o'zida $\text{O}_2^{\bullet-}$ hosil bo'lish tezligining oshishi bilan bog'liqdir (71-jadval). Zaharli $\text{O}_2^{\bullet-}$ radikallari va tegishli oksidlovchilarning yuqori konsentratsiyasi membrana lipidlarining peroksidlanishiga va membrana o'tkazuvchanligining oshishiga olib keladi.

Zn ta'minotining g'o'za ildizi va yer uski qismi quruq massasi hamda ildizda $O_2^{\bullet -}$ superoksid radikallarining hosil bo'lishi va superoksid dismutaza faolligiga ta'siri.

Zn ta'minoti	4 ta o'simlik quruq massasi		Faollik	
	Yer ustki qismi	Ildiz	$O_2^{\bullet -}$ hosil bo'lishi, nmol/daqqa	Superoksid dismutaza UE/mg oqsil
+Zn	3.1	0.8	1.3	75
-Zn	1.8	0.5	3.7	35

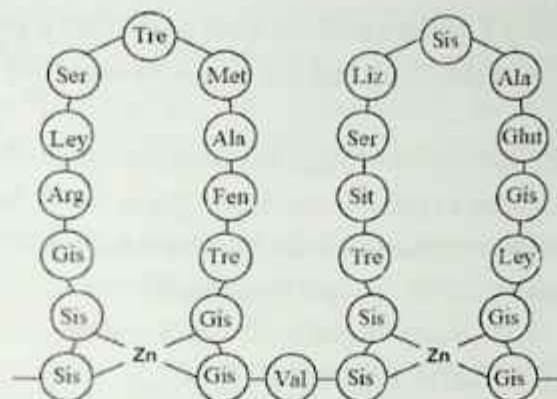
Cakmak va boshqalar (1989).

Zn ni o'z ichiga olgan boshqa fermentlar. Zn boshqa bir qator fermentlarning metall tarkibiy qismidir;

1. ishqoriy fosfataza.
2. fosfolipaza- bu fermentlarning har biri uchta Zn atomini o'z ichiga oladi, ulardan kamida bittasi katalitik funksiyaga ega.
3. peptid bo'linishlarini gidrolizlovchi va katalitik funksiyalarga ega bitta Zn atomini o'z ichiga olgan karboksipeptidaza.
4. RNK polimeraza, har bir molekulada ikkita Zn atomini o'z ichiga oladi va agar Zn olib tashlansa, faol bo'lmaydi.

Zn bilan faollashadigan fermentlar. O'simliklarda Zn ko'p sonli li xil fermentlarning faolligini oshiradi, shu jumladan idrogenazalar, aldolazalar, izomerazalar, transfosforilazalar, RNK va K polimerazalari. Quyida ba'zi misollar keltirilgan.

Noorganik pirofosfatazalar tonoplastdagi H^+ nasos faolligining nuhim tarkibiy qismidir. Mg^{2+} bilan bog'langan Mg pirofosfataza fermenti, barglarda Zn^{2+} bilan bog'langan. Guruch barglarida Mg pirofosfataza va Zn pirofosfataza faollik nisbati 3 va 6 orasida o'zgarib turadi. Bu ikkita pirofosfataza turli xil izoenzimlardir.



91-rasm. Replikatsiya oqsillarining peptid zanjirining uchinchi darajali tuzilishida Zn rolining sxematik ko'rinishi. *Bu yerda; Tre-treonin, Ser-serin, Liz-lizin, Ala-alanin, Sis-sistein, Gihut-gistidin, Arg-arginin, Ley-leysin, Fen-fenilalanin, Glut-glutamat, Val-valin, Met-metionin, Sit-sitrulin. Coleman, 1992 va Vallee va Falchuk 1993 asosida Marschner (2012).*

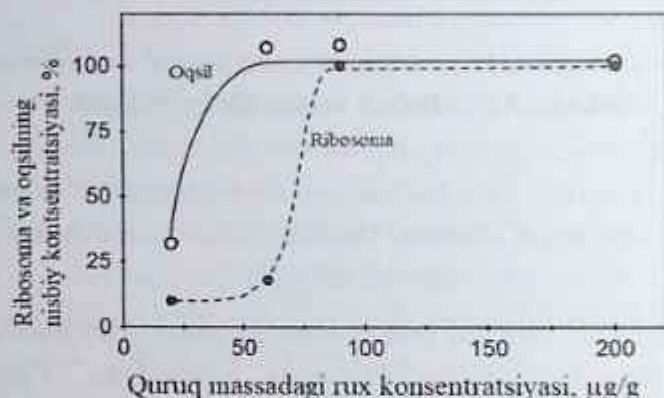
Zn ning DNK va RNK metabolizmda, hujayra bo'linishida va oqsil sintezidagi roli ko'p yillar davomida o'rganilgan. Yaqinda DNK replikatsiyasi, transkripsiyasi va shu tariqa gen ifodalanishini tartibga solish ishtirok etadigan Zn ga bog'liq bo'lgan oqsillarning yangi sinfi aniqlandi. Transkripsiya jarayonida polipeptid zanjirining aminokislota qoldiqlari bilan tetraedral komplekslarni hosil qilish orqali o'ziga xos genlarga bog'lanishi uchun Zn talab qilinadi (91-rasm). Hujayralarda Zn ga bog'liq bo'lgan oqsillarning 44% i DNK transkripsiyasini tartibga solishda ishlatiladi. Ikkita sistein va ikkita gistidin bilan bog'langan Zn hujayralardagi polipeptidni bog'laydigan eng keng tarqalgan ko'priklardan biridir.

Oqsil sintezida Zn ning roli. Zn yetishmaydigan o'simliklarda oqsil sintezi tezligi va oqsil konsentratsiyasi keskin kamayadi, aminokislota esa ko'proq to'planadi (71-jadval). Bunday o'simliklarga Zn qo'llanilganda oqsil sintezi juda tez tiklanadi.

Zn ribosomalarning tarkibiy qismi bo'lib, ularning strukturaviy yaxlitligi uchun zarurdir. Evgenaning Zn yetarli bo'lgan hujayralarida

ribosomali RNKning konsentratsiyasi 650 dan 1280 $\mu\text{g/g}$ oralig'ida, Zn yetishmovchiligi bo'lgan hujayralarda esa 300 dan 380 $\mu\text{g/g}$ oralig'ida bo'lgan.

Hujayrada Zn mavjud bo'lmasa ribosomalar parchalanadi, ammo Zn ta'minoti tiklangandan keyin ribosomalar qayta hosil bo'lishi mumkin. Sholining meristema to'qimalarida Zn konsentratsiyasi 100 $\mu\text{g/g}$ dan past bo'lganda ribosomalarining parchalanishi sodir bo'ladi. Oqsil konsentratsiyasi kamayishi uchun Zn konsentratsiyasining sezilarli darajada past bo'lishi kerak (92-rasm).



92-rasm. Sholining meristemetik to'qimalaridagi Zn konsentratsiyasi va ribosomalar, oqsil konsentratsiyasi o'rtasidagi bog'liqlik. Kitagishi va boshqalar (1987).

Gulning urug'chi to'qimalari oqsil sintezi uchun yuqori Zn dorini (150 $\mu\text{g/g}$) talab qilinadi. Bug'doy o'simliklarining yangi do bo'lgan ildiz uchlarida esa Zn konsentratsiyasi taxminan 220 $\mu\text{g/g}$ tashkil qiladi. Kurtak meristema to'qimalarda protein sintezini ta'minlash uchun Zn konsentratsiyasi kamida 100 $\mu\text{g/g}$ bo'lishi kerak. 72-jadvalda ko'rsatilganidek, bu yetuk barglardagi yetarli Zn konsentratsiyasidan taxminan 5-10 barobar ko'pdir. Kurtak meristemasida yuqori Zn talabini qondirish uchun Zn ning ko'p qismi poyadagi ksilema va floema yo'llari orqali kurtak meristemasiga ko'chiriladi. Zn tanqisligi bo'lgan o'simliklardagi past oqsil va yuqori aminokislota konsentratsiyasi nafaqat transkripsiya va translatsiya

jarayoning pasayishi, balki Zn yetishmovchiligi ostida yuqori RNKaza faolligi tufayli RNK degradatsiyasining kuchaygan tezlanishi natijasidir. Zn ta'minoti va RNKaza faolligi, shuningdek, RNK faolligi va oqsil konsentratsiyasi o'rtasida salbiy bog'liqlik mavjud (73-jadval).

72-jadval.

Zn yetarli bo'lgan guruch o'simligining eng yosh bargidagi meristema to'qimalarida va yetuk barglaridagi elementlarning konsentratsiyasi.

	Quruq massa tarkibidagi elementlar konsentratsiyasi,				
	Zn	Mn	Mg	Ca	K
	$\mu\text{g/g}$		mg/g		
Meristema	204	188	4.2	2.3	30.1

Kitagishi va Obata (1986).

73-jadval.

Turli Zn ta'minotining ko'p yillik soya (*Glycine wightii*)ning yashil massasi, ribonukleaza faolligi va oqsil azoti miqdoriga ta'siri.

Zn ta'minoti $\mu\text{g/l}$	Yashil massa, g/o'simlik	Ribonukleaza faolligi, (% gidroliz)	Yashil massa tarkibidagi oqsil azoti, mg/g
5	4.0	74	18.2
10	5.1	58	22.5
50	6.6	48	27.8
100	10.0	40	36.5

Johnson va Simons (1979)

Uglevod metabolizmida Zn ning ahamiyati. Zn ga bog'liq bo'lgan ko'plab fermentlar uglevod almashinuvida ishtirok etadi. Ayniqsa bu jarayon barglarda yaqqol namoyon bo'ladi. Zn yetishmaydigan barglardagi uglevod almashinuvida ishtirok etuvchi fermentlari faolligi pasayadi (74-jadval).

Zn yetishmaydigan o'simliklarda fermentlar faolligi va fotosintez tezligining pasayishiga qaramay, shakar va kraxmal to'planadi (75-jadval). Zn ta'minoti tiklanganidan so'ng 24 soat o'tgach, Hill reaksiyasi faolligi ortdi. Shuningdek, Zn tanqis bo'lgan barglarda uglevodlarning to'planishi yorug'lik intensivligi bilan ortadi.

74-jadval.

Zn ta'minotisiz o'stirilgan makkajo'xori o'simliklarining barglarida 5, 10 va 15 kun davomida fermentlarning faolligi.

Fermentlar	Zn ta'minlanmagan kundan keyin yetarli Zn ta'minotiga nisbatan fermentlar faollikning pasayishi, %		
	5	10	15
Fruktoza-1,6-bifosfataza	36	50	65
Karbonat anhidraza	84	76	84
Fosfoenolpiruvat karboksilaza	<1	5	34
Ribuloza-1,5-bifosfat karboksilaza oksigenaza	9	41	38
Molik fermenti	<1	22	37

Shrotri va boshqalar (1983).

75-jadval.

Zn ning yuqori yoki past ta'minoti va past ta'minot 24 soat o'tgach oshirilganda (2 μ M) karam barglarida uglevodlar konsentratsiyasiga ta'siri.

	Zn ta'minoti μ M		
	1.0	0.001	0.001+2.0
Quruq massa tarkibidagi Zn konsentratsiyasi, mg/kg	21	14	30
Quruq massa tarkibidagi shakar konsentratsiyasi, mg/kg	4	9	5
Quruq massa tarkibidagi kraxmal konsentratsiyasi, mg/kg	8	26	19
Yill reaksiyasi faolligi, %	100	48	66

Sharma va boshqalar (1982).

Indoleasetik kislota sintezida Zn ning roli. Zn tanqisligini namoyon qiluvchi belgilari – o'sishning sekinlashishi va "kichik barg" hosil bo'lishidir (93^a-rasm). Ehtimol bu auksinlar, xususan, indoleasetik kislota metabolizmining buzilishi bilan bog'liq. Zn yetishmaydigan pomidor o'simliklarida poya o'sishining sekinlashishi indoleasetik kislota konsentratsiyasining pasayishi bilan bog'liq. Zn qayta ta'minlanganda poyaning cho'zilishi va indoleasetik kislota konsentratsiyasi ortadi.

Zn tanqisligi bo'lgan o'simliklarda indoleasetik kislota sintezining pasayishiga yoki degradatsiyaning ortishiga olib kelishi mumkin.

Zn yetarli bo'lishi gibberellinlar konsentratsiyasini ham oshiradi. Indoleasetik kislota va gibberellinlarning past konsentratsiyasi Zn tanqisligi ostida o'sishning sekinlashishi va "kichik barg" shakllanishiga sabab bo'lishi mumkin.

Hujayrada Zn ning bog'lanishi. Don va urug'larda Zn va boshqa oziq moddalarning aksariyati diskret zarrachalar, globoid kristallar shaklida "oqsil tanachalari" deb ataladigan joyda joylashgan. Bu globoidlar asosan fitatdan, ya'ni fitin kislota tuzlaridan iborat (76-jadval). Bug'doy urug'larida xuddi shunday yuqori Zn konsentratsiyasi (600 $\mu\text{g/g}$ quruq massada) skutellumda topilgan.

76-jadval.

Makkajo'xori urug'i va urug'dagi oqsil tanalaridagi elementlar konsentratsiyasi.

	P								
	Zn	Fe	Mn	Cu	Ca	K	Mg	Jami	Fitat
	µg/g				mg/g				
Urug'	163	186	30	12	449	27	10	30	23
Oqsil tanalari	565	490	170	11	1,645	68	44	89	88

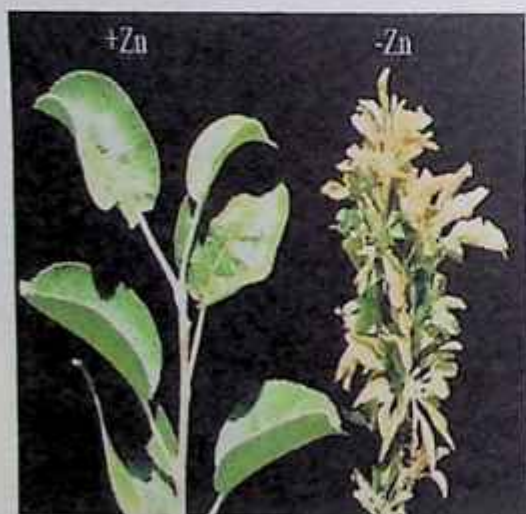
Ehret va Haug

Fitik kislota kuchli manfiy zaryadlangan birikma bo'lib, urug'larda Zn ning ikki valentli kationlarni bog'laydi va Zn-fitat komplekslarini hosiladi. Zn ning fitik kislota bilan kuchli bog'lanishi hayvonlar va odamlar uchun Zn ning biologik mavjudligini kamaytiradi. Misol uchun, soya mahsulotlarida fitik kislota (fitat) konsentratsiyasi va kalamushlarda ruhning organizmga so'rilishi o'rtasida salbiy bog'liqlik mavjud.

Zn yetishmovchiligi va toksikligi. Zn tanqisligi yuqori kislotali tuproqlarda va karbonatli tuproqlarda uchraydi. Yuqori pH ga ega karbonatli tuproqlarda Zn ning oz eruvchan Zn(OH)_2 , ZnCO_3 birikmalari hosil bo'ladi. Bundan tashqari, Zn ning o'zlashtirilishi yuqori konsentratsiyali bikarbonat, HCO_3^- tomonidan ingibitorlanadi. Karbonatli tuproqlarda o'sadigan o'simliklarda Zn yetishmasligi tuproqqa ZnSO_4 kabi tuzlarini qo'llash orqali juda oson tuzatilishi mumkin.

Ikki pallali o'simliklarda Zn yetishmasligining eng xarakterli ko'zga ko'ringan belgilari 93^a-rasm^{da} ko'rsatilganidek, bo'g'in oralig'ining qisqarishi va barg hajmining keskin kamayishi tufayli o'sishni to'xtatishdir. Ko'pincha bu alomatlar xloroz bilan qo'shiladi. Bu bargda o'ziga xos rangli dog'lar hosil bo'lishiga olib keladi (93^b-rasm).

Ushbu alomatlar soyaga qaraganda yuqori yorug'lik intensivligida kuchliroq namoyon bo'ladi. O'simliklar issiqlik va qurg'oqchilik stressiga duchor bo'lganda kam Zn ta'minotiga ko'proq moyil bo'ladi. Bug'doy kabi donli ekinlarda tipik alomatlar bo'g'in oralig'ining qisqarishi va o'rta yoshli barglarda oq-jigarrang nekrotik dog'lar paydo bo'lishidir, yosh barglar esa sarg'ish yashil rangda bo'lib (93^c-rasm), hech qanday nekrotik jarohatlar kuzatilmaydi. Zn tanqisligi bo'lgan o'simliklarning eski barglarida xloroz va nekroz belgilari ko'pincha P, B toksikligi yoki fotosintez mahsulotlari tashilishining buzilishi natijasida yuzaga keladigan fotoooksidlanish evaziga shakllanadigan ikkilamchi ta'sirlardir.



93^a-rasm. Olmada Zn yetishmasligi.

Rasm <https://balchem.com> saytidan olingan.



93^a-rasm. Limonda Zn yetishmasligi.

Rasm <https://www.dpi.nsw.gov.au> saytidan olingan.



93^c-rasm. Bug'doyda Zn yetishmasligi.

Rasm <https://www.yaracanada.ca> saytidan olingan.

Zn tanqisligi sharoitida yer ustki qismining o'sishi ildiz o'sishiga qaraganda ko'proq ingibitorlanadi. Ildiz o'sishi hatto kurtaklar o'sishining sekinlashishi hisobiga kuchayishi mumkin. Chunki, yer uski qismining o'sishi uchun sarflanadigan fotosintez mahsulotlari ildizga yo'naltiriladi. Zn yetishmovchiligi past molekulyar og'irlikdagi moddalarning ildiz ajratmalari orqali chiqishini oshiradi. Ikki pallali o'simliklarda aminokislota, qandlar, fenollar va K ustunlik qilsa (77-jadval), donli ekinlarda esa fitosideroforlardir ko'p miqdorda ajraladi.

Barglarda Zn ning kritik tanqisligi Zn konsentratsiyasi 15-20 $\mu\text{g/g}$ dan pasayganda namoyon bo'ladi. O'simlik turlari Zn tanqisligiga nisbatan sezgirligi bilan farqlanadi, javdar, jo'xori yoki no'xatdan ko'ra makkajo'xori, sholi va olma ko'proq sezgir. Don ekinlari orasida Zn tanqisligiga eng yuqori chidamlilik javdar, undan keyin tritikale, arpa, non bug'doy, sulii va qattiq bug'doyda namoyon bo'ladi.

Ruxli o'g'itlar qo'llanilganda ekinlar hosili turli miqdorda ortishi mumkin. 78-jadvalda Zn yetishmaydigan tuproqlarga Zn li o'g'itlar qo'llanganda Zn ga hosilning javob berish potentsiali ko'rsatilgan.

Zn yetishmasligi natijasida don hosildorligi o'simlikning umumiy quruq massasiga qaraganda ko'proq darajada pasayadi. Bu gul changi faolligini buzilishi bilan bog'liq.

G'o'zaning Zn bilan normal ta'minlanishi yoki yetishmasligi va yetishmayotgan o'simliklar 12 soat davomida Zn bilan ta'minlashning o'simlik ildizlaridagi lipid tarkibi va past molekulyar og'irlikdagi ildiz ajratmalari (ildiz ekssudatlari) ajralishiga ta'siri.

	Zn ta'minoti		
	+Zn	-Zn	-Zn +Zn
Ildiz quruq massasidagi Zn konsentratsiyasi, $\mu\text{g/g}$	258	16	121
1 gramm quruq massada 6 soatda ajralgan ildiz ajratmalari			
Aminokislota, μg	48	165	94
Shakarlar, μg	375	751	652
Fenolik moddalar, μg	117	161	130
K, mg	1.7	3.7	2.3
Lipid tarkibi			
Fosfolipidlar	2.2	1.5	anm
Yog' kislotalari nisbati (to'yingan / to'yinmagan)	0.8	0.9	anm

Cakmak va Marschner (1988c).

anm: aniqlanmagan.

Zn yetishmaydigan tuproqlarga ruxli o'g'itlar qo'llanganda Zn ga hosilning javob berish potentsiali.

Zn ga yuqori javob	Zn ga o'rtacha javob	Zn ga kichik javob
Olma, loviya, makkajo'xori, piyoz, shirin makkajo'xori.	Tok, salat bargi, kartoshka, soya, pomidor.	Beda, sparja, arpa, raps, sabzi, se bargi, jo'xori, no'xat, javdar, qand lavlagi, kungaboqar, bug'doy.

<https://extension.umn.edu/>

O'simliklarda Zn toksikligi kamdan-kam hollarda kuzatiladi. Juda uqori Zn bilan ta'minlanganda, Zn zaharililigi o'simliklarda osonlik bilan paydo bo'ladi. Ko'pincha Zn toksikligi yosh barglarda xlorozga sabab bo'ladi. Fasolda Zn toksikligi turli bosqichlarda va turli mexanizmlar orqali fotosintezni ingibitorlaydi. Qand lavlagida yuqori miqdorda

Zn yetkazib berilganda ildiz og'izchalari orqali CO_2 ni o'tkazuvchanligi 70% ga, mezofill orqali CO_2 ni o'tkazuvchanligi 44% ga pasaygan. Provardida esa fotosintez keskin pasaygan. Ortiqcha Zn tilakoid membranalarida Mn ga almashinish orqali suv-plastokinon oksidoreduktaza faolligini pasaytirishi mumkin. Odatda o'simliklarning tilakoid membranalarida Mn va Zn ning 6 taga yaqin atomlari bog'langan bo'lsa, Zn toksikligida bu 30 tagacha Zn atomiga ortadi. O'simliklarining barglari quruq massasidagi Zn ning kritik toksiklik konsentratsiyalari 100 μg dan 300 μg gacha yoki undan yuqori bo'lishi mumkin.

12.3. O'simliklarning molibden bilan oziqlanishi.

Tuproqlarda Mo 0,2 dan 36 mg/kg gacha uchraydi. O'simliklar Mo ni molibdat anioni (MoO_4^{2-}) shaklida o'zlashtiradi va u ksilema va floemada osongina harakatlanadi.

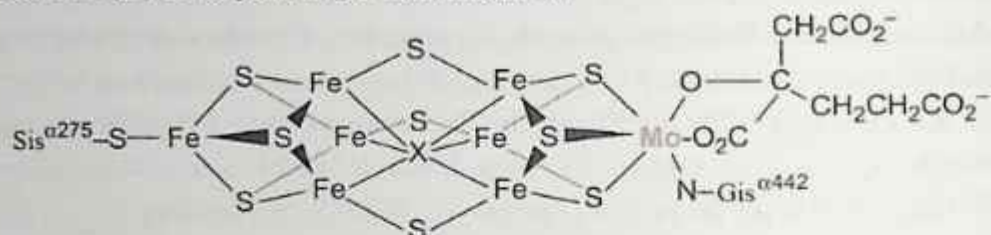
Mo ning o'simlik ozuqasi sifatidagi funksiyalari fermentlarning metall komponenti sifatida sodir bo'ladigan valentlik o'zgarishi bilan bog'liq. Ushbu fermentlar ichida Mo uchta oksidlanish darajasi (+4, +5 va +6) o'rtasida o'zgaradi. O'simliklarda kofaktor sifatida Mo ni o'z ichiga olgan bir nechta fermentlar, jumladan nitratreduktaza, ksantin degidrogenaza, aldegid oksidaza va sulfit reduktaza borligi aniqlangan. Bundan tashqari, molibden N_2 ni fiksatsiya qiluvchi bakteriyalarda nitrogenazaning kofaktoridir. Shuning uchun Mo ning funksiyalari N metabolizmi bilan chambarchas bog'liq.

O'simliklar tomonidan Mo ni o'zlashtirilishi va tashilishi.

Arabidopsis thaliana o'simligida molibdat tashuvchilari aniqlangan. Ushbu tashuvchi MOT1 bo'lib, MOT1 geni MoO_4^{2-} ga yuqori yaqinlikka ega. MOT1 bo'lmagan mutantlarning ildiz va yer ustki organlarida Mo konsentratsiyasi sezilarli darajada kamligi aniqlangan. MOT1 ga qo'shimcha ravishda, ba'zi sulfat tashuvchilar Mo tashilishida qatnashishi mumkin. Misol uchun, Stylosanthes hamata kabi, tropik dukkakli o'simligidagi sulfat tashuvchisi SHST1 MoO_4^{2-} tashilishida vositachilik qila olishi isbotlangan.

Nitrogenaza va Mo. Nitrogenaza barcha N_2 fiksatsiyalovchi mikroorganizmlarga xos bo'lgan asosiy fermentdir. U ikkita Fe oqsilidan

iborat bo'lib, ulardan birida ikkita noyob metall markazni o'z ichiga olgan FeMo oqsili. P-klaster (8Fe-7S) va FeMo kofaktori (Mo-7Fe-9S-X) gomotsitrat klasteridan tuzilgan. Bu yerda markazdagi element (X) C, O yoki N bo'lishi mumkin:



Nitrogenazadagi Mo ning strukturaviy joylashuvi va katalitik funksiyalari to'g'risida tafsilotlar "Bakteriyatrof oziqlanish" mavzusida berilgan.

N₂ ni fiksatsiyasilaydigan dukkakli o'simliklar ko'p miqdorda Mo ni talab qiladi. Tashqi muhitda Mo ta'minoti kam bo'lsa, tuganaklardagi Mo konsentratsiyasi barglarnikidan yuqori bo'ladi, tashqi muhitda Mo ta'minoti yuqori bo'lsa, barglardagi konsentratsiya tuganaklarga qaraganda ko'proq bo'ladi.

Mo bilan kam ta'minlangan tuproqlarda N₂ ni fiksatsiyalovchi o'simliklarning o'sishi Mo ni qo'llash orqali rag'batlantiriladi va tuganaklarning quruq og'irligi 18 barobar oshishi mumkin, bu bilvosita N₂ fiksatsiyasi qobiliyatining oshishini aks ettiradi. Mo kam bo'lgan tuproqlarda dukkakli ekinlarga qo'llanilgan Mo ning samaradorligi N ta'minotining miqdoriga bog'liq. 79-jadvalda ko'rsatilganidek, tuganakli va tuganaksiz soya o'simliklariga qo'llaniladigan 1o o'simlikdagi N konsentratsiyasini va urug' hosildorligini qo'llanilmagan yoki yetarli darajada N bilan ta'minlangan mliklarda oshiradi. Bu o'simliklarni N₂ fiksatsiyasi uchun molibdenga o' yuqoriligini ko'rsatadi. Shuningdek, Mo moddasi kam bo'lgan roqlarda dukkakli ekinlarga N li o'g'it qo'llash o'rniga Mo o'g'itini ganak bakteriyalar inokulyatsiyasi bilan qo'llash mumkinligini ko'rsatadi.

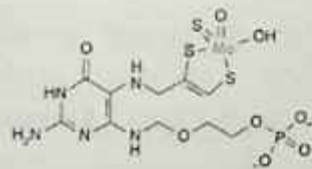
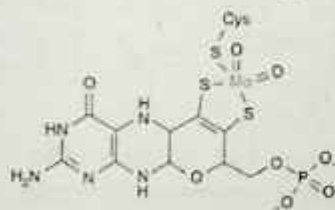
Tuganakli va tuganaksiz soya o'simliklariga qo'llanilgan Mo va N ning o'simlik tarkibidagi N konsentratsiyasi va urug' hosildorligiga ta'siri.

Bu yerda: +M (Mo 34 g/ga)

N ta'minoti, kg/ga	Quruq massadagi N konsentratsiyasi, mg/g		Hosil, t/ga	
	-M	+M	-M	+M
Tuganaksiz				
0	31	36	1.7	1.6
67	46	47	2.7	2.7
134	53	53	3.0	2.9
201	56	56	3.2	3.2
Tuganakli				
0	43	57	2.5	3.1
67	51	55	2.8	3.1
134	54	56	3.1	3.2
201	56	56	3.1	3.1

Parker va Harris (1977).

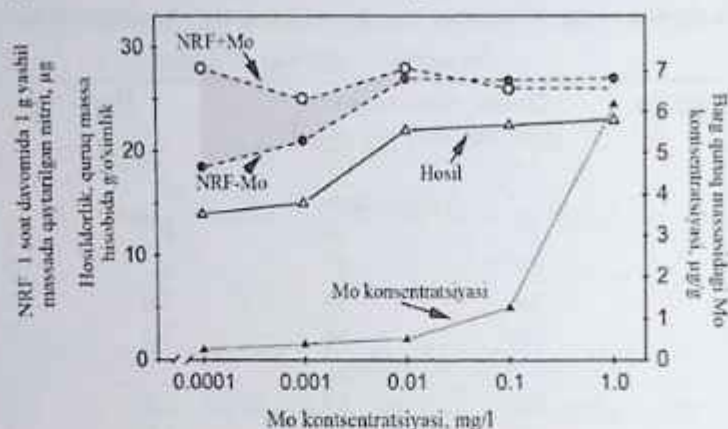
Nitratreduktaza va Mo. Nitratreduktaza gomodimerik ferment bo'lib, har bir subbirlikida uchta elektron o'tkazuvchi protez guruhlar mavjud. Bular flavin, gem va Mo kofaktoridir. Mo kofaktori trisiklik pterin molekulasidagi ikkita S atomiga kovalent bog'langan Mo dan iborat. Birinchi subbirlikda M kofaktorigi Mo uchinchi S-ligand va sistein qoldig'i bilan bog'langan, ikkinchi subbirlikda esa faqat S bilan bog'langan. Birinchi turdagi Mo kofaktori nitratreduktazadan tashqari sulfid oksidazada ham mavjud. Ikkinchi turdagi Mo kofaktori esa ksantin degidrogenaza va aldegid oksidazada ham uchraydi.



Nitratreduktaza faolligi Mo tanqisligi bo'lgan o'simliklarning barglarida past bo'ladi, lekin bargga Mo qo'llanilganda bir necha soat ichida ferment faolligi oshadi.

94-rasmda ko'rsatilganidek, Mo ta'minoti va ismoloq ekini barglardagi nitratreduktaza faolligi, hosili o'rtasida ijobiy munosabat mavjud.

Mo yetishmayotgan o'simlik barglariga Mo li eritmalarni 2 soat davomida qo'llash nitratreduktaza faolligini oshiradi.



94-rasm. Har xil Mo ta'minotida o'stirilgan ismaloqning barglarida nitratreduktaza faolligi (NRF). Vitt va Jungkdan (1977).

O'simliklarning Mo ga bo'lgan talabi nitrat yoki ammoniy shaklidagi N li o'g'itlar qo'llanishiga ham bog'liqdir (80-jadval).

80-jadval.

Mo bilan ta'minlangan yoki ta'minlanmagan pomidorni ammiak yoki nitrat bilan oziqlantirishning, o'simlik tarkibidagi quruq massa, xlorofill, nitrat va askorbin kislota konsentratsiyasiga ta'siri.

	N			
	Nitrat		Ammoniy	
	-Mo	+Mo	-Mo	+Mo
Quruq massa, g/o'simlik	9.6	25.0	15.9	19.4
100 g yashil massadagi xlorofill miqdori, mg	8.9	15.8	21.6	17.4
Nitrat, mg/kg	73	9	10	9
100 g yashil massadagi vitamin C miqdori, mg	99	195	126	184

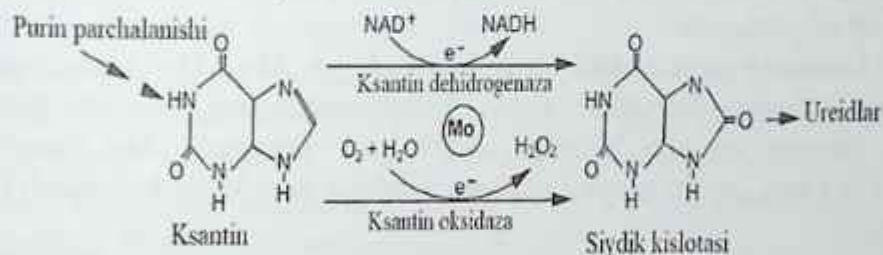
Vitt va Makkredi (1956).

Mo bilan ta'minlanmagan va nitrat bilan oziqlangan pomidor tarkibidagi quruq massa, xlorofill miqdori, askorbin kislota konsentratsiyasi past bo'lib, nitrat miqdori yuqori bo'lgan. Ammoniy

bilan oziqlanganda esa quruq massa, xlorofill miqdori, askorbin kislota konsentratsiyasi nisbatan yuqori bo'lgan.

O'simlik tarkibidagi juda past nitrat konsentratsiyasi ham nitratreduktaza sintezini qo'zg'atadi. Agarda nitratreduktaza fermenti tarkibida Mo kofaktori bo'lmasa, superoksid radikallarining yuqori konsentratsiyasi evaziga kelib chiqadigan metabolitik buzilishlar natijasida membrana lipidlarining peroksidlanishi sodir bo'ladi.

Boshqa Mo ni o'z ichiga olgan fermentlar. O'simliklarda yana uchta Mo ni o'z ichiga olgan fermentlar aniqlangan. Ular ksantin dehidrogenaza, aldegid oksidaza va sulfit oksidazalardir. Ushbu fermentlar turli stresslarga javob berish va qarshilik ko'rsatishda muhim rol o'ynaydi. Ksantin dehidrogenaza gomodimerik metalloflavoprotein bo'lib, uning har bir bo'linmasida bitta Mo kofaktori, bir molekula flavin dinukleotidi va ikkita [2Fe-2S] markaz mavjud. Ksantin dehidrogenaza gipoksantinining ksantinga va ksantinining siydik kislotasiga oksidlanishini katalizlaydi:



Ferment purinlarning katabolizmida ya'ni, purinlarning oksidlanish mahsulotlari bo'lgan ureidlarning biosintetik yo'lida ishtirok etadi. Ureidlar ildiz tuganaklarida hosil bo'ladigan va eng ko'p tarqalgan N birikmalardir. Tuganaklarning sitozolida purinlar ureidlarning kashshofi bo'lgan siydik kislotasiga oksidlanadi. Mo yetishmasligi natijasida N₂ fiksatsiyasining pasayishi nitrogenaza faolligining pastligi va tuganaklardagi purin katabolizmining buzilishi natijasida yuzaga kelishi mumkin. Shuningdek, ksantin dehidrogenaza o'simlik va tuganak bakteriya o'rtasidagi yuqori sezuvchanlik reaksiyasida ham rol o'ynashi mumkin.

Aldegid oksidaza aminokislota ketma-ketligi bo'yicha ksantin dehidrogenazaga juda o'xshaydi. U flavin adenin dinukleotidi, [2Fe-2S] klasteri va Mo kofaktorini o'z ichiga oladi. Aldegid oksidaza absis

aldegidning absis kislotaga aylanishini katalizlaydi. Absis kislotasi – u rivojlanish jarayonlarida va biotik, abiotik stressga javob berishda ishtirok etadigan fitogormondir. Absis kislotaning past konsentratsiyasiga ega mutant arabidopsis thaliana o'simligi muzlash, sho'rlanish va qurg'oqchilik kabi tashqi omillarga kamroq bardoshlilik aniqlangan. Bug'doyga Mo qo'llanilganda absis kislotasi konsentratsiyasi va sovuqqa chidamliligi oshadi. Aldegid oksidaza indol-3-atsetaldegidni indol-3-sirka kislotasiga aylanishini katalizlash orqali fitogormon indol-3-sirka kislotasi biosintezida ham ishtirok etishi mumkin.

O'simliklardagi tarkibida Mo saqlovchi boshqa fermentlar bilan solishtirganda, sulfat oksidaza molukulyar massasi kichikroq va tuzilishi oddiyroq bo'lib, uning oksidlanish markazi sifatida faqat Mo kofaktoriga ega. Sulfat oksidaza sulfatning (SO_3^{2-}) sulfatga (SO_4^{2-}) oksidlanishini katalizlaydi.

Sulfat zaharli metabolit bo'lib, o'simliklarda oltingugurt dioksidi (SO_2) gazi ta'sirida yoki S saqlovchi aminokislotaning parchalanishi natijasida hosil bo'ladi. Shuning uchun sulfat oksidaza o'simliklarni oltingugurt dioksididan kelib chiqadigan zarardan himoya qilishda muhim rol o'ynaydi.

Umumiy metabolitik o'zgarishlar va Mo. Mo bilan yetarli ta'minlanmagan o'simliklarda absis kislotasi sintezining pasayishi tufayli past harorat va sho'rlanishga chidamlilik pasayadi. Mo tanqisligi makkajo'xori gulchanglarining shakllanishiga ham ta'sir ko'rsatadi (81-jadval).

81-jadval.

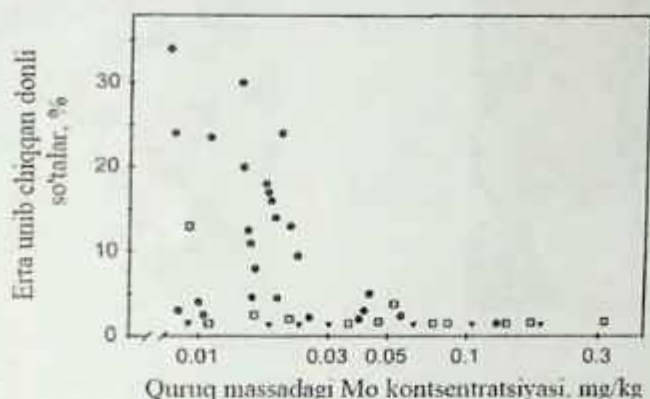
Turli xil Mo ta'minotida makkajo'xori o'simligida gulchang hosil bo'lishi va hayotchanligi.

	Mo ta'minoti mg/kg		
	20	0.1	0.01
Chang donalari quruq massidagi Mo konsentratsiyasi, $\mu\text{g/g}$	92	61	17
Changlar donalarining soni, dona	2,437	1,937	1,300
Chang diametri, μm	94	85	68
Changning hayotiyligi, % (changlanish)	86	51	27

Agarwala va boshqalar (1979).

Mo yetishmaydigan o'simliklarda changdonning gulchang ishlab chiqarish qobiliyati pasayadi. Bundan tashqari, chang donalari kichik,

kraxmal miqdori kam, invertaza fermentining faolligi past bo'lib, changlangandan so'ng urug'larni unish qobiliyat i pasayadi.



95-rasm. Makkajo'xori donalarining Mo konsentratsiyasi, N bilan oziqlantirish vaqti va makkajo'xorining erta unib chiqqan donli so'talar ulushi o'rtasidagi bog'liqlik. Bu yerda; ▼ 30 kun; □ 40-55 kun; ● 70-85 kundan keyin N bilan oziqlantirilgan.

95-rasmda ko'rsatilganidek, donlarda Mo konsentratsiyasi 0.03 $\mu\text{g/g}$ dan past bo'lsa makkajo'xori so'talarida donlarining tinim davrini o'tamasdan erta unib chiqish (96^a-rasm) xavfi ortadi. Makkajo'xorida erta unib chiqish darajasi N li o'g'itlar qo'llash vaqtiga ham bog'liq. Makkajo'xori unib chiqqandan keyin 70-85 kundan keyin Mo tanqis o'simliklar N bilan oziqlantirilganda erta unib chiqish yuqori bo'lgan. Bug'doy yetishtiriladigan hududlarda urug'larni erta unishi ham jiddiy muammo bo'lib, uni ildizdan tashqari oziqlantirishda Mo qo'llash orqali bartaraf etish mumkin. Mo yetishmovchiligi urug'lar tinim davrining juda qisqarishiga olib keladi. Bu holat absis kislota biosintezining kamayishi tufayli sodir bo'ladi, chunki absis kislota tinim davrini rag'batlantiradi.

Uzumzorda Mo tanqisligi turli o'lchamdagi va yetilish darajasida katta farq yuzaga kelishi bilan namayon bo'ladi (96^b-rasm). Ushbu alomatning sababi Mo ning fitogormonlarga ta'siri bilan bog'liq. Bundan tashqari, uzumning gullash davridagi sovuq, yomg'irli yoki boshqa yomon ob-havo, B yetishmasligi ham sabab bo'ladi.



96^a-rasm. Makkajo'xori so'talarida donlarining erta unib chiqishi. Rasm <https://cropwatch.unl.edu> saytidan olindi.



96^b-rasm. Turli o'lchamdagi va yetilish darajasida katta farq qiladigan uzum boshi. Rasm <https://en.wikipedia.org> saytidan olindi.

Mo tanqisligi va toksikligi. O'simlik turlari va N azotni o'zlashtirishiga qarab Mo ning kritik tanqisligi darajasi o'simlik bargi quruq massasida 0,1 va 1,0 $\mu\text{g/g}$ orasida o'zgarib turadi. Urug'larda Mo konsentratsiyasi juda o'zgaruvchan bo'lib, dukkakli ekinlarda dukkakli bo'lmaganlarga qaraganda ancha yuqoridir.

Mo tanqisligi bo'lgan o'simliklarda N yetishmovchilik belgilari va yosh barglarda o'sish va xlorozning sekinlashishi tez-tez uchraydi. Ikki pallali o'simliklarda barg yuzasining kichik bo'lishi natijasidagi nosimmetrikliklar Mo tanqisligining tipik belgisidir (97^a-rasm). 'qimadagi mahalliy nekroz barg rivojlanishining dastlabki boshlanishida tomirlar to'plamlarining yetarli darajada rensiellanmaganligi natijasida yuzaga keladi.

Yetuk barglarning asosiy tomirlari bo'ylab mahalliy xloroz va oz (masalan, limonda "sariq nuqta") va yosh barglarda barg chaminig kuchli qisqarishi natijasidagi nosimmetrikliklar bir xil turdagi mahalliy metabolitik buzilishlarni aks ettirishi mumkin. Jiddiy tanqislik mavjud bo'lganda, nitrat konsentratsiyasi yuqori bo'lgan yetuk barglarda barg chetlarining xlorozi va nekrozi ham paydo bo'ladi (97^c-rasm).



97^a-rasm. Gulkaramda Mo yetishmasligi.

Rasm <https://commons.wikimedia.org> saytidan olindi.



97^b-rasm. Limonda Mo yetishmasligi.

Rasm <https://edis.ifas.ufl.edu> saytidan olindi.



97^c-rasm. *Euphorbia pulcherrima* (Молочай красивейший) o'simligida Mo yetishmasligi natijasida barg chetlarining xlorozi.

Rasm <https://addictedgardener.com> saytidan olindi.

Mo ni o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi tuproq muhitiga bog'liq bo'lib, tuproq pH ning pasayishi bilan Mo o'zlashtirilishi pasayadi. 82-jadvalda ko'rsatilgandek, Mo qo'llanilgan yoki qo'llanilmagan tuproqlarni ohaklash orqali pH 5,0 dan 7,0 gacha oshirilganda soyaning yer ustki qismida Mo konsentratsiyasi 10 marta ortadi. Shunday qilib, kislotali tuproqlarda dukkakli o'simliklarning o'sishini yaxshilashda ohaklash va Mo qo'llashning samarali usulidir.

82-jadval.

Tuproqning pH, Mo ta'minoti va quruq massa, soyada Mo konsentratsiyasi o'rtasidagi bog'liqlik.

	Mo ta'minoti, mg/idish	Tuproq pH		
		5.0	6.0	7.0
Quruq massa, g/idish	0	15	19	23
	5	20	20	20
Yer ustki qismining quruq massasida	0	0.1	0.8	0.9
Mo konsentratsiyasini, µg/g	5	2.0	6.3	18.5

Mortvedt (1981).

Urug' tarkibidagi Mo ning yuqori konsentratsiyasi o'simliklar o'sib-rivojlanishini yaxshilaydi va Mo miqdori past tuproqlarda yetishtirilgan o'simliklardan yuqori don hosili olishni ta'minlaydi (83-jadval). Boshqa mikroelementlarni o'zlashtirish ko'rsatkichlari bilan solishtirganda, unib chiqqandan keyingi dastlabki 4 hafta ichida soya o'simliklari tomonidan Mo ni o'zlashtirish darajasi juda pastdir. Shuning

uchun soyaning Mo ga bo'lgan talabini urug' tarkibidagi Mo orqali qondirilishi kerak. Mo bilan kam ta'minlangan tuproqlarda Mo miqdori yuqori bo'lgan urug'larni ekish juda samarali usuldir.

83-jadval.

Soya urug'idagi Mo konsentratsiyasi va Mo bilan kam ta'minlangan tuproqlarda yetishtirilgan o'simliklarning hosildorligi o'rtasidagi bog'liqlik.

Urug' quruq massasidagi Mo konsentratsiyasi, mg/kg	Keyingi ekinning urug'lik hosildorligi, kg/ga
0.05	1,505
19.0	2,332
48.4	2,755

Gurley and Giddens (1969).

Urug'larni Mo bilan kapsulalash o'simliklarni dastlabki o'sish davrida Mo yetishmovchiligini oldini olish va Mo bilan kam ta'minlangan tuproqlarda keyinchalik Mo o'zlashtirilishi uchun kuchli ildiz tizimini yaratishning yana bir usulidir. 84-jadvalda ko'rsatilganidek, urug'lar Mo bilan (100 g/ga) miqdorida kapsulalanganda tuproqqa (Mo 100 g/ga) qo'llanilganga nisbatan samaraliroqdir.

84-jadval.

Mo qo'llash usulining Desmodium intartum o'simligi quruq massasi va N konsentratsiyasiga ta'siri.

Mo ni qo'llash usuli, g/ga	Quruq massa kg/ga	N konsentratsiyasi, mg/g
0	70	19
100 (tuproqqa)	1,220	32
100 (urug'ni kapsulalash)	1,380	34

Kerridge va boshqalar (1973).

Yeryong'oq urug'lari 100 g/ga Mo bilan kapsulalab parvarishlaganda quruq modda miqdori 60 kg/ga N qo'llab parvarishlangan o'simliklarga nisbatan oshgan.

Mo yuqori darajada floemada harakatlanganligi sababli, barglarga Mo qo'llash Mo tanqisligini barataraf etish uchun oson yechim hisoblanadi. Dukkakli ekinlarning dastlabki vegetatsiya davrlarida

Mo bilan ildizdan tashqari oziqlantirilganda Mo bargdan ildizdagi tuganaklarga osonlik bilan harakatlangan va hosilni oshirgan (85-jadval).

85-jadval.

Kislotali va qumli tuproqda Mo li o'g'it qo'llash usullarining yeryong'oq quruq massasi, N ni o'zlashtirishi va o'simlik organlaridagi Mo konsentratsiyasiga ta'siri.

Mo ni qo'llash usuli, g/ga	Quruq massa, kg/ga	N ni o'zlashtirish, kg/ga	Quruq massadagi Mo konsentratsiyasi, µg/g		
			Yer ustki qismi	Tuganaklar	Urug'
0	2,685	70	0.02	0.4	0.02
200 (tuproqqa)	3,413	90	0.02	1.5	0.20
200 (bargga)	3,737	101	0.05	3.7	0.53

Rebafka (1993).

Yeryong'oqni Mo bilan oziqlantirishda Mo li o'g'itlarni tuproqqa qo'llashga nisbatan ildizdan tashqari oziqlantirishda qo'llash nafaqat hosilni, balki N ning o'zlashtirilishini, kurtaklar, urug'lar va tugunlardagi Mo konsentratsiyasini oshiradi. Uzumzorga Mo gullashdan oldin ildizdan tashqari oziqlantirish uzumzordagi Mo tanqisligini tuzatishda samarali usul ekanligi isbotlangan.

Sulfat ioni molibdatni ildizlar tomonidan so'rilishida kuchli raqobatdosh anionlardir. Gips, superfosfat kabi sulfatni o'z ichiga olgan kimyoviy meliorant va o'g'itlar qo'llanilganda o'simliklar tomonidan Mo ning o'zlashtirilishi kamayadi (86-jadval).

86-jadval.

Fosforsiz va superfosfat yoki o'shsuperfosfat ko'rinishidagi P ning (13 kg/ga) yeryong'oq tarkibidagi quruq massa miqdori, N ning o'zlashtirilishi va Mo konsentratsiyasiga ta'siri.

P li o'g'itlar	Quruq massa kg/ga	N o'zlashtirishi, kg/ga	Quruq massadagi Mo konsentratsiyasi, µg/g		
			Yer ustki qismi	Tuganak	Urug'
-P	2,000	52	0.22	4.0	1.0
Superfosfat	2,550	62	0.09	1.5	0.1
o'shsuperfosfat	3,150	81	0.31	8.2	3.1

Rebafka va boshqalar (1993).

Mo ning o'ziga xos xususiyati, uning kritik tanqislik va toksiklik konsentratsiyasi o'rtasidagi farqning kengligidir. Bu ko'rsatkich quruq massada 0,1–1000 $\mu\text{g/g}$ Mo ni tashkil etadi. O'simliklar odatda Mo toksikligiga juda chidamlidir. Mo toksikligi natijasida barglar noto'g'ri shakllanib va oltin sariq rang tusga kiradi, bu ko'pincha vakuolalarda molibdokatexol komplekslarining shakllanishi bilan bo'liq. Raps va pomidorda Mo toksikligining eng yorqin belgilari poyalarning to'q ko'k rangga kirishidir.

O'simliklardagi Mo ning yuqori, ammo zaharli bo'lmagan konsentratsiyasi urug'chilik uchun foydali, ammo yem-xashak o'simliklaridagi bunday konsentratsiya hayvonlar xususan, Mo ning ortiqcha konsentratsiyasiga juda sezgir bo'lgan kavsh qaytaruvchi hayvonlar uchun xavfli bo'lishi mumkin.

Yem-xashak quruq massa tarkibidagi 5-10 mg/kg dan ortiq Mo konsentratsiyasi molibdenoz deb ataladigan zaharlanishni keltirib chiqarishi mumkin. Molibdenoz kavsh qaytaruvchi hayvonlar ratsionida Mo va Cu ning nomutanosibligining buzilishi, ya'ni Cu tanqisligi tufayli yuzaga keladi.

Nazorat savollari.

1. Qanday fermentlar tarkibida Mn mavjud?
2. Lipid sintezida Mn ning ahamiyati.
3. O'simliklarda Mn yetishmaslik belgilarini aytib bering.
4. Oqsil sintezidagi Zn ning roli nimalardan iborat?
5. Tarkibida Zn saqlovchi qanday fermentlarni bilasiz?
6. O'simliklar Zn yetishmovchiligi va toksikligida qanaqa belgilar namoyon qiladi?
7. Molibdenni o'simlikni o'sish va rivojlanishidagi roli.
8. O'simliklar tomonidan Mo ni o'zlashtirilishi va tashilishi.
9. Molibdenni umumiy metabolik o'zgarishlaridagi o'rni.
10. Molibden yetishmaslik belgilari.

FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR RO'YXATI.

1. Beknazarov B.O. O'simliklar fizologiyasi. Darslik. T- 2009. 128-289 b.
2. Karimov M., Musayev B., Udayev A., Qosimov B. "Agrokimyo" (darslik). T-2019 y.
3. Musayev B. "Agrokimyo" (darslik). T-2001y. "Sharq" matbaa-aksiyadorlik kompaniyasi. 56-69 b.
4. Ortikov T. "Tuproq mikrobiologiyasi" (darslik). SamDU nashriyoti, 2021 y. 316-341 b.
5. Sattorov J. va boshqalar "Agrokimyo" (darslik). "Cho'lpon", T-2011. 136-256 b.
6. Uzoqov. P., Holiqulov. Sh., Boboxujayev I. Tuproqshunoslik. Darslik. T-2010. 168-b.
7. Xujayev J.X. O'simliklar fizologiyasi. Darslik. T.: 2004. 141-146 b.
8. Abbott, A. J. (1967). Physiological effects of micronutrient deficiencies in isolated roots of *Lycopersicon esculentum*. *New Phytol.* 66, 419-437.
9. Abdelmajid, K., Karim, B. H. and Chedley, A. (2008). Symbiotic response of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) to iron deficiency. *Acta Physiol. Plant* 30, 27-34.
10. Agarwala, S. C., Chatterjee, C., Sharma, P. N., Sharma, C. P. and Nautiyal, N. (1979). Pollen development in maize plants subjected to molybdenum deficiency. *Can. J. Bot.* 57, 1946-1950.
11. Anderson, E. L. (1988). Tillage and N fertilization effects on maize root growth and root:shoot ratio. *Plant Soil* 108, 245-251.
- Anghinoni, I. and Barber, S. A. (1980). Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. *Agron.* 685-688.
- Agarwala, M. B. and Sandmann, G. (1988). The role of Cu in respiration in plants and heterotrophically growing *Scenedesmus* cells. *Z. wirtsch. forsch.* 43c. 438-442.
- Baszynski, T., Ruskowska, M., Krol, M., Tukendorf, A. and Wolinska, D. (1978). The effect of copper deficiency on the

photosynthetic apparatus of higher plants. *Z. Pflanzenphysiol.* 89, 207–216.

15. Bell, M. J., Middleton, K. J. and Thompson, J. P. (1989). Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on growth and phosphorus and zinc nutrition of peanut (*Arachis hypogaea* L.) in an oxisol from subtropical Australia. *Plant Soil* 117, 49–57.

16. Bethlenfalvay, G. J., Reyes-Solis, M. G., Camel, S. B. and Ferrera-Cerrato, R. (1991). Nutrient transfer between the root zones of soybean and maize plants connected by a common mycorrhizal mycelium. *Physiol. Plant.* 82, 423–432.

17. Bielecki, R. L. and Ferguson, I. B. (1983). Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series* (A. Läuchli and R. L. Bielecki, eds), Vol. 15A, pp. 422–449. Springer-Verlag, Berlin and New York.

18. Bohnsack, C. W. and Albert, L. S. (1977). Early effects of boron deficiency on indoleacetic acid oxidase levels of squash root tips. *Plant Physiol.* 59, 1047–1050.

19. Bolan, N. S., Robson, A. D. and Barrow, N. J. (1984). Increasing phosphorus supply can increase the infection of plant roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 16, 419–420.

20. Bougher, N. L., Grove, T. S. and Malajczuk, N. (1990). Growth and phosphorus acquisition of karri (*Eucalyptus diversicolor* F. Muell.) seedlings inoculated with ectomycorrhizal fungi in relation to phosphorus supply. *New Phytol.* 114, 77–85.

21. Brown, P. H., Graham, R. D. and Nicholas, D. J. D. (1984). The effects of manganese and nitrate supply on the level of phenolics and lignin in young wheat plants. *Plant Soil* 81, 437–440.

22. Brown, M. S., Thamsurakul, S. and Bethenfalvay, G. J. (1988). The Glycine-Glomus-Bradyrhizobium symbiosis. IX. Phosphorus-use efficiency of CO₂ and N₂ fixation in mycorrhizal soybean. *Physiol. Plant.* 74, 159–163.

23. Brown P.H., Bellaloui N., Hu H.N. and A. Dandekar, 1999. Transgenically enhanced sorbitol synthesis facilitates phloem boron

transport and increases tolerance of tobacco to boron deficiency. *Plant Physiology* 119:17-20.

24. Burnell, J. N. (1986). Purification and properties of phosphoenolpyruvate carboxykinase from C4 plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 577-587.

25. Cakmak, I., Marschner, H. and Bangerth, F. (1989). Effect of zinc nutritional status on growth, protein metabolism and levels of indole-3-acetic acid and other phytohormones in bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Exp. Bot.* 40, 405-412.

26. Cakmak, I., Kurz, H. and Marschner, H. (1995). Short-term effects of boron, germanium and high light intensity on membrane permeability in boron deficient leaves of sunflower. *Physiol. Plant.* 95, 11-18.

27. Cakmak, I. and Römheld, V. (1997). Boron-deficiency induced impairments of cellular functions in plants. *Plant Soil*, 193, 71-83.

28. Cassman, K. G., Whitney, A. S. and Stockinger, K. R. (1980). Root growth and dry matter distribution of soybean as affected by phosphorus stress and nodulation nitrogen source. *Crop Sci.* 20, 239-240.

29. Clarkson, D. T., Robards, A. W., Stephens, J. E. and Stark, M. (1987). Suberin lamellae in the hypodermis of maize (*Zea mays*) roots; development and factors affecting the permeability of hypodermal layers. *Plant, Cell Environ.* 10, 83-93.

30. Cakmak, I. and Marschner, H. (1988c). Increase in membrane permeability and exudation of roots of zinc deficient plants. *J. Plant Physiol.* 132, 356-361.

31. Coleman, J. E. (1992). Zinc proteins: enzymes, storage proteins, transcription factors, and replication proteins. *Annu. Rev. Biochem.* 61, 897-946.

32. Davies, J. N., Adams, P. and Winsor, G. W. (1978). Bud development and flowering of *Chrysanthemum morifolium* in relation to some enzyme activities and to the copper, iron and manganese status. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 9, 249-264.

Dechorgnat, J., Nguyen, C. T., Armengaud, P., Jossier, M., Diatloff, J., Lecomte, S. and Daniel-Vedele, F. (2011). From the soil to the seeds, the journey of nitrate in plants. *J. Exp. Bot.* 62, 1349-1359.

34. De la Guardia, M. D. and Benlloch, M. (1980). Effects of potassium and gibberellic acid on stem growth of whole sunflower plants. *Physiol. Plant.* 49, 443–448.
35. Delhaize, E., Loneragan, J. F. and Webb, J. (1985). Development of three copper metalloenzymes in clover leaves. *Plant Physiol.* 78, 4–7.
36. Dickinson, D. B. (1978). Influence of borate and pentaerythritol concentrations on germination and tube growth of *Lilium longiflorum* pollen. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 103, 413–416.
37. Dotaniya M. L. et al. Influence of phytosiderophore on iron and zinc uptake and rhizospheric microbial activity. *African Journal of Microbiology Research*. Vol. 7(51), pp. 5781-5788, 29 December, 2013. 5781-5788.
38. Drew, M. C. and Saker, L. R. (1975). Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II. Localized compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. *J. Exp. Bot.* 26, 79–90.
39. Drew, M. C. and Saker, L. R. (1978). Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. III. Compensatory increase in growth of lateral roots, and in rates of phosphate uptake, in response to a localized supply of phosphate. *J. Exp. Bot.* 29, 435–451.
40. Djordjevic, M. A. and Weinman, J. J. (1991). Factors determining host recognition in the clover-Rhizobium symbiosis. *Austr. J. Plant Physiol.* 18, 543–557.
41. Edwards, D. G. and Asher, C. J. (1982). Tolerance of crop and pasture species to manganese toxicity. In *Proceedings of the Ninth Plant Nutrition Colloquium, Warwick, England* (A. Scaife, ed.). 145–150.
42. Epstein, E., and A.J. Bloom. 2005. Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives. 380.
43. Evans, H. J. and Barber, L. E. (1977). Biological nitrogen fixation for food and fiber production. *Science* 197, 332–339.
44. Fernandez V., Sotiropoulos T., Brown P., "Foliar Fertilization: Scientific Principles and Field Practices" International Fertilizer Industry Association (IFA) Paris, France, 2013.

45. Fredeen, A. L., Rao, I. M. and Terry, N. (1989). Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. *Plant Physiol.* 89, 225–230.
46. Graham, R. D. (1980a). The distribution of copper and soluble carbohydrates in wheat plants grown at high and low levels of copper supply.
47. Grewal, J. S. and Singh, S. N. (1980). Effect of potassium nutrition on frost damage and yield of potato plants on alluvial soils of the Punjab (India). *Plant Soil* 57, 105–110.
48. Gupta, U. C. (1979a). Boron nutrition of crops. *Adv. Agron.* 31, 273–307.
49. Gupta, A., Berkowitz, G. A. and Pier, P. A. (1989). Maintenance of photosynthesis at low leaf water potential in wheat. *Plant Physiol.* 89, 1358–1365.
50. Gurley, W. H. and Giddens, J. (1969). Factors affecting uptake, yield response, and carry over of molybdenum on soybean seed. *Agron. J.* 61, 7–9.
51. Hafner, H., Ndunguru, B. J., Bationo, A. and Marschner, H. (1992). Effect of nitrogen, phosphorus and molybdenum application on growth and symbiotic N₂-fixation of groundnut in acid sandy soil in Niger. *Fert. Res.* 31, 69–77.
52. Hale M. G., Moore L. D. and Griffin G. J. Root exudates and exudation. Chapter 5. 163–203.
53. Herridge, D. F. and Doyle, A. D. (1988). The narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.) as a nitrogen-fixing rotation crop for cereal production. II. Estimates of fixation by field-grown crops. *Aust. J. Agric.* 39, 1017–1028.
54. Hewitt, E. J. and McCready, C. C. (1956). Molybdenum as a plant nutrient. VII. The effects of different molybdenum and nitrogen supplies on yields and composition of tomato plants grown in sand culture. *J. Hort. Sci.* 31, 284–290.
55. Hocking, P. J. (1980b). The composition of phloem exudate and xylem sap from tree tobacco (*Nicotiana glauca* Groh). *Ann. Bot.* 45, 633–643.

56. Huang, B. R., Taylor, B. R. and McMichael, B. L. (1991). Effects of temperature on the development of metaxylem in primary wheat roots and its hydraulic consequence. *Ann. Bot.* 67, 163–166.
57. Humble, G. D. and Raschke, K. (1971). Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. *Plant Physiol.* 48, 447–453.
58. Johnson, A. D. and Simons, J. G. (1979). Diagnostic indices of zinc deficiency in tropical legumes. *J. Plant Nutr.* 1, 123–149.
59. Kakie, T. (1969). Phosphorus fractions in tobacco plants as affected by phosphate application. *Soil Sci. Plant Nutr. (Tokyo)* 15, 81–85.
60. Kaspar, T. C. and Bland, W. L. (1992). Soil temperature and root growth. *Soil Sci.* 154, 290–299.
61. Kitagishi, K. and Obata, H. (1986). Effects of zinc deficiency on the nitrogen metabolism of meristematic tissues of rice plants with reference to protein synthesis. *Soil Sci. Plant Nutr.* 32, 397–405.
62. Kitagishi, K., Obata, H. and Kondo, T. (1987). Effect of zinc deficiency on 80S ribosome content of meristematic tissues of rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.* 33, 423–430.
63. Klepper, B. (1987). Root growth and temperature. *Root Develop. Funct.* 103, 200–205.
64. Kothari, S. K., Marschner, H. and Römhild, V. (1991). Effect of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and rhizosphere microorganisms on manganese reduction in the rhizosphere and manganese concentrations in maize (*Zea mays* L.). *New Phytol.* 117, 649–655.
65. Lambert, D. H. and Weidensaul, T. C. (1991). Element uptake by mycorrhizal soybean from sewage-sludge-treated soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55, 393–397.
66. Li, X.-L., Marschner, H. and George, E. (1991b). Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant Soil* 136, 49–57.
67. Loneragan, J. F., Delhaize, E. and Webb, J. (1982a). Enzymic diagnosis of copper deficiency in subterranean clover. I. Relationship of ascorbate oxidase activity in leaves to plant copper status. *Aust. J. Agric. Res.* 33, 967–979.

68. Lowther, W. L. and Loneragan, J. F. (1968). Calcium and nodulation in subterranean clover. (*Trifolium subterraneum* L.). *Plant Physiol.* 43, 1362–1366.
69. Lyshede, O. B. (1982). Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. In *The Plant Cuticle* (D. F. Cutler, K. L. Alvin and C. E. Price, eds.), pp. 87–98. Academic Press, London.
70. Mackay, A. D. and Barber, S. A. (1985). Effect of soil moisture and phosphate level on root hair growth of corn roots. *Plant Soil* 86, 321–331.
71. Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Edition 1995.
72. Marschner P. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Edition 2012.
73. Marschner, H. and Richter, C. (1973). Akkumulation und Translokation von K^+ , Na^+ und Ca^{2+} bei Angebot zu einzelnen Wurzelzonen von Maiskeimpflanzen. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 135, 1–15.
74. More S.S., Shinde S.E. and M.C. Kasture. Root exudates a key factor for soil and plant: An overview. *The Pharma Innovation Journal* 2019; 8(6): 449-459.
75. Mortvedt, J. J. (1981). Nitrogen and molybdenum uptake and dry matter relationship in soybeans and forage legumes in response to applied molybdenum on acid soil. *J. Plant Nutr.* 3, 245–256.
76. Mukherji, S., Dey, B., Paul, A. K. and Sircar, S. M. (1971). Changes in phosphorus fractions and phytase activity of rice seeds during germination. *Physiol. Plant.* 25, 94–97.
77. Nitsos, R. E. and Evans, H. J. (1969). Effects of univalent cations on the activity of particulate starch synthetase. *Plant Physiol.* 44, 1260–1266.
78. O'Hara, G. W., Dilworth, M. J., Boonkerd, N. and Parkpian, P. (1988b).
- Ogawa, M., Tanaka, K. and Kasai, Z. (1979). Energy-dispersive X-ray analysis of phytin globoids in aleurone particles of developing rice grains. *Sci. Plant Nutr. (Tokyo)* 25, 437–448.
- Ohki, K. (1976). Effect of zinc nutrition on photosynthesis and carbonic anhydrase activity in cotton. *Physiol. Plant.* 38, 300–304.

81. Parker, M. B. and Harris, H. B. (1977). Yield and leaf nitrogen of nodulating soybeans as affected by nitrogen and molybdenum. *Agron. J.* 69, 551-554.
82. Peoples, T. R. and Koch, D. W. (1979). Role of potassium in carbon dioxide assimilation in *Medicago sativa* L. *Plant Physiol.* 63, 878-881.
83. Pirson, A. (1937). Ernährungs- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an *Frontalis* und *Chlorella*. *Z. Bot.* 31, 193-267.
84. Rahimi, A. (1970). Kupfermangel bei höheren Pflanzen. *Landwirtsch. Forsch., Sonderh.* 25(I), 42-47.
85. Rahimi, A. and Bussler, W. (1974). Kupfermangel bei höheren Pflanzen und sein histochemischer Nachweis. *Landwirtsch. Forsch., Sonderh.* 30(II), 101-111.
86. Randall, P. J. (1969). Changes in nitrate and nitrate reductase levels on restoration of molybdenum to molybdenum-deficient plants. *Aust. J. Agric. Res.* 20, 635-642.
87. Rascio N., La Rocca, Biological Nitrogen Fixation Encyclopedia of Ecology, 2008, Pages 412-419.
88. Rebafka, F.-P. (1993). Deficiency of phosphorus and molybdenum as major growth limiting factors of pearl millet and groundnut on an acid sandy soil in Niger, West Africa. Ph.D. Thesis University Hohenheim. ISSN 0942-0754.
89. Rebafka, F.-P., Ndunguru, B. J. and Marschner, H. (1993). Single superphosphate depresses molybdenum uptake and limits yield response to phosphorus in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) grown on an acid sandy soil in Niger, West Africa. *Fert. Res.* 34, 233-242.
90. Riley, I. T. and Dilworth, M. J. (1985). Cobalt requirement for nodule development and function in *Lupinus angustifolius* L. *New Phytol.* 100, 347-359.
91. Richards, R. L. (1991). The chemistry of dinitrogen reduction. In *Biology and Biochemistry of Nitrogen Fixation* (M. J. Dilworth and A. R. Glenn, eds.), pp. 58-75. Elsevier, Amsterdam.
92. Riley, I. T. and Dilworth, M. J. (1985). Cobalt requirement for nodule development and function in *Lupinus angustifolius* L. *New Phytol.* 100, 347-359.

68. Lowther, W. L. and Loneragan, J. F. (1968). Calcium and nodulation in subterranean clover. (*Trifolium subterraneum* L.). *Plant Physiol.* 43, 1362–1366.
69. Lyshede, O. B. (1982). Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. In *The Plant Cuticle* (D. F. Cutler, K. L. Alvin and C. E. Price, eds.), pp. 87–98. Academic Press, London.
70. Mackay, A. D. and Barber, S. A. (1985). Effect of soil moisture and phosphate level on root hair growth of corn roots. *Plant Soil* 86, 321–331.
71. Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Edition 1995.
72. Marschner P. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Edition 2012.
73. Marschner, H. and Richter, C. (1973). Akkumulation und Translokation von K^+ , Na^+ und Ca^{2+} bei Angebot zu einzelnen Wurzelzonen von Maiskeimpflanzen. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 135, 1–15.
74. More S.S., Shinde S.E. and M.C. Kasture. Root exudates a key factor for soil and plant: An overview. *The Pharma Innovation Journal* 2019; 8(6): 449-459.
75. Mortvedt, J. J. (1981). Nitrogen and molybdenum uptake and dry matter relationship in soybeans and forage legumes in response to applied molybdenum on acid soil. *J. Plant Nutr.* 3, 245–256.
76. Mukherji, S., Dey, B., Paul, A. K. and Sircar, S. M. (1971). Changes in phosphorus fractions and phytase activity of rice seeds during germination. *Physiol. Plant.* 25, 94–97.
77. Nitsos, R. E. and Evans, H. J. (1969). Effects of univalent cations on the activity of particulate starch synthetase. *Plant Physiol.* 44, 1260–1266.
78. O'Hara, G. W., Dilworth, M. J., Boonkerd, N. and Parkpian, P. (1988b).
79. Ogawa, M., Tanaka, K. and Kasai, Z. (1979). Energy-dispersive X-ray analysis of phytin globoids in aleurone particles of developing rice grains. *Soil Sci. Plant Nutr. (Tokyo)* 25, 437–448.
80. Ohki, K. (1976). Effect of zinc nutrition on photosynthesis and carbonic anhydrase activity in cotton. *Physiol. Plant.* 38, 300–304.

81. Parker, M. B. and Harris, H. B. (1977). Yield and leaf nitrogen of nodulating soybeans as affected by nitrogen and molybdenum. *Agron. J.* 69, 551–554.
82. Peoples, T. R. and Koch, D. W. (1979). Role of potassium in carbon dioxide assimilation in *Medicago sativa* L. *Plant Physiol.* 63, 878–881.
83. Pirson, A. (1937). Ernährungs- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an *Frontalis* und *Chlorella*. *Z. Bot.* 31, 193–267.
84. Rahimi, A. (1970). Kupfermangel bei höheren Pflanzen. *Landwirtsch. Forsch., Sonderh.* 25(I), 42–47.
85. Rahimi, A. and Bussler, W. (1974). Kupfermangel bei höheren Pflanzen und sein histochemischer Nachweis. *Landwirtsch. Forsch., Sonderh.* 30(II), 101–111.
86. Randall, P. J. (1969). Changes in nitrate and nitrate reductase levels on restoration of molybdenum to molybdenum-deficient plants. *Aust. J. Agric. Res.* 20, 635–642.
87. Rascio N., La Rocca, Biological Nitrogen Fixation Encyclopedia of Ecology, 2008, Pages 412-419.
88. Rebafka, F.-P. (1993). Deficiency of phosphorus and molybdenum as major growth limiting factors of pearl millet and groundnut on an acid sandy soil in Niger, West Africa. Ph.D. Thesis University Hohenheim. ISSN 0942-0754.
89. Rebafka, F.-P., Ndunguru, B. J. and Marschner, H. (1993). Single superphosphate depresses molybdenum uptake and limits yield response to phosphorus in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) grown on an acid sandy soil in Niger, West Africa. *Fert. Res.* 34, 233–242.
90. Riley, I. T. and Dilworth, M. J. (1985). Cobalt requirement for nodule development and function in *Lupinus angustifolius* L. *New Phytol.* 100, 347–359.
91. Richards, R. L. (1991). The chemistry of dinitrogen reduction. In *Biology and Biochemistry of Nitrogen Fixation* (M. J. Dilworth and A. R. Glenn, eds.), pp. 58–75. Elsevier, Amsterdam.
92. Riley, I. T. and Dilworth, M. J. (1985). Cobalt requirement for nodule development and function in *Lupinus angustifolius* L. *New Phytol.* 100, 347–359.

93. Robson, A. D. and Reuter, D. J. (1981). Diagnosis of copper deficiency and toxicity. In *Copper in Soils and Plants* (J. F. Loneragan, A. D. Robson and R. D. Graham, eds.), pp. 287–312. Academic Press, London and Orlando.
94. Santoro, L. G. and Magalhaes, A. C. N. (1983). Changes in nitrate reductase activity during development of soybean leaf. *Z. Pflanzenphysiol.* 112, 113–121.
95. Sattelmacher, B., Marschner, H. and Kuehne, R. (1990c). Effects of the temperature of the rooting zone on the growth and development of roots of potato (*Solanum tuberosum*). *Ann. Bot.* 65, 27–36.
96. Sattelmacher, B., Klotz, F. and Marschner, H. (1990a). Influence of the nitrogen level on root growth and morphology of two potato varieties differing in nitrogen acquisition. *Plant Soil* 123, 131–137.
97. Scott-Russell, R. and Goss, M. J. (1974). Physical aspects of soil fertility – the response of root to mechanical impedance. *Neth. J. Agric. Sci.* 22, 305–318.
98. Schenk, M. K. and Wehrmann, J. (1979). The influence of ammonia in nutrient solution on growth and metabolism of cucumber plants. *Plant Soil* 52, 403–414.
99. Scherer, H. W., Pacyna, S., Manthey, N. and Schulz, M. (2006). Sulphur supply to peas (*Pisum sativum* L.) influences symbiotic N₂ fixation. *Plant Soil Environ.* 52, 72–77.
100. Scherer, H. W., Pacyna, S., Spoth, K. R. and Schulz, M. (2008). Low levels of ferredoxin, ATP and leghemoglobin contribute to limited N₂ fixation of peas (*Pisum sativum* L.) and alfalfa (*Medicago sativa* L.) under S deficiency conditions. *Biol. Fert. Soils* 44, 909–916.
101. Schweiger, P. F., Robson, A. D., Barrow, N. J. and Abbott, L. K. (2007). Arbuscular mycorrhizal fungi from three genera induce two-phase plant growth responses on a high P-fixing soil. *Plant Soil* 292, 181–192.
102. Sharma, C. P. and Sharma, P. N., Bisht, S. S. and Nautiyal, B. D. (1982). Zinc deficiency induced changes in cabbage. In *Proceedings of the Ninth Plant Nutrition Colloquium, Warwick, England* (A. Scaife, ed.), pp. 601–606.

103. Shrotri, C. K., Mohanty, P., Rathore, V. C. and Tewari, M. N. (1983). Zinc deficiency limits the photosynthetic enzyme activation in *Zea mays* L. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 178, 213–217.
104. Simard, S. W., Perry, D. A., Jones, M. D., Myrold, D. D., Durall, D. M. and Molina, R. (1997). Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388, 579–582.
105. Sousa, S. F., Lopes, A. B., Fernandes, P. A. and Ramos, M. J. (2009). The zinc proteome: a tale of stability and functionality. *Dalton Transactions*. 7946–7956.
106. Steingröver, E., Oosterhuis, R. and Wieringa, F. (1982). Effect of light treatment and nutrition on nitrate accumulation in spinach (*Spinacea oleracea* L.). *Z. Pflanzenphysiol.* 107, 97–102.
107. Steve C., Richard D., David D., Richard G., Eldon H., Robert H., Don J., Ed K., John M., Kennard P., Ned V. Foliar nutrition. Copyright 1994, Midwest Laboratories, Inc., Omaha, NE. p.4-17.
108. Sundstrom, F. J., Morse, R. D. and Neal, J. L. (1982). Nodulation and nitrogen fixation of *Phaseolus vulgaris* L. grown in minesoil as affected by soil compaction and N fertilization. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 13, 231–242.U
109. Tang, C., Longnecker, N. E., Thomson, C. J., Greenway, H. and Robson, A. D. (1992b). Lupin (*Lupinus angustifolius* L.) and pea (*Pisum sativum* L.) roots differ in their sensitivity to pH above 6.0. *J. Plant Physiol.* 140, 715–719.
110. Tanner, P. D. (1982). The molybdenum requirements of maize in Zimbabwe. *Zimbabwe Agric. J.* 79, 61–64.
111. Tarafdar, J. C. and Marschner, H. (1994). Phosphatase activity in the rhizosphere of VA-mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biol. Biochem.* In press.
112. Vallee, B. L. and Falchuk, K. H. (1993). The biochemical basis of zinc physiology. *Physiol. Review* 73, 79–118.
113. Wallace, W. and Pate, J. S. (1965). Nitrate reductase in the field pea (*Pisum arvense* L.). *Ann. Bot.* 29, 655–671.
114. Werner, D. (2005). Production and biological nitrogen fixation of tropical legumes. In *Nitrogen Fixation in Agriculture, Forestry, Ecology*.

- and the Environment* (D. Werner and W. E. Newton, eds.), pp. 1–13, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
115. Wilson, D. O., Boswell, F. C., Ohki, K., Parker, M. B., Shuman, L. M. and Jellum, M. D. (1982). Changes in soybean seed oil and protein as influenced by manganese nutrition. *Crop Sci.* **22**, 948–952.
 116. Witt, H. H. and Jungk, A. (1977). Beurteilung der Molybdänversorgung von Pflanzen mit Hilfe der Mo-induzierbaren Nitratreduktaseaktivität. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **140**, 209–222.
 117. Xu, Q. F., Tsai, C. L. and Tsai, C. Y. (1992). Interaction of potassium with the form and amount of nitrogen nutrition on growth and nitrogen uptake of maize. *J. Plant Nutr.* **15**, 23–33.
 118. Yoshida, S., Navasero, S. A. and Ramirez, E. A. (1969). Effects of silica and nitrogen supply on some leaf characters of the rice plant. *Plant Soil* **31**, 48–56.
 119. Yuan, L., Loqué, D., Kojima, S., Rauch, S., Ishiyama, K., Inoue, E., Takahashi, H. and von Wirén, N. (2007). The organization of high-affinity ammonium uptake in *Arabidopsis* roots depends on the spatial arrangement and biochemical properties of AMT1-type transporters. *Plant Cell* **19**, 2636–2652.
 120. Garz, J. (1966). Menge, Verteilung und Bindungsform der Mineralstoffe (P, K, Mg und Ca) in den Leguminosensamen in Abhängigkeit von der Mineralstoffumlagerung innerhalb der Pflanze und den Ernährungsbedingungen. *Kuehn-Arch.* **80**, 137–194.
 - Hehl, G. and Mengel, K. (1972). Der Einfluss einer variierten Kalium- und Stickstoffdüngung auf den Kohlenhydratgehalt verschiedener Futterpflanzen. *Landwirtsch. Forsch. Sonderh.* **27(2)**, 117–129.
 121. Overton E. Über die osmotischen Eigenschaften der Zellen in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie. *Z. phys. Chem.*, Bd. 1897. **22**, 189.
 122. Vielemeyer, H. P., Fischer, F. and Bergmann, W. (1969). Untersuchungen über den Einfluß der Mikronährstoffe Eisen und Mangan auf den Stickstoffstoffwechsel landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. 2. Mitt.: Untersuchungen über die Wirkung des Mangans auf die

Nitratreduktion und den Gehalt an freien Aminosäuren in jungen Buschbohnenpflanzen. *Albrecht-Thaer-Arch.* 13, 393–404.

123. Ким Ден Нам, Миксотрофное питание растений. Научное обеспечение и управление агропромышленным комплексом. № 3 / 2015. 35-41 с.

124. Ларикова Ю.С., Волобуева О.Г. Современные представления об эколого-физиологической роли корневых экссудатов растений. Научно – производственный журнал «Зернобобовые и крупяные культуры» №4 (40) 2021 г. С. 93-102.

125. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. — 323-326 с.

126. Минеев В.Г., Агрохимия, Учебник. 2017. 163-176 с.

127. Минеев В.Г., Агрохимия, Учебник. 2004. 153-256 с.

128. Ю.С. Ларикова, О.Г. Волобуева. Современные представления об эколого-физиологической роли корневых экссудатов растений. Зернобобовые и крупяные культуры № 4 (40), 2021 г. С-93-101.

129. Шеуджен А. Х. Агрохимия. Часть 4. Краснодар – 2016. 208-236 с.

130. Шулов И.С. Исследования в области физиологии питания высших растений при помощи методов изолированного питания в стерильных культурах. М., 1913.

131. www.activestudy.info

132. www.agronom.co.ua

133. www.agromage.com

134. www.eagri.org

135. www.en.wikipedia.org

136. www.yara.co.uk

137. www.apps.lucidcentral.org

138. www.quora.com

139. www.ru.wikipedia.org

140. www.extension.umn.edu

141. www.yara.com

142. www.balchem.com

143. www.addictedgardener.com

144. www.edis.ifas.ufl.edu
145. www.commonswikimedia.org
146. www.heritagefs.com
147. www.cropwatch.unl.edu
148. www.edis.ifas.ufl.edu
149. www.balchem.com
150. www.dpi.nsw.gov.au
151. www.yaracanada.ca
152. www.roboguru.ruangguru.com

MUNDARIJA

KIRISH.....	6
1. O'simliklarning kimyoviy tarkibi.....	8
1.1 O'simliklarning mineral kimyoviy tarkibi.....	8
1.2 O'simliklarning organik kimyoviy tarkibi.....	15
2. O'simliklarning oziqlanish turlari.....	30
3 O'simliklarning havodan oziqlanishi (fotosintez).....	40
3.1. Fotosintez haqida tushuncha va o'rganilish tarixi.....	40
3.2. Bargning anatomik tuzilishi.....	44
3.3. Fotosintez reaksiyalari.....	49
3.4. Fotosintezga turli omillarning ta'siri.....	53
3.5. Qishloq xo'jaligida fotosintezdan samarali foydalanish...	58
4. O'simliklarning ildizdan oziqlanishi.....	60
4.1. Ildizning anatomik, morfologik tuzilishi va vazifalari....	60
4.2. Ildiz uzunligi, hajmi, shimish yuzasi va zichligi.....	64
4.3. Ildiz rivojlanishi va faoliyatiga turli omillarining ta'siri.....	68
4.4. Oziq moddalarning ildiz o'qi bo'ylab so'rilishi.....	81
4.5. Ildizda organik moddalar sintezi.....	84
4.6. Ildiz ajratmalari (ekssudanti).....	86
5. Ildizdan tashqari mineral oziqlanish.....	90
5.1. Barg tashqi qavatining tuzilishi.....	90
5.2. Gazlarning so'rilishi.....	95
5.3. Oziq moddalarning so'rilish mexanizmi.....	96
5.4. Oziq moddalarni so'rilishiga ta'sir etuvchi omillar.....	98
5.5. So'rilgan oziq moddalarning transporti.....	109
6. Bakteriyatrof oziqlanish.....	117
6.1. Tuganak bakteriyalarning ildizga kirish mexanizmi.....	121
6.2. Azot fiksatsiyasining ximizimi va energetikasi.....	123
6.3. Turli omillarning azot fiksatsiyasiga ta'siri.....	128
6.4. Qishloq xo'jaligida azot fiksatsiyasining ahamiyati.....	136
6.5. Dukkakli bo'lmagan o'simliklarda azot fiksatsiyasi.....	138
7. Mikotrof oziqlanish.....	139
7.1. Mikoriza turlari.....	140
7.2. Mikoriza zamburug'larining fotosintez mahsulotlariga talabi.....	142
7.3. O'simliklar oziqlanishida mikorizaning roli.....	143

8. Oziq moddalarning yutilishi.....	152
8.1. Oziq moddalarning passiv yutilishi.....	153
8.2. Oziq moddalarning aktiv yutilishi.....	159
9 Oziq moddalarning yaqin va uzoq masofaga tashilishi.....	163
9.1. Hujayra ichidagi transport.....	164
9.2. Yaqin masofali transport (radial transport).....	164
9.3. Uzoq masofali transport.....	168
9.3.1. Ksilema transporti.....	168
9.3.2. Floema transporti.....	177
10.Turli omillarining o'simliklar oziqlanishiga ta'siri.....	185
11.O'simliklarning azot, fosfor va kaliy bilan bilan oziqlanishi.....	200
11.1. O'simliklarning azot bilan oziqlanishi.....	200
11.1.1. O'simliklar metabolizmida azotning ahamiyati.....	200
11.1.2. Azot manbalarining o'simliklar tomonidan o'zlashtirilishi va transporti.....	200
11.1.3. Azot assimilyatsiyasi.....	208
11.1.4. Oqsil biosintezi va azot.....	218
11.1.5. Past molekulyar og'irlikdagi azotli organik birikmalarning roli.....	221
11.1.6. Azot tanqisligi va toksikligi.....	221
11.2. O'simliklarning fosfor bilan oziqlanishi.....	224
11.2.1 O'simliklar metabolizmida fosforning ahamiyati.....	224
11.2.2. Fosfor tanqisligi va toksikligi.....	231
11.3. O'simliklarning kaliy bilan oziqlanishi.....	232
11.3.1. O'simliklar metabolizmida kaliyning ahamiyati.....	232
11.3.2. Hujayra o'sishi va barg og'izchalarning harakatida kaliyning roli.....	237
11.3.3. Floema transportida kaliyning o'rni.....	240
11.3.4. Kation-anion balansi va stressga chidamlilikda kaliyning ahamiyati.....	241
12. O'simliklarning mikroelementlar bilan oziqlanish.....	244
12.1 O'simliklarning marganes bilan oziqlanishi.....	244
12.2 O'simliklarning rux bilan oziqlanishi.....	252
12.3. O'simliklarning molibden bilan oziqlanishi.....	265
Foydalanilgan adabiyotlar ro'yxati.....	278

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	6
1 Химический состав растений.....	8
1.1 Минеральный химический состав растений.....	8
1.2 Органический химический состав растений.....	15
2 Виды питания растений.....	30
3 Воздушное питание растений (фотосинтез).....	40
3.1. История понимания и изучения фотосинтеза.....	40
3.2. Анатомическое строение листа.....	44
3.3. Фотосинтетические реакции.....	49
3.4. Влияние различных факторов на фотосинтез.....	53
3.5. Эффективное использование фотосинтеза в сельском хозяйстве.....	58
4 Корневое питание растений.....	60
4.1. Анатомическое, морфологическое строение и функции корня.....	60
4.2. Длина, размер, поверхность и плотность корня.....	64
4.3. Влияние различных факторов на развитие и деятельность корней.....	68
4.4. Всасывание питательных веществ вдоль оси корня....	81
4.5. Синтез органических веществ в корне.....	84
4.6. Корневые выделения (экссудаты).....	86
5 Внекорневое минеральное питание.....	90
5.1. Строение наружного слоя листа.....	90
5.2. Поглощение газов.....	95
5.3. Механизм поглощения питательных веществ.....	96
5.4. Факторы, влияющие на усвоение питательных веществ.....	98
5.5. Транспорт всасываемых питательных веществ.....	109
6. Бактериотрофное питание.....	117
6.1. Механизм проникновения грибовых бактерий в корень.....	121
6.2. Химизм и энергетика азотфиксации.....	123
6.3. Влияние различных факторов на азотфиксацию.....	128

6.4.	Значение фиксации азота в сельском хозяйстве.....	136
6.5.	Азотфиксация у небобовых растений.....	138
7.	Микотрофное питание	139
7.1.	Виды микоризы.....	140
7.2.	Потребность микоризных грибов в продуктах фотосинтеза.....	142
7.3.	Роль микоризы в питании растений.....	143
8.	Всасывание питательных веществ	152
8.1.	Пассивное поглощение питательных веществ.....	153
8.2.	Активное поглощение питательных веществ.....	159
9	Транспорт питательных веществ на ближние и дальние расстояния	163
9.1.	Внутриклеточный транспорт.....	164
9.2.	Ближний транспорт (радиальный транспорт).....	164
9.3.	Дальний транспорт.....	168
9.3.1.	Ксилемный транспорт.....	168
9.3.2.	Флоэмный транспорт.....	177
10.	Влияние различных факторов на питание растений	185
11.	Питание растений азотом, фосфором и калием	200
11.1.	Азотное питание растений.....	200
11.1.1.	Значение азота в обмене веществ растений.....	200
11.1.2.	Поглощение растениями источников азота и их транспорт.....	200
11.1.3.	Ассимиляция азота.....	208
11.1.4.	Биосинтез белка и азот.....	218
11.1.5.	Роль низкомолекулярных азотистых органических соединений.....	221
11.1.6.	Дефицит азота и его токсичность.....	221
11.2.	Питание растений фосфором.....	224
11.2.1	Значение фосфора в обмене веществ растений....	224
11.2.2.	Дефицит и токсичность фосфора.....	231
11.3.	Питание растений калием.....	232
11.3.1.	Значение калия в обмене веществ растений.....	232

11.3.2.	Роль калия в росте клеток и движении устьиц листьев.....	237
11.3.3.	Роль калия в транспорте по флоэме.....	240
11.3.4.	Роль калия в катионно-анионном балансе и стрессоустойчивости.....	241
12.	Питание растений микроэлементами.....	244
12.1.	Питание растений марганцем.....	244
12.2.	Питание растений цинком.....	252
12.3.	Питание растений молибденом.....	265
	Литературы.....	278

CONTENT

INTRODUCTION.....	6
1 Chemical composition of plants.....	8
1.1 Mineral chemical composition of plants.....	8
1.2 Organic chemical composition of plants.....	15
2 Types of plant nutrition.....	30
3 Plant nutrition from the air (photosynthesis).....	40
3.1. Concept and history of photosynthesis.....	40
3.2. Anatomical structure of the leaf.....	44
3.3. Photosynthesis reactions.....	49
3.4. Influence of various factors on photosynthesis	53
3.5. Effective use of photosynthesis in agriculture.....	58
4 Root nutrition of plants.....	60
4.1. Anatomical and morphological structure and functions of the root.....	60
4.2. Root length, volume, absorption area, and density	64
4.3. Influence of various factors on root development and activity.....	68
4.4. Absorption of nutrients along the root axis.....	81
4.5. Synthesis of organic substances in the root.....	84
4.6. Root exudates (exudates).....	86
5 Foliar mineral nutrition.....	90
5.1. Structure of the external layer of the leaf.....	90
5.2. Absorption of gases.....	95
5.3. Mechanism of nutrient absorption.....	96
5.4. Factors influence the absorption of nutrients by the leaf..	98
5.5. Transport of absorbed nutrients.....	109
6. Bacteriotrophic nutrition.....	117
6.1. Mechanism of entry of nodule bacteria into the root.....	121
6.2. Chemistry and energetics of nitrogen fixation.....	123
6.3. Influence of various factors on nitrogen fixation.....	128
6.4. Importance of nitrogen fixation in agriculture.....	136
6.5. Nitrogen fixation in non-leguminous plants.....	138

7. Mycotrophic nutrition.....	139
7.1. Types of mycorrhiza.....	140
7.2. Demand of mycorrhizal fungi for photosynthesis products.....	142
7.3. Role of mycorrhiza in plant nutrition.....	143
8. Absorption of nutrients.....	152
8.1. Passive absorption of nutrients.....	153
8.2. Active absorption of nutrients.....	159
9. Transportation of nutrients over short and long distances.....	163
9.1. Intracellular transport.....	164
9.2. Short-distance transport (radial transport).....	164
9.3. Long-distance transportation.....	168
9.3.1. Xylem transport.....	168
9.3.2. Phloem transport.....	177
10. Influence of external environmental factors on plant nutrition.....	185
11. Nutrition of plants with nitrogen, phosphorus, and potassium.....	200
11.1. Nutrition of plants with nitrogen.....	200
11.1.1. Importance of nitrogen in plant metabolism.....	200
11.1.2. Assimilation and transportation of nitrogen sources by plants.....	200
11.1.3. Nitrogen assimilation.....	208
11.1.4. Protein biosynthesis and nitrogen.....	218
11.1.5. Role of low molecular weight organic nitrogen compounds.....	221
11.1.6. Nitrogen deficiency and toxicity.....	221
11.2. Nutrition of plants with phosphorus.....	224
11.2.1. Importance of phosphorus in plant metabolism....	224
11.2.2. Phosphorus deficiency and toxicity.....	231
11.3. Nutrition of plants with potassium.....	232
11.3.1. Importance of potassium in plant metabolism.....	232

11.3.2.	Role of potassium in cell growth and stomatal movement.....	237
11.3.3.	Role of potassium in phloem transport.....	240
11.3.4.	Importance of potassium in cation-anion balance and stress resistance.....	241
12.	Nutrition of plants with microelements.....	244
12.1	Nutrition of plants with manganese.....	244
12.2	Nutrition of plants with zinc.....	252
12.3.	Nutrition of plants with molybdenum.....	265
	References.....	278

O'QUV ADABIYOTINING NASHR RUXSATNOMASI

O'zbekiston Respublikasi Oliy ta'lim, fan va
innovatsiyalar vazirligining 20 24 yil " 27 " Dekabr
dagi "485"-sonli buyrug'iga asosan

ILKORIKOV, F.Z. IMOMOV, K. A. TURDIYEV

tasvirlash fanlari, umumiy bilim

Agrokimyo va agrotexnologiya

va boshqa fanlar

ning

talabalari (o'quvchilari) uchun tavsiya etilgan

O'simliklar oziqlantirish asoslari

va qishqiradigan o'simliklar oziqlantirish asoslari

ga

O'zbekiston Respublikasi Vazirlar Mahkamasi
tomonidan litsenziya berilgan nashriyotlarda nashr
etishga ruxsat berildi.

Vazir



K. Sharipov

№ 766870

**Ortikov Tulkin Kuchkarovich
Imamov Foziljon Zokirjonovich
Turdiyev Botir Azamat o'g'li**

O'SIMLIKLAR OZIQLANISHI ASOSLARI

(O'quv qo'llanma)

Bosishga ruxsat etildi: 26.02.2025 yil
Bichimi 60x84 ^{1/16}. «Times New Roman»
garniturada raqamli bosma usulda chop etildi.
Shartli bosma tabog'i 18,7. Adadi 100. Buyurtma № 57-02
Tel: (99) 817 44 54

Guvohnoma reestri № 219951

“PUBLISHING HIGH FUTURE” OK bosmaxonasida chop etildi.
Toshkent shahri, Uchtepa t-n. Ali Qushchi 2 A