

ЎЗБЕКИСТОН РЕСПУБЛИКАСИ ОЛИЙ ВА ЎРТА МАХСУС ТАЪЛИМ
ВАЗИРЛИГИ

МИРЗО УЛУҒБЕК НОМИДАГИ
ЎЗБЕКИСТОН МИЛЛИЙ УНИВЕРСИТЕТИ

Қўлёзма ҳуқуқида:

УДК .581.1:58.03

Бабоева Севара Саидмуротовна

**ЎСИМЛИКЛАР МЕТАБОЛИЗМИДА ТАШҚИ ФАКТОРЛАР
ТАЪСИРИНИНГ БИОФИЗИКАВИЙ ЖИҲАТЛАРИ**

5A420108 – Биофизика

магистр

академик даражасини олиш учун ёзилган

ДИССЕРТАЦИЯ

Илмий раҳбар:

б.ф.н. Раджабова Г.Ғ.

Тошкент-2013

МУНДАРИЖА

КИРИШ.....	4
I – БОБ. АДАБИЁТЛАР ШАРҲИ	
1.1. Ўсимликларнинг сув танқислиги ва қурғоқчиликка чидамлилиги	10
1.2. Ўсимликнинг қурғоқчиликка мослашиш механизми.....	13
1.3. Стрессорларнинг кимёвий табиати ва ўсимликнинг жавоб реакцияси. Осмотик стресс. Шўрга чидамлилиқ.....	19
1.4. Биологик жараёнларни бошқарувчи система.....	25
1.5. ПЧ ЭММ тирик организмга таъсир этиш механизми.....	30
1.6. Ташқи муҳитнинг абиотик факторларига чидамлилиқни ўрганишга протеомиканинг татбиқи.....	33
II – БОБ. ТАДҚИҚОТ МАТЕРИАЛЛАРИ ВА УСУЛЛАРИ	
2.1. Тадқиқот объектлари	36
2.2. Уруғларни электромагнит майдонда ишлов бериш.....	37
2.3. Қурғоқчилик ва шўрхокликка чидамлилигини аниқлаш усуллари.....	38
2.4. Статистик таҳлил.....	38
2.5. Гамма–глиадин оксилларининг таҳлилида фойдаланилган биоинфор- мацион методлар.....	39
III – БОБ. ТАДҚИҚОТ НАТИЖАЛАРИ ВА УЛАРНИНГ ТАҲЛИЛИ	
3.1. Юмшоқ буғдой навларида шўрхокликка чидамлилиқ бўйича скрининг ўтказиш.....	40
3.2. Буғдойнинг айрим навларида қурғоқчиликка чидамлилиқнинг физиолик- -биокимёвий асослари	
3.3. Турли даражада шўрланиш ва қурғоқчиликнинг илдиз узунлигига таъсири	
Олинган натижаларнинг муҳокамаси.....	
ХУЛОСАЛАР.....	
ФОЙДАЛАНИЛГАН АДАБИЁТЛАР РЎЙХАТИ.....	
ИЛОВАЛАР.....	

Қысқартмалар рўйхати

АБК – абсциз кислота

АТФ – аденозинтрифосфат

ГБ – гибберелин

ГММ – геомагнит майдон

ИУК – индолилуксус кислота

мРНК – матрица рибонуклеинкислота

НАДФ – никотинадениндинуклеотид фосфат

ПМГ – паст молекулали глютен

ПОЛ- перекис оксидланган липидлар

ПФЙ - ПФЦ- пентозофосфат йўл

ПЧ – паст частота

ФЕП-фосфоенолпировиноград кислота

цАМФ – циклик аденозинмонофосфат

ЭММ – электромагнит майдон

ЭПТ – эндоплазматик тўр

ЭТЗ – электротранспорт занжир

G-оқсил – ГТФ га боғлиқ бўлган оқсил

LEA –late embryogenesis abundant – кечки эмбриогенез оқсили

МАРК – mitogen – activated protein-kinase – митоген активлайдиган киназа оқсили

Кириш

Мавзунинг долзарблиги. Бугунги кунга келиб, антропоген таъсири натижасида Ердаги экологик ҳолат жиддий ёмонлашиб бормоқда: ҳавонинг ифлосланиши, радиация даражасининг кўпайиши, суғориш қоидаларига амал қилинмаганлиги сабабли тупроқнинг шўрланиши, хусусан Орол можароси натижасидан глобал экологик муаммо юзага келган. [Солдатов Р.С., 2010]. Марказий Осиёда охириги бир неча ўн йилликлар давомида кузатилиб келинаётган, юқори тезликдаги глобал иссиқлик асосий хавотирга солмоқда. Ўзбекистонда қишлоқ хўжалик майдонларида кенгайиб бораётган қурғоқчилик муносабати билан иқтисодиёт бирмунча нозиклашиб бормоқда. Қурғоқчилик Ўзбекистонда озиқ-овқат хавфсизлигига реал хавф солаётганини кўрсатмоқда. [www.12news.uz/]. Орол денгизининг қуриб қолган майдони бугунги кунга келиб, 2,6 млн.га дан ортди. Орол денгизи атрофларидан қум ва тузларни шамол орқали тарқалиши салбий фактор сифатида таъсир қилиб келмоқда [Алиханов Б.Б. , Франк Л.Г 2010].

Маълумки, Ўзбекистон иқтисодиёти 1991 йилгача асосан пахта ишлаб чиқаришга йўналтирилган эди, буғдой эса Самарқанд, Жиззах, Қашқадарё, Тошкент ва Сурхандарё вилоятларининг лалми ерларида етиштирилган. Илмий тадқиқот ишлари ҳам ана шу лалми минтақаларда буғдой етиштириш, унинг селекцияси ва уруғчилиги муаммолари негизда ташкил қилинган эди.

Мустақилликнинг дастлабки йилларидан бошлаб Ўзбекистонда буғдой етиштириш соҳасида миқдор жиҳатдангина эмас, сифат жиҳатдан ҳам юксалишларга эришилди; бозор иқтисодиётига ўтилиши муносабати билан жорий этилган иқтисодий йўналишлар, аграр фанининг ривожланиши, қишлоқ хўжалигининг истиқболли тармоқларида янги технологияларни қўллаш мамлакатимизда дончиликнинг кенг кўламда ривожланишига олиб келди.

Жаҳон бўйича йилига 226,5 млн. гектар майдонга буғдой экилиб, дон ҳосилдорлиги ўртача 26 центнерни, ялпи ҳосил эса 586.9 млн. тоннани таш-

кил этмоқда. Энг кўп буғдой етиштирувчи мамлакат – Хитойда дон ҳосилдорлиги 38 центнерни ташкил этиб, ялпи ҳосил 112 млн. тонна, АҚШда ўртача дон ҳосилдорлиги 25 центнер бўлиб, ялпи ҳосил 63 млн. тонна, Ҳиндистонда ўртача дон ҳосилдорлиги 26 центнер, ялпи ҳосил эса 65,7 млн. тоннага етади. Халқаро ташкилотларнинг маълумотларига кўра, жаҳон мамлакатларида истеъмолга мўлжалланган буғдой донига бўлган талаб йилига 1,6-1,8 фоизга ортмоқда [Омонов А. ва бошқ. 2004].

Қишлоқ хўжалигида, хусусан ғаллачилик ва пахтачиликда долзарб масалаларидан бири бўлиб, турли ташқи зарарли факторларга: абиотик (қурғоқчилик, шўрхоқлик, ҳароратнинг ортиши ва пасайиб кетиши) ва биотик (зараркунанда ҳашаротлар, касаллик тарқатувчилар) чидамлилигини ошириш ҳисобланади. Бу масалаларни қишлоқ хўжалигида турли хил кимёвий моддалар билан, турли хил агротехник усуллардан фойдаланиб ишлов бериш билан амалга оширилади. Бундай усуллар кўшимча меҳнат ва маблағ сарф этишни талаб қилади.

Булардан ташқари яна бир усул мавжуд бўлиб, ўсимликни зарарли ташқи факторларига чидамлилигини ошириш учун, қисқа муддатли стресс таъсир этувчи, хусусан, ўсимликни стрессга чиниктириш ёрдами билан амалга оширилади. Бу усул атроф муҳитнинг зарарли факторларига ўсимликнинг мосланишининг охирги имконияти унинг генотиби билан белгиланишига асосланган. Турли зарарли факторларга ўсимликнинг чидамлилигини фаоллаштириш учун турли экишдан олдинги уруғларни чиниктириш усуллари ишлаб чиқилган ва қўлланилиб келмоқда. Кузатувлар шуни кўрсатганки, битта зарарли факторга нисбатан чидамлилигини оширилганда ўсимлик бошқа факторларга нисбатан ҳам чидамлилигига ошади. Масалан, уруғларни шўрга чиниктирилганда, у қурғоқчиликга ҳам, зараркунандаларга ҳам чиниқиши аниқланган. Турли табиатга мансуб бўлган стрессловчи факторларда ўсимлик ҳужайрасида бир хил носпецифик реакциялар занжири ишга туширилиши билан боғлиқ. Бунда мембрана деполяризацияси ва

хужайра ички кальций концентрацияси ортиши билан бошланиб, Хужайрада: осмолитлар, иссиқлик стресс оксиллари, ҳашарот ва микроорганизмлар учун захарли бўлган фитоалексинлар ва бошқаларни концентрацияси ортиши билан тугайди.

Мавзунинг ўрганилганлик даражаси. Қишлоқ хўжалик экинларидан юқори ҳосил олишнинг ва атроф муҳитнинг стресс факторларидан ҳимоя қилишнинг захираларидан бири, бу экилаётган уруғнинг сифатини кўтариш ҳисобланади. Дунёнинг барча давлатларида ҳосилдорликни кўтариш, ўсимликларни зараркунанда ва касалликлардан ҳимоя қилиш, экинларни ташқи муҳитнинг ноқулай факторларига чидамлилигини оширишнинг ноанъанавий усуллари қидириш ишлари кетмоқда [Симонова, 2001; Таранов, Федорищенко, 2001]. Шу муносабат билан уруғни физик ишлов бериш ва нав хусусиятларини электрофизик усуллар билан баҳолаш катта қизиқишга эга. Хозирги вақтда уруғнинг ўсиш энергиясини ва унувчан-лигини ошириш учун 40 дан ортиқ физик усуллар қўлланилмоқда. Кўпгина олимларнинг [Шахов, 1975; Савельев, 1981; Басов, Каменир, Фаин, 1981; Батыгин, Потапова, 1983; Трифонова, 1995; Бородин, Щербаков 1998; Стародубцева, 2000, 2001; Фомичев, Андреев, Чефонов, Ерешко 2001] диққатини катта маблағ сарфлашни талаб қилмайдиган, замонавий агротехник усулларга мос келадиган, хизмат кўрсатадиган ходимларга ва уруғлик материалларга зиён етказмайдиган, сезиларли ижобий натижалар бераётган электромагнит йўл билан ишлов бериш жалб қилмоқда. Бир неча тадқиқотчиларнинг олган маълумотларини солиштирганда, уруғни экишдан олдин физик факторлар билан оптимал дозаларда ишлов бериш уруғларнинг сифатини оширади, ўсимликларни онтогенезининг энг эрта фазаларида фаоллигини кучайтиради, экиш ва униб чиқиш орасидаги муддатни қисқартиради. Шу билан бир қаторда маҳсулотнинг сифатини яхшилайти, шакар, крахмал, ёғ миқдорини оширади [Блонская, Окулова, 1982; Мартемьянов, Венниченко, Донченко, 1990; Стародубцева, Белоусов, 2001].

Уруғларни экишдан олдин электромагнит майдонида ишлов бериш донли экинлар уруғини экишга тайёрлашда саноат даражасига кўтарилиб, тадқиқотларни кўрсатишича қуёш ва иссиқ ҳаво билан қуритишдан икки баробар самаралироқ. Уруғларни оптимал дозада нурлантириш ўсимликнинг умумий ҳолатини яхшилаб ҳосилдорликни оширишга ёрдам беради. Ўсаётган уруғда ва ўсимликда биокимёвий жараёнлар тезлигини регуляция қилишни ферментлар, ўсиш моддалари ва витаминлар бажаради. Кам миқдордаги бу моддалар ўсиш тезлигига таъсир этади. Шунинг учун ҳам уруғдаги электромагнит майдонидаги энергияни ютиш билан боғлиқ бўлган унча катта бўлмаган кимёвий ва биокимёвий ўзгаришлар ўсимликнинг ўсишига ва маҳсулдорлигига сезиларли таъсир этиши мумкин [Маркин 2012].

Тадқиқот ишнинг мақсади: ўсимлик ташқи факторлардан шўрхоқлик ва қурғоқчилик шароитларида электромагнит майдоннинг ўсимлик метаболизмига таъсирини ўрганиш.

Тадқиқот ишнинг вазифалари:

1. Кузги буғдой навларини қурғоқчилик ва шўрхоқликга чидамлилиқ даражасини уруғини униб чиқишида баҳолаш;
2. Кузги юмшоқ буғдой нав намуналарига шўрхоқлик ва қурғоқчилик стресс факторлари таъсирини юмшатишда электромагнит майдонининг метаболизмга таъсирини ўрганиш;
3. Олинган натижаларни статистик таҳлилини тузиш.

Тадқиқот объекти ва предмети: Тадқиқот объекти сифатида кузги юмшоқ буғдойнинг Давлат нав синаш комиссиясида синовдан ўтаётган янги буғдой навлари ва қаттиқ буғдойнинг Ўзбекистонда туманлашган Мелянопус нави олинди. Илмий ишнинг предмети сифатида ташқи муҳитнинг стресс факторларига магнит майдонининг таъсирини ўрганиш олинди.

Тадқиқот усуллари. Сахароза ёрдамида қурғоқчиликга чидамлилигини аниқлаш ва NaCl нинг турли концентрациялари ёрдамида шўрхоқликга

чидамлиликини аниқлаш усуллари, математик статистика формулалари ва математик моделлаштириш усуллари.

Илмий янгилиги. Қишлоқ хўжалик экинлари, хусусан буғдойнинг шўрхоклик ва қурғоқчилик каби факторларга чидамлилигини ошириш мақсадида паст частоталик электромагнит майдонини таъсир эттириш ишнинг илмий янгилигини белгилайди.

Илмий ва амалий аҳамияти. Бажарилган ишнинг илмий аҳамияти шундаки, бугунги кунда энг долзарб бўлиб турган муаммолардан бири ташқи муҳитнинг стресс факторларини ўсимлик метаболизмига таъсир кучини камайтиришда уруғларни паст частотали магнит майдонида ишлов бериш усулини таклиф этилиши бўлса, унинг амалий аҳамияти республиканинг ўрта ва кучли шўрланган майдонларига буғдой навларини танлашда ҳар бир навнинг физиологик потенциалини эътиборга олиб танлаш ва уларнинг шўрланган майдонларда экишда ушбу усул билан унвчанлигини 20 фоизгача кўпайтириш имкониятини беради.

Илмий ишнинг апробацияси ва чоп этилиши: Илмий ишнинг натижалари Ўзбекистон республикаси Фанлар Академиясининг Генетика ва ўсимликлар экспериментал биологияси институтининг ёш илмий ходимлар кенгашида, “Ўзбекистонда ғаллачиликнинг яратилган илмий асослари ва уни ривожлантириш истиқболлари” мавзусидаги халқаро илмий–амалий конференциясида маъруза қилинган. Олинган натижалар бўйича 2 та илмий мақола конференция илмий мақолар тўпламида ва 1 та мақола Миллий университет хабарномасида чоп этилган

Диплом ишининг тузилиши ва ҳажми: илмий иш _____ бетдан иборат бўлиб, кириш, адабиётлар шарҳи, материал услублар, олинган натижалар ва уларнинг таҳлили, хулосалар ва ____ фойдаланилган адабиётлар шулардан ____ таси чет эл адабиётлари рўйхатидан иборат. Илмий ишда ____ жадвал, ____ та график ва ____ расмлар киритилган.

1. БОБ. Адабиётлар шарҳи

Кўпчилик тирик организмлар турли шароитларда яшаб қолишади. Ўсимликларга хос бўлган хусусиятлардан бири бу унинг ҳаракатсизлиги бўлиб, бу унинг стресс ҳолатидан чиқиб олиш имкониятини чегаралайди [Kamal. A.N.M. *et al.*, 2010]. Фитофизиологияда “стресс” термини иккита ҳар хил маънода фойдаланилади. Биринчи ҳолатда, стресс ўзида миқдорий томондан кўрсатганида “стресс” “таъсирланиш” сўзига синоним ҳолида (стрессли таъсирланиш, стрессли фактор, стрессли юкламалар, индуцирланган стресс ва ҳ.к.) бўлади. Бошқа ҳолатда, сув, туз ёки кислотали стресс ҳақида гапирилганда эса, стресс деб, специфик ва неспецифик ўзгаришларга бутун бир комплекс жавоб тушунилади [Растение и стресс. 2008].

1.1. Ўсимликларнинг сув танқислиги ва қурғоқчиликка чидамлилиги

П.А.Генкель қурғоқчилик деганда – атмосферанинг юқори босими ва ҳароратнинг юқори ҳамда ҳаво намлигининг паст бўлиши ўзаро боғланган ҳолда келиши натижасидан, нонормал қуруқ, ёмғирсиз давр давомийлигини тушунган.[Устименко А.С.,1975].

Ўсимликларнинг қурғоқчиликка чидамлиги жуда мураккаб жараён, қурғоқчилик тушунчаси сигнал фактор сифатида қаралади ва ҳарорат таъсири, ҳамда тупроқ намлик миқдори билан мос келиши вақтга боғлиқ бўлади. Шунинг учун ўсимликнинг қурғоқчиликдаги реакцияси турлича бўлиши мумкин [Дроздов, О.А.,1986].

Ўсимликка намлик етишмаганида моддалар алмашинуви сезиларли даражада ўзгаради. Ҳужайрада эркин сув таркиби камаяди, цитозол ва ҳужайра шарбати концентрацияси ошади. Оксиллар ва бошқа полимерларнинг гидратли қобиғи чўкади ёки сарфланиб кетади. Оксиллар гидрат қобиғини

йўқотганидан кейин, учламчи ва тўртламчи структурасини бузилишига олиб келади, натижада денатурация юзага келади. Ферментларнинг активлиги пасайиб, фаолсизланиш юзага келади [Guóth A. et al. 2008].

Мембрана ўтказувчанлиги рўй беради. Мембрана деградациясида кўшқават структураси бузилиб, сезиларли даражада конформацион ўзгарувчанлик юзага келади (гелли фаза юзага келиши). Мембрананинг липид компонентлар таркибидаги тўйинмаган ёғ кислоталари (линолейли, линоленали) миқдори камайиши–денатурацияни фаолсизланишини кўрсатади, бу эса мембрананинг сифат таркибини ўзгартиради. Натижада, хлоропласт, митохондрия, ЭПТ учун белгиланган тўйинмаганлик индекси пасайиб кетади. Плазмалемманинг ўтказувчанлиги ортиши кальцийни йўқотишига сабаб бўлади, бу эса сув ўтказувчанликни оширади. Сув транспортини ўзгариши билан бир вақтда, сув транспортини бошқарувчи система мессенджери сифатида қатнашувчи цАМФ ва Ca^{2+} -га боғлиқ протеинкиназа активлиги ўзгаради. Хужайрада сувни ушлаб туриш учун, маълум бир миқдордаги Ca^{2+} иштирокидаги тахмин билан цАМФ-га боғлиқ бўлган мембрана оксиллари керак бўлади [Иванова, 1997, 2001].

Турли органик моддаларнинг гидролизи–уларнинг синтезланиши устидан устунлик қилиш билан бошланади. Протеолиз натижасида кичик молекулали оксиллар тўпланиши юз беради, полисахаридлар гидролизи кучаяди ва эриган углеводлар концентрацияси ошади. Бир томондан, бу осмотик фаол моддалар ва уларнинг таркиби ортиши билан вакуоляр хужайра шарбатини концентрацияси ошади ва осмотик босим ортади, демак, кўп сув киради. Бошқа томондан, хужайра таркиби ўзгаради, ферментларнинг инактивацияси ва синтези енгадиган ионларнинг сезиларли қисми хужайрадан чиқиб кетади. Гидролитик жараёнлар биринчи навбатда, пастки қаватдаги қари баргларда фаолланади. Юқоридагига нисбатан ёш барглардаги гидролиз маҳсулотларининг интенсив оқими ва уларнинг моддалар алмашинувидаги

иштироки ўсимликларга озиқ субстратида кўпроқ тежаб тарқалишини таъминлайди, барглار тўкилиши эса транспирлайдиган юзани қисқартиради.

Полирибосоманинг интенсив бўлиниши бошланади, РНК синтезининг интенсивлиги пасаяди ва унинг миқдори камаяди. Рибонуклеазалар активланади. ДНК ўзгариши фақат кучли ва узок қурғоқчиликда кузатилган.

Сув жуда муҳим бўлгани учун, тормозланиш, ҳужайра босими ва шикастланиши натижасида ўсиш кечикиши кузатилади. Натижада, оддатдагига нисбатан ҳужайра кичик ҳажмда бўлади. Поя ва баргларнинг ўсиши ингибирланиши билан бир қаторда илдиз ўсиши, айниқса қурғоқчиликка чидамли ўсимликларда тезроқ тупроқнинг сув тортувчи қатламига етиши учун фаолланиши мумкин.

Тўқималарда сув таркибига боғлиқ бўлган нафас олиш интенсивлигини ўзгариш графиги кўп ҳолатда иккита фазани кўрсатадиган, қўнғироқсифатдаги эгилган бўлади. Озгина сув йўқотилганда нафас олиш интенсивлиги ошади, чуқур дефицитда эса пасаяди. Нафас олишнинг бирламчи интенсивлигининг ошиши оксилларнинг сувсизликдан ҳимояловчи осмотик синтез учун сарфланадиган энергиянинг ортиши билан боғлиқ. Таъсиротнинг узок давом этиши нафас олишнинг интенсивлигини пасайишига олиб келади ва нафас олиш системасининг зарарланиши натижасида унинг энергетик самараси пасаяди [Moayedi AA.et.al 2011].

Фотосинтезнинг интенсивлиги нафас олишнинг интенсивлигидан аввал пасаяди. Фотохимёвий реакциялар ингибирланиши билан, CO_2 реакцияси тикланади. Фотосинтетик аппаратнинг фаолиятини чегараланганлиги барг оғизчаларининг ёпилиши, карбонадгидриннинг кириши камайиши, ҳамда хлоропластларнинг структураси ва хлорофилларнинг синтезининг бузилиши, ҳужайрада АТФ дефицитига олиб келадиган электронларнинг транспорти ва фосфоририланишини бузилиши билан белгиланади. Нафас олишнинг ЭТЗ билан биргаликда ингибирланиши ўсимликни бутунлиги

синтез жараёни тормозланишига олиб келади. Қурғоқчиликда моддалар алмашинувидаги токсик моддалар, шу билан бирга ПОЛ интермедиатлар, айниқса фотосинтезнинг инактивацияси ва оксидланиш–фосфорланиши, ҳамда ёруғликнинг интенсивлигининг юқори бўлиб тўпланиши кузатилади.

Шундай қилиб, қурғоқчиликнинг ноқулай таъсиридан биринчи навбатда метаболитик жараёнларнинг сувсизланиши ва бузилишидан иборат. Ўсимликнинг бундай реакцияси сув таъминотининг етишмаслиги ёки сув дефицити, ёруғлик ва иссиқликнинг интенсивлигини комплекс таъсиридан ривожланади. Бундан ташқари, онтогенезда юқори температура ва сув дефицитига ўта сезгир давр мавжудлигини ҳисобга олиш керак. Бу давр ўсимликнинг интенсив тарзда ўсиши ва гаметанинг ҳосил бўлишига мос келади. Ўсимликнинг тинч даври, уруғлик, пиёз ва бошқа кўриниши максимал чидамлик даври ҳисобланади [Тарчевский И.А., 1993, 1996 2000].

1.2. Ўсимликнинг қурғоқчиликка мослашиш механизми

Сув дефицитида ўсимликнинг кун кечириши сув етиб келиши ва уни эффективли фойдаланилишига боғлиқ. Сув дефицитига чидамлилик механизми оддатда стрессдан қочиш усулига, шу билан бирга ўсимлик тўқимасида нормал намликни сақлаб қолиши, ҳамда толерантлик механизми, дегратацияда функционирланишига имкон беради. Сувни топиш, уни ушлаб туриш ва тежаб тарқатилиш ҳисобига юқори сув потенциаликни таъминлаб, қуриб қолишдан қочади. Бундай ўсимликларга қуйидагилар ҳарактерлидир [Генкель П.А. 1988]:

1. илдизнинг чуқур тупроқ тагидаги сувга кириб бориши ва унинг юқори тезликда ўсиши (гемиксерофитлар);
2. барг оғизчаларнинг яхши бошқаруви (суккулентлар);
3. барг оғизчалари миқдори камлиги, барг оғизчанинг ботиши (суккулентлар, ксерофитлар);

4. баргларнинг ориентациясини белгиланиши ва уларнинг бурилиб қолиши (гемиксерофитлар, стипаксерофитлар);

5. берглар ўлчамининг қисқариши, уларнинг тўкилиши, кўпқаватли эпидермис ва олдиндаги паренхима (мезофитлар, ксерофитлар);

6. кутикуляр транспирацияни пасайтириш учун қалин кутикула, мослашган кўринишларда 5% дан 25% гача ва ҳаттоки 50% дан тўлиқ транспирацияни ташкил этиши мумкин (ксерофитлар);

7. ксилеманинг йирик томирларининг сони катталиги (гемиксерофитлар);

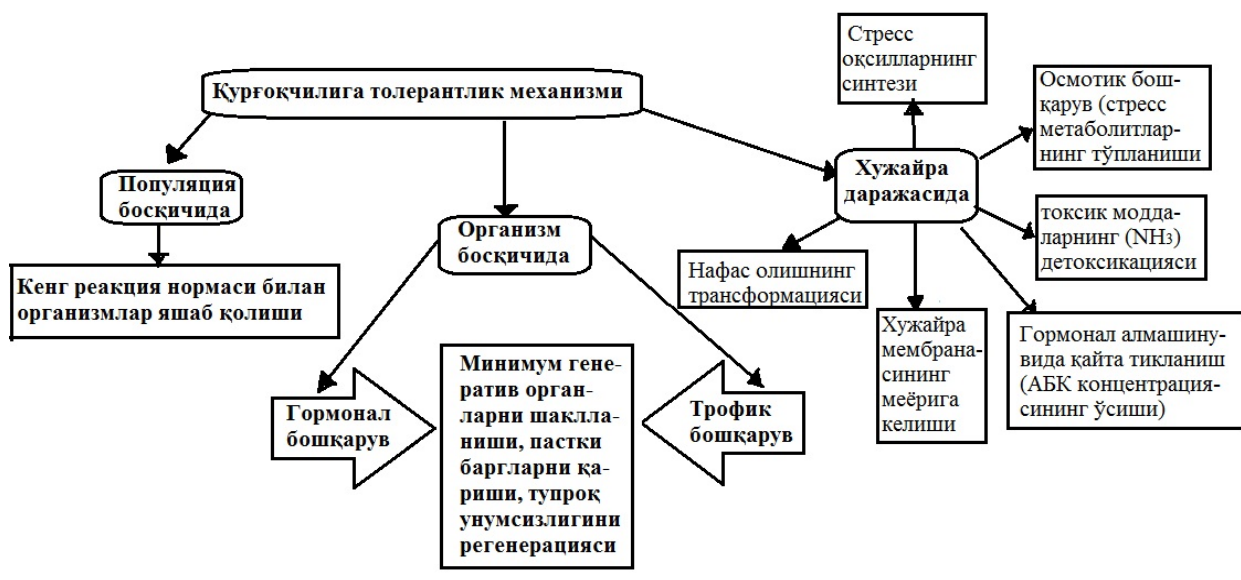
8. осмотик фаол моддаларнинг кўп миқдордалиги (ксерофитларда);

9. баргларнинг тўкилиш, дарахтларнинг барг тўкилиши нафақат йилнинг совуқ вақтида, балки қуруқ мавсумларда ҳам кузатилади (мезофитлар, ксерофитлар); агар қуруқ мавсумни орқасидан ёмғир бошланса, у ҳолда яна янги барглар чиқаради, бу эса йилда бир неча марта келиши мумкин.

Қурғоқчилик даврдан “ўтиш” ҳолати ҳам кузатилади. Масалан, кучли қурғоқчилик келгунига қадар, вегетациядан ўтиши (эфемерлар).

Толерантлик механизми (1.1-расм) моддалар алмашинувини интенсивлигини пасайиши (пойкилоксерофитлар) ёки метаболизмни қайта тикланиши (эуксерофитлар) натижасида паст сув потенциалида ўсимликни яшаши ва ўсишини таъминлайди. Улар экстремаль шароитдаги арид зоналарда ўз аҳамиятига эга, қачонки тупроқда захирадаги намлик бўлмаганида, ўсимликни сувсизликдан ва сув потенциалини пастлигидан химоялаш учун сувни ушлаб қолиш хусусияти етарли бўлмайди (анабиозда тушган ҳақиқий ксерофитлар – эуксерофитлар, пойкилоксерофитлар).

Толерантлик механизмида ҳужайра даражасидаги юқори сув потенциалини осмотик бошқаруви асосий роль ўйнайди. Осмотиклар нотоксик бўлиб, юқори эрувчанликга эга бўлиши, иложи бўлса, сув диполини алмашадиган биполяр бўлиши, ҳамда асосий метаболизм жараёнларда



1.1-расм. Ўсимликнинг популяция, организм, хужайра даражасида курғоқчиликка мослашиш механизми

катнашмаслиги муҳимдир (шунинг учун, сахароза ёмон осмотик ҳисобланади). Осмобошқарув моддалар ролини турли моно- ва олигосаҳаридлар, аминокислоталар, биринчи навбатда пролин, аминокислота маҳсулотларидан – бетаинлар ва кўпатошли спиртлар бажаради. Осмобошқарувда эркин пролин – стрессли метаболит сифатида ўз аҳамиятига эга, унинг миқдори курғоқчиликда ўсиб кетади ва хлорофилл оксил парчаланиши билан боғланади. Унинг миқдори охирида ошиб кетгани учун, пролин ва АБК боғлари аниқланган [Nonami, Boyer, 1997]. Проллин нафас олиш интермедиатлар, ҳамда ўтказувчи найлар ва эпидермисда интенсив тўпланадиган нитратларнинг азотлари каби органик кислоталардан ҳосил бўлади. У глутаминдан, бетаин – фосфолипидлар таркибига кирадиган холиннинг аминоспиртидан синтезланади. Бундай воситачилар стресс шароитда оксил ва липидларнинг парчаланиши, ҳамда гидролитик жараёнлар активацияси билан боғланганда ошиб кетади [Реуцкий В.Г. 1983].

Сув танқислиги шароитида нафақат пастмолекуляр осмотикларнинг синтези активлашади, балки турли стресс оксилларни, шу билан бирга сув ва

ионларни ушлаб қоладиган оксилларни ҳам синтези активлашади. Шундай қилиб, хужайрада осмотин-катионин оксили тўпланади ва унинг миқдори умумий оксил миқдorigа нисбатан 12% ни ташкил этади. У вакуолада ва тонопласт везикуласида локаллашган. Осмотин ва унинг мРНК ва АБК синтезини стимулirлайди.

Сувсизликда дегидринлар LEA оксиллар оиласи синтезланади. Бу оила вакиллари хужайра структуралари билан ўзаротаъсир этиб, сувсизликдаги дегратациядан ҳимоя қилиб, сув билан боғланади [Гумилевская Н.А., Азаркович М.И., 2001]. Стресс оксиллар таркибига аквапоринлар кириб, улар осмотикга боғлиқ вазиятларда мембрана орқали сув транспортини енгиллаштирадиган, сув етказадиган каналлари ҳисобланади. Ўсимликларда плазматик ва вакуоляр мембранадаги иккита тип аквапоринлар топилган.

Ўсимликларда қурғoқчиликка чидамлиликини сунъий равишда ошириш мумкин. П.А. Генкель уруғларни олдин ивитиb қўйиш ва кейин қуришти йўли билан қурғoқчиликка қарши чиниктириш усулини қўллаган. Бу усул асосига ўсимликлар организмнинг юқори пластиклиги қўйилган (бу ҳолатна сувда шишиб уна бошлаган уруғ). Организмнинг ўсиш ва ривожланишни бошлагандаги қуриб қолиши ҳисобига бўладиган физиологик ўзгаришлар унинг кейинги бутун ҳаёти давомида сақланиб қолади. Экишдан олдинги чиниктириш илдиз системасини кучлироқ ривожланишига сабаб бўлади [Удовенко Г. В. 1978, 1979, 1988]. Бу унинг қурғoқчилик шароитида сув таъминланишига ёрдам беради [Дубинин, 1974]. Чиникқан ўсимликларда сув сақлаб туриш қобилияти кучаяди [Audi, A. H and Mukhtar, F. B. 2009] ва фотосинтез даражаси юқори бўлади [N. C. Sinha, R. P. Singh. 1987]. Бунинг ҳаммаси кўпроқ биомасса йиғилишига ва чиникмаган ўсимликка нисбатан юқорироқ ҳосил олишга олиб келади [Шарипова Г.В. 2012.].

Қурғoқчиликка чидамлиликини ошириб берадиган функционал оксилларга кўпсонли гидролазалар, шу билан бирга протеолиза ферментлари, про-

теаза ингибиторлари, осмотик биосинтезидаги ферментлар киради. Бундан ташқари, сув стрессада генлар экспрессиясида ва сигналли трансдукцияда катнашадиган бошқарувчи оқсиллар ҳам синтезланади [Кунаева О.Н. 1997].

Осмотик актив моддаларнинг тўпланиши цитоплазмада кўп сув ушлаб туриш хусусиятини таъминлайди. Осмотик бошқарув ҳисобига қурғоқчиликда ўсимликларда тургорликни сақлаб қолади ва барг оғизчалари очилади, ундан кейин, нормал ўсиши ва бошқа физиологик жараёнлар амалга ошиши мумкин. Осмобошқарув даражаси спецификлигини турларда ва навларда, ҳамда қурғоқчилик интенсивлигига боғлиқлигида кўрилади. Унинг роли каттик сув дефицитада чидамлилиги камаяди (суккулент ва гемиксерофит).

Осмотик бошқарувни хужайра толерантлик таъминланишида хужайра мембрана стабилизацияси муҳим роль ўйнайди (1.1-расм). Қурғоқчиликга чидамли ўсимликларда дегратация вақтида кўшқават липидларини структураси бузилиши ва мос ҳолда мембрана оқсиларнинг структурал ва конформацион ўзгаришини олдини олади. Буни сувсизлик вақтида тўпланган ди- ва олигосахаридлар таъминлайди. Улар фосфолипидларнинг поляр бошчаси билан боғланиб, мембрананинг ёпишишига йўл қўймайди. Бу боғлар гел-қуюқ кристалл (гельзоль) ўтиш фазасидаги юқори температурада ҳам қарши тура олади. Натижада, қурғоқчиликга чидамли организмларнинг мембранаси бутунлигини яхшироқ сақлаб қолади. Шундай қилиб, қурғоқчиликга мослашган ўсимликлар чидамликлиларга нисбатан, плазмалеммасида аҳамиятли даражада таркибида сув кам бўлиши дегратация йўлида барьерлик хусусиятини йўқотади. Эффе́ктив осмобошқарув учун мембрана стабилликни сақлаши муҳимдир, чунки фақат функционал актив мембраналар осмотикларнинг юқори концентрациясини ушлаб қолади. Мембрана стабиллиги аэроб нафас олиши ва фотосинтез-энергетик жараёнларни ушлаб туриш учун муҳимдир [Amede T, Schubert S. 2003].

Қурғоқчиликга чидамлилиги билан фарқланадиган мезофитларда сувсизлик даражасига боғлиқ ҳолда нафас олишнинг эгри интенсивлиги максимум ҳолати бўйича фарқланади. Максимал нафас олиш интенсивлиги чидамсиз ўсимликларга нисбатан, чидамлиларда фақат кучли сув дефицитида рўй беради. Агар, қурғоқчиликни ўтказиш хусусияти бўйича ҳар хил гуруҳга кирадиган ўсимликларни нафас олиш интенсивлиги бўйича солиштирилганда, ксерофитлар сув йўқотганида узоқ муддат нафас олиши ўзгармайди, уларда сувсизликда нафас олиш системаси кўпроқ чидамли ҳисобланади. Пойкилоксерофитларда, масалан серб фиалкада (*Ramondia serbicd*) аксинча, хужайрада сув бўлганда нафас олиш интенсивлиги белгиланади.

Қурғоқчиликда нафас олишни сифатли қайта тикланиши учун дихотомияга солиштирилганда ПФЙ улуши ошади. Бундай ҳодиса ЭПТда гидроксилирланиш жараёни учун муҳим бўлган, эквивалентларнинг қайтарилиш оқимини ортишидаги талаб билан боғлиқ.

Қурғоқчиликда, митохондрия ЭТЗ даги парчаланган маҳсулотларнинг детоксикацияси билан боғланган электронлар ташилишини кучсизланиши натижасида, митохондриядан ташқаридаги оксидланиш системаси активлиги кучаяди. Сувсизликга чидамлилар учун мавжуд бўлган антиоксидантлар системасини активланиши ҳисобига, бошқа стресс таъсирлар каби, қурғоқчиликда ҳам ҳосил бўладиган эркин радикаль боғларни зарарсизлантиради. Шундай қилиб, маҳсулотлар парчаланишининг детоксикацияси ҳам толерантликнинг муҳим механизмлар сонига киради.

Қурғоқчилик ва юқори температурада нафас олишнинг активланиши ҳисобига органик кислоталар миқдори ошади ва унинг иштироки билан аммиак протеолизиди детоксикация рўй беради. Қурғоқчиликда тўпланган фенол боғларни зарарсизлантириш зарурлиги учун боғланади ва пероксидаза- оксипролин таркибли оқсилларнинг активлиги ошади. Бундай стрессли фермент турли хил таъсирларда активланади, деб ҳисобланади. Пероксидаза

ИУК-оксидаза функциясини қисман бажарар экан, унинг изоэнзимларини сони ортиши, улар ёрдамида ИУК ва ўсишини тормозланишини бузилишида муҳимлигини кўрсатади. Бундан ташқари, қурғоқчиликда бу ферментнинг активлигини ортиши ва унинг изоэнзим спектрининг кенгайиши пероксид водороднинг бузилиши билан ва эркинрадикалли жараённинг чегараланганлиги билан боғлиқ бўлиши мумкин. Намлик етишмаганида АБК ошиши этилен даражасига таъсир этиши ҳам пероксидазани активлайди. Ўсишни активлайдиган гормонлар миқдори: ауксин, гибберелинлар (ГБ), цитокинин (ЦК), аксинча пасаяди. Ўсимликнинг гормонал системасининг қайта тикланиши ҳам қурғоқчиликка чидамлилиқ механизми билан белгиланади [Muhammad Waseem, et al. 2011].

1.3. Стрессорларнинг кимёвий табиати ва ўсимликнинг жавоб реакцияси. Осмотик стресс. Шўрга чидамлилиқ

Ўсимликнинг шўрланишдан зарарланиш сабаби бу осмотик стресс бўлиб, илдизнинг ўсув нуқтасида тузларнинг йиғилиши тупроқдаги сув потенциали пасайтиради, бу илдизга сув ўтишини қийинлаштиради ва физиологик қурғоқчилик юзага келади. Шунинг учун ҳам тупроқ шўрланишидаги ўсимликнинг зарарланиши қурғоқчиликдаги зарарланишга яқин, яъни биринчи навбатда хужайранинг осмотик потенциали ортади синтетик жараёнларнинг фаоллиги камаяди ва гидролиз ҳолати кучаяди. Агар шўрланиш даражаси ўлим остонасидан юқори бўлса, синтетик жараёнларни шунчалик босиб қўядики оқибатда ўсимлик ўлади, агар остона бу даражага етмаса синтетик жараёнлар паст даражада стабиллашади [Удовенко Г. В. 1977]

Тузнинг ўзи ҳам ўсимликка зарарли таъсир этади. Улар ўз ҳолича ҳам захарли. Ҳатто паст концентрацияда зарарли бўлмаган тузлар масалан сернокислий натрий юқори концентрацияда захарли бўлиб, физиологик жараёнларни нормал кетишини бузади [Строгонов Б.П., 1989].

Ўсимликларда туз таъсирида ўсишнинг ёмонлашувига ҳар хил сабаблар бўлиши мумкин. Ўсишнинг пасайиши кўп ҳолларда ўсимликларда NaCl тузининг ютилиши ҳисобига биогенларнинг ютилишини босиб қўйилишидир. Юқори ўсимликларда NaCl концентрациясининг ортиши калий ионининг дефицитига олиб келади [Badr and Shafei, 2002].

Тузли стресс ўсишни, фотосинтез жараёнини, нафас олишни, оксил ва нуклеин кислоталар метаболизмини секинлаштиради, ферментатив фаолликни ўзгаришини ва ҳужайрада захарли моддалар йиғилишини чақиради. ДНК-РНК-оксил занжирида протеолизни кучайтиради. Ноорганик ва органик фосфор ҳамда оксилсиз ва оксилли азот нисбатини бузади. Аммиакнинг концентрацияси ортади, ўсишда тормозланиш юзага келади [Rodriguez, H.G.,1997, Z.Jouyban. 2012,].

Ер планетасининг тахминан $9 \cdot 10^8$ га таркибида туз миқдорини ошган. Тупроқнинг таркибида туз миқдорининг ошиши айниқса сунъий суғориш натижасида асосий хавф солиб келмоқда. Тупроқнинг шўрланишида асосан натрий хлориди ва сульфати тузининг ортикча тўпланишидан келиб чиқади. Тупроқ эритмасининг осмотик босимининг оптимал даражасидан (1-2 атм.) жабр қилувчи (5-10атм.), нобуд қилувчигача (12-17 атм) ва ундан юқори даражасигача бориши мумкин. Туз уруғнинг ўсишига салбий таъсир этади, хусусий ҳолда эса туз уруғ бўкишида сув киришини кечиктиради. Туз ўсимликга диффузия йўли билан киради. Илдиз системаси кўп тузли жой билан алоқада бўлганида илдизнинг эркин жойида туз ионларининг кириши пассив жараёни келтириб чиқаради [Устименко, 1975].

Шўрхокликда ўсимлик ўлимининг асосий сабаби ионли гомеостазнинг бузилиши ва тузларнинг токсик таъсири, ҳамда гиперосмотик стресснинг келиб чиқишидир. Тузнинг юқори концентрацияси органелла структурасига таъсир этади. Тузнинг, масалан натрий хлориднинг ортиб кетишига чидамлилиқ даражаси бўйича органеллаларни қуйидаги кетма-кетликда жойлаштириш мумкин: митохондрия – ядро – хлоропластлар – рибосомалар.

Хлоропластларга кўп миқдордаги натрий ва хлор ионларнинг тўпланиши гранларнинг бузилишига олиб келади. Цитоплазмада бу ионларнинг ортиб кетиши нафақат хлоропластни, балки митохондрияни ҳам шишиб кетишига олиб келади. Фотосинтетик электронлар транспорт жараёни анчагина шўрга чидамли ҳисобланади, бироқ хужайрада ионли таркибнинг ортиқчалиги углерод қайтарилиши ва фосфорилирланишни бузилади [Parida, A.K., Das, A.B., 2005].

Кучсиз шўрланганда гликофит ўсимликларда ўсиш тормозланади, бирданига ўсувчи қуруқ массаси пасаяди ва барглари рангсизланади. Одатда, ер устки органларга нисбатан илдизга туз кўпроқ зарар етказади, бунга сабаб пояга нисбатан илдизлар доимий тузли тупроқ билан алоқада бўлишидир. Тузлар – асосий сув кирувчи ва тузларни ютувчи зона ҳисобланган ўсувчи зонага ва илдиз тукчалар зонадаги хужайраларни зарарлайди. Бу зоналарнинг зарарланиши транспирация интенсивлигини пасайишига қарамай, тўқималарда сув дефицитини оширади. Илдиз тукчалари зонасидаги хужайраларнинг зарарланиши азот, фосфор ва калий каби минерал озиқ элементлари ёмон ютилишига олиб келади. Натижада ўсимлик оч қолади. Шўрланиш натрий, калий ва магний орасидаги ютилиш мувозанатини бузади: натрийнинг интенсив ютилиши магний ва калийни ютилишини камайтиради [Taffouo V.D., 2009].

Илдиз хужайраларида сув учун мембрана ўтказувчанлиги пасаяди – бу ўсимликнинг шўр тупроқга мослашишлардан бири ҳисобланади. Тупроқда тузнинг ортиқчалиги меристематик хужайраларнинг асинхронли бўлинишига олиб келади, лекин у кўпроқ хужайраларнинг чўзилишини енгади. Натижада ксероморф структура келиб чиқади.

Ҳозирги кунда саноат ва антропоген факторлар сабабли тупроқ муҳитида ва сув манъбаларида тирик мавжудотларга хавфли кимёвий моддаларнинг юқори миқдорлари йиғилиб қолиши туфайли ифлосланиш хавфи жаҳон миқёсида ортиб бормоқда. Мураккаб экологик шароитда

Ўсимликлар тўқималарида, тупроқ шўрланиши туфайли айрим ионларнинг (Na^+ , Mg_2^+ , Cl^- , So-24) концентрацияси йиғилиб кўпайиши, хужайралар метаболизмида кескин ўзгаришларни келтириб чиқариб, экинлар ҳосилдорлиги ва сифатининг пасайишига сабаб бўлмоқда. Бугунги кунда табиий ва иккинчи маротаба шўрланишга учраган ерларда қишлоқ хўжалик экинларининг шўрланишига чидамли турлар ва навлар етиштириш муаммоси туғилмоқда. Шу сабабли, келажакда шўрланишга чидамли навлар ва дурагайларни яратиш қишлоқ хўжалигида донли экинларнинг ҳосилдорлигини кўпайтиришда ва сифатини яхшилашда алоҳида ўрин тутади. Ўсимликларнинг шўрланишга мосланиш механизмларини билиш, уларнинг чидамлилигини оширишда генетик, физиолого-биокимёвий ва агробиологик хусусиятларини ўрганиш талаб қилинади [Удовенко Г.В.1979].

Ўсимликларда шўрланишга нисбатан чидамлилик асосан иккита ҳимоя воситасида бажарилади. Бунда ортикча ионларнинг хужайранинг нисбатан инерт компартментларида, масалан вакуолаларда йиғилиши, ёки ортикча ионларнинг хужайрадан чиқарилиши. Ионларни йиғиш ва уларнинг фотоассимиляцияловчи органлар ҳамда ҳосил органлари орқали чиқаришидан ташқари, ўсимлик хужайралари цитоплазмасида, ферментлар фаолияти учун зарарли бўлмаган метаболитларни йиғиш туфайли ҳимояланиш хусусияти ҳам мавжуд [Покровская М. Н. 2007].

Шуни эътироф этиш керакки, шўрланишга чидамлилик бу организмнинг ўзига хос эволюция жараёнида шаклланиб келган хусусиятларидан биридир. Ўсимликлар ўсиб турган муҳитда хужайра ташқарисидаги ионлар миқдори у ёки бу даражада бўлганда цитоплазманинг гомеостазини ушлаб туришда асосан икки гуруҳ ижро механизмлари қатнашади [Бальнокин Ю. В.,1989].

Бир томондан тузлар таъсирида хужайра ўз сувлилик даражасини ушлаб туриши, иккинчи томондан цитоплазмадаги ионлар миқдорини паст

даражада ушлаб туриши лозим. Хужайра ташқарисида тузлар миқдорининг ортиши хужайра ички муҳитида сувнинг камайишига олиб келади. Сувсизланишдан қутилиш ёки унинг даражасини пасайтириш учун плазматик мембраналарда ион каналлари очилади. Натижада ионларнинг хужайра ичкари-сидаги концентрацияси кўпайиб осмотик босими ошишига, бу эса ўз навбатида хужайра ичкарисига сувнинг қайтадан киришига сабаб бўлади. Бунинг натижасида хужайранинг сувлилик даражаси нисбатан бўлсада тикланади.

Аммо хужайра ичида ионларнинг кўпайиши мақсадга мувофиқ эмас. Чунки улар хужайра биополимерларига салбий таъсир қилиб метоболизмнинг бузилишига олиб келади. Бунинг натижасида хужайрада органик табиатли осмотик моддалар синтезлана бошлайди. Органик табиатли осмотик моддалар тўпланиши мобайнида улар ортиқча ионлар ўрнини эгаллай бошлайди ва ионлар хужайра ташқарисига ташила бошлайди ва охир оқибатда ионларнинг миқдори муқобил миқдорга яқин бўлиб қолади.

Ушбу осмотик моддалар хилма-хилдир, чунки турли ўсимликлар ҳархил органик осмотик моддаларни синтез қилади. Асосан улар сахароза, фруктоза, мальтоза ва глюкоза каби углеводлар, маннит, глицерин каби спиртлар ва пролин, бентаин каби таркибида азот сақловчи бирикмалар бўлиши мумкин [Flowers T.J. et al.1977]. Бу бирикмалар хужайрада турли зарарланишлар келтириб чиқармайди, балки цитозол биополимерларига нисбатан протекторлик хусусиятига ҳам эга.

Хужайраларда шўрланиш таъсирида осмотик-протекторлар синтезланиши ва йиғилиши жараёни ҳозирда жадал ўрганилмоқда. Аммо бу жараённинг молекуляр механизмлари ва уларнинг хужайрадаги бошқа биополимерлар ва оксиллар билан ўзаро таъсири ҳозирча тўла аниқланмаган.

Юқорида келтирилган маълумотлардан кўриниб турибдики, ўсимликларнинг шўрланишга чидамлилигида хужайралар плазматик мембраналари алоҳида ўрин тутadi.

Хужайраларда ионлар таркибини бошқариш муаммосининг иккинчи бир томони бу цитозолдан ионларни чиқаришга қаратилган ионларнинг фаол ташилувидир. Шўрланиш даражаси қанчалик катта бўлса хужайрага ионлар ютилиши босқичида шунчалик кўп Na^+ ва Cl^- ионлари ютилади, гликофит формадан галофит формага ўтиш ионлар насосининг такфакторлашиб, кўпроқ иш бажариши билан боғлиқ. Шунингдек, ўсимликларнинг NaCl тузига мосланиши бир бирлик мембрана юзасидаги насослар сонининг ортиши билан ҳам бориши мумкин [Азимов Р.А. 1989].

Умуман, юқорида келтирилган маълумотлардан келиб чиқиб шуни айтиш мумкинки, галофит типдаги ўсимликлар махсус ион ташувчи системага, яъни ташувчи АТФазаларга эга бўлиб, бу система мембраналарида H^+ -АТФаза ва H^+/Na^+ антипортер билан биргаликда фаолият кўрсатади. Ана шу АТФазаларни топиш, ажратиш ва унинг хоссаларини ўрганиш ўсимликларнинг шўрланишига чидамлилигида алоҳида ўрин тутиши мумкин.

Шунингдек, ўсимликларнинг шўрланишга чидамлилигида хужайралардаги Са ионларининг миқдори ҳам алоҳида ўрин тутиши мумкин.

Барча озиқ элеменлари муҳиtida калций етакчи ўринни эгаллайди. Чунки Ca_2^+ фақат озиқ элементи сифатида эмас, балки рН муҳитини турғунлаштириб туриши билан ҳам характерланади. Озиқ муҳитининг таркибига қараб эса у бошқа ионларга нисбатан ўсимликларга ютилишига таъсир қилиши мумкин.

Бундан ташқари кальций хлорофиллар синтези ва хлоропластлар шаклланишида ҳам алоҳида ўрин тутди. Аммо хлоропластлар шўрланишнинг таъсири маълум бир ўсимликларнинг шўрланишга чидамлилиги ҳолатига ҳам боғлиқ. Натрий тузлар унаётган уруғлар илдиз хужайраларида митоз босқичи инициациясини пасайтиради [Авилова Л.В. 1983]. Аммо кальций ва натрий ионлари илдизлар ҳосил бўлишини кофактори ҳисобланади ва улар

етишмаганда меристеметик хужайралар кўпаймайди. Кальций етишмаслигида чангчилар ҳам ўсмаслиги мумкин [Гусев Н.Б. , 1998].

Қисқа муддатли шўрланиш нафас олиш интенсивлигини оширади, узоқ муддатлиги – унинг интенсивлига олиб келади. Шўрланиш пайтида нафас олиш ва АТФ синтезининг муносабати бузилади.

1.4. Биологик жараёнларни бошқарувчи сигнал система

Ўсимлик хужайрасининг плазматик мембранасида турли хил рецептор оқсиллари ва рецептор каналли комплекслар мавжуд. Хужайрани стресс ҳолатига келтирувчи ҳар хил факторлар уларга нонспецифик таъсир этиб, уларнинг эффекторлик функцияларини кучайтириши ёки камайитириши мумкин. Бу рецепторлар кўп сонли хужайранинг ички жараёнларига турли сигнал системалари орқали таъсир қилади. Ҳозирги вақтда 7 та сигнал системаси маълум. 1-циклоаденилатали, 2- МАР-киназа (mitogen-activated protein-kinase), 3-фосфатидокислотали, 4-кальцийли, 5-липоксигеназали, 6-НАДФ•Н-оксидазали (супероксидсинтазали), 7-NO-синтазали. Биринчи бешта сигнал системасида рецепторнинг цитоплазма қисми билан биринчи жадаллаштирувчи фермент орасидаги боғловчи G-оқсиллари. Бу оқсиллар плазмолемманинг ички қисмида жойлашган. Уларнинг молекулалари учта субъбирликдан иборат α , β ва γ . Тинчлик ҳолатида ҳамма субъбирликлар комплекс ҳосил қилади, бу ерда α -субъбирлик гуанозиндифосфат билан боғланган [Медведев, 2004; Малиновский, 2004; Nagarajan S., Nagarajan Sh., 2010].

Ҳар бир сигнал системаларни алоҳида қараб чиқамиз [бу ерда Шакирова, 2001; Малиновский, 2004; Алёхина с соавт., 2007; Nagarajan S., Nagarajan Sh., 2010; Boudsocq M. Sheen J., 2010 лардан цитата келтирилган].

Циклоаденилат сигнал системаси. Плазмалеммада стрессорнинг рецептор билан ўзаро муносабати АТФдан циклик аденозинмонофосфатни (цАМФ) пайдо бўлишини катализлайдиган аденилатциклаза ферментларини жадаллашишига олиб келади. цАМФ кальцийли сигнал системаси, ва цАМФ-карашли протеинкиназалар билан биргаликда ион каналларини активлаштиради. Бу ферменталр ҳимоя генлари эксперессиясининг оксил регуляторларни активлаштиради. [Sherman, Fromm, 2009].

МАР-киназа сигнал системаси. Стресс факторлар таъсир қилган ўсимликларда (кўк чироқ, совуқ, қуриб қолиш, механик таъсирлар, тузли стресс), ҳамда этилен, салицил кислотаси билан ишлов берилганда ёки патоген таъсир этганда протеинкиназа активлиги ошади. Стресс факторлар плазмолемма рецепторларига таъсир этиб, фосфорловчи МАР-киназ занжирини активлаштиради, охирида ядрога ўтади ва транскрипция оксил бошқарувчиларини фосфорлайди [Ovečka, Lichtscheid 2009].

Фосфатид кислотали сигнал системаси. Ўсимликларда стрессорларни G оксиллари, C ва D фосфолипазалар активлаштиради. Ўсимликларда кечадиган кейинги жараёнлар яхши ўрганилмаган, лекин хайвон ҳужайраларидаги жараёнларга мос равишда тахмин қилиш мумкинки, ўсимликларда ҳам фосфатид кислотанинг пайдо бўлиши ҳамда транскрипцияни регуляция қилувчи факторлар протеинкиназанинг активлашиб оксилларни фосфорлаши орқали юзага чиқади [Kanesaki et al., 2010].

Кальцийли сигнал системаси. Турли факторларнинг таъсири (қизил чироқ, тузланиш, қурғоқчилик, совуқ, иссиқлик, осмотик стресслар, АБК, ГБ ва патогенлар) цитоплазмада ташқи муҳитдан кириши ва ҳужайранинг ички омборхонаси (эндоплазматик тўр ва вакуола)ларда чиқиши ҳисобига кальций ионларининг миқдори ортади. Цитоплазмада кальций ионларининг ортиши эрийдиган ва мембранага боғланган Ca^{2+} га боғлиқ протеинкиназанинг активланишига олиб келади. Улар ҳимоя генлар эксперессиясини

бошқарувчи оксил факторларини фосфорлашда қатнашади. Бирок, Ca^{2+} иони одам транскрипция репрессорларида оксил фосфорлайдиган каскадга таъсир этмай, тўғридан-тўғри таъсир қилиши аниқланган. Кальций ионлари фосфатаза ва фосфоинозитспецифик фосфолипазанинг ҳам активлигини оширади. Кальцийнинг таъсирини регуляция қилиш, унинг хужайра ички кальций рецепторлари кальмодулин оксилларига боғлиқ [Logan et al., 2003; Harper et al., 2004; Tuteja, 2009].

Липооксигеназа сигнал системаси. Ўсимлик глюконаза ферментлари замбуруғ ва бактерияларнинг хужайра деворидаги полисахаридларни парчалаб, уларни пастмолекулали элиситорларга айлантиради (β -боғланган глюкоанлар ва хитозан). Липогликопротеин комплекси ҳам элиситордир (актив қисми – тўйинмаган мой кислоталари: арахидин ва эйкозапентаен). Маннан-таркибли гликопротеинларнинг углеводли қисми ҳам элиситорлик хусусиятига эга. Плазмолеммада элиситорнинг рецепторлар билан ўзаро таъсири мембрана билан боғланган A_2 фосфолипазанинг жадаллашишига олиб келади, бу плазмолемма фосфолипидларидан тўйинмаган мой кислоталари шулар қаторида линол ва линолен кислоталари ажралишини катализлайди. Бу кислоталар липооксигеназага субстрат бўлади. Бу ферментга субстрат на фақат боғланмаган, балки тўйинмаган мой кислоталарининг триглицеридлари таркибига кирувчилар ҳам бўлади. Липоксигеназа активлиги ўсимликни вирус ва замбуруғлар зарарлаш элиситорлари таъсирида кучаяди. Липоксигеназа активлигини ошиши бу ферментларни назорат қилувчи генлар эксперессиясига боғлиқ. Липоксигеназа молекуляр кислородни мой кислотасининг циспентадиен радикалидаги углероднинг битта (9 ёки 13) атомига бирикишини катализлайди. Мой кислотаси липоксигеназа метаболизмининг оралик ва охирги маҳсулоти бактерицид ва фунгицид хусусиятига эга ва протеинкиназани жадаллаштириши мумкин. Учувчи маҳсулотлари (гексенал ва ноненал) микроорганизм ва замбуруғлар учун токсик хусусиятга эга, 12-гидрокси-9Z-додеценовая кислота нўхат ўсимлигида оксил фосфорланишини

стимуллайди, фитодиен, жасмон кислоталари ва метилжасмонат протеинкиназани жадаллаштириш орқали химоя генларининг экспрессия даражасини кўтаради [Chae L.et al., 2010].

НАДФ•Н-оксидаза сигнал системаси. Кўп ҳолларда патогеннинг зарарлаши кислороднинг реактив шакли маҳсулотини стимуллайди ва хужайранинг ўлимига олиб келади. Кислороднинг реактив шакли на фақат патогенга ва ўсимлик хужайинининг зарарланган хужайраси учун заҳарли, балки сигнал системасининг қатнашчиси ҳам. Перекис водород транскрипция регуляцияси факторлари ва химоя генлари экспрессиясини жадаллаштиради.

NO-синтаз сигнал системаси. Ҳайвонларнинг бактерияларни ўлдирувчи макрофагларда кислороднинг реактив шакли билан биргаликда уларнинг антимикроб таъсирини кучайтирувчи азот оксиди ҳам таъсир қилади. Ҳайвон организми тўқималарида L-аргинин NO-синтазлар таъсирида цитруллин ва NO га айланади. Бу ферментнинг активлиги ўсимликларда ҳам топилган, тамаки мозаика вируси чидамли ўсимликларда унинг активлигини оширган бўлса, чидамсиз ўсимликларда NO-синтазалар активлигига таъсир қилмаган. NO кислород супероксиди билан ҳамкорликда кучли заҳарли пероксинитрил ҳосил қилади. Азот окиснинг юқори концентрациясида циклик гуанозинмонофосфат синтезини катализловчи гуанилат-циклазани активлаштиради. У тўғридан тўғри протеинкиназаларни активлаштиради ёки Ca^{2+} каналларини очувчи циклик АДФ-рибоза ҳосил қилиш орқали цитоплазмада калций ионлари концентрациясини оширади, бу ўз навбатида Ca^{2+} га боғлиқ протеинкиназанинг активлашишига олиб келади. .

Шундай қилиб, ўсимлик хужайрасида мужассамлашган сигнал йўллари системаси бор бўлиб, улар бир-бирига боғланмаган ҳолда ёки биргаликда ишлаши мумкин. Сигнал системасининг ишлашини алоҳида томони сигналларни юбориш вақтида кучайтирилишидир. Сигнал системасининг ҳар

хил стрессорлар (шулар қаторида патогенлар ҳам) таъсирига жавоб ҳолда кўшилиши ҳимоя генларининг экспрессиясини жадаллашишига олиб келади ва ўсимликнинг чидамлилигини оширади.

Барча стрессорлар нонспецифик самараси билан бир қаторда ҳужайра ва тўқималарга специфик таъсир ҳам ўтказди. Алоҳида қизиқишни ҳужайрада стресс шароитида активлашадиган бир вақтда нормал шароитда пайдо бўладиган оксил синтезини сусайтирувчи **стресс оксиллар** деб аталувчи оксилларни чақиради. Кўплаб ўсимликларда иссиқлик шоки оксили аниқланган. Масалан маккажўхорида бундай оксиллар 45°C температурада пайдо бўлади. Температура шоки оксилларида интронлар йўқ мРНК ҳаётнинг ярим даври 2 соат, оксилларники 20 соат, бу даврда ҳужайра иссиқликка чидамлилигини сақлайди. Бу оксиллардан баъзилари цитоплазмада олдиндан бор бўлиб, стресс шароитида бўлақлар ҳолида активлашиши кўрсатилган. Ядро ва ядрочаларда иссиқлик шоки оксиллари матрица хроматинлар билан бирикиб мўътадил метаболизм учун зарур бўлган гранулалар ҳосил қилади. Стресс шароити тўхтагандан кейин бу матрицалар яна ажралиб ишлай бошлайди. Иссиқлик шоки оксилларидан бири стресс шароитида ҳужайра ички моддаларининг ўтказувчанлиги ошиб кетган плазмолеммани мувозанат ҳолига қайтаради. [Кулаева, 1991].

Ноқулай шароитларда стрессга бардош бериш билан боғлиқ бўлган геномда ёзилган махсус дастурни кўрсатувчи шок оксилларидан ташқари ҳужайрада ҳимоя реакциясида қатнашиб, цитоплазмани мувозанатлантирувчи углеводлар ва пролин аминокислотасининг миқдори ошиб кетади. Бир қатор ўсимликларда (арпа, шпинат, ғўза ва бошқа) сув етишмаслик ва шўрланиш ҳолатларида цитоплазмада пролин миқдори 100 баробар ва ундан кўпроқ ошиб кетади. Ўзининг гидрофил гуруҳлари ҳисобига пролин гидрофил коллоидлари каби тутувчи агрегатлар ҳосил қилади. Пролиннинг юқори эрувчанлиги, ҳамда оксилнинг ташқи томонидаги гидрофил қолдиқлари билан бирика олиш хусусиятлари шу билан тушунтирилади. Пролин

агрегатининг оксил билан ўзаро таъсир этувчи ғалати ҳарактери оксилларнинг эрувчанлигини оширади ва уларни денатурацияга учрашидан сақлайди. Пролиннинг осмотик фаол органик модда сифатида йиғилиши хўжайрада сувни ушлаб қолишга шароит яратади [Шевякова, 1983; Юркевич, Потопальский, 1994; Шакирова, 2001; Малиновский, 2004]..

Стрессда ҳужайрага хос бўлмаган ҳарактердаги баъзи реакциялари ташқи муҳитнинг ноқулай факторлари шу жумладан ғайритабиий кўзғатувчилар таъсирига тез жавоб бериш учун, организмнинг заҳирадаги имкониятларини ишга солиш имкониятини беради. Баланд бўлмаган дозада стресснинг қайтарилиб туриши организмнинг чиникишига ёрдам беради, кўп ҳолларда бир стрессор факторга нисбатан чиникиш организмнинг бошқа стрессорларга ҳам чидамлилигини оширади [Полевой В.В., 1989; Веселова с соавт., 1990].

1.5. Паст частотали электромагнит майдонни тирик организмга таъсир этиш механизми

Ер юзидаги барча тирик мавжудотлар доимий паст геомагнит майдони (ГММ) (70 мкТлдан қутбда 30 мкТл гача экваторда) ва кенг спектрдаги ўзгарувчан тебраниш (10 – 1000 нТл) остида, булардан биологияда жуда паст частотали тебраниш (0,05; 0,1; 0,25; 4; 8; 14; 20; 26; 32 Гц) муҳим роль ўйнайди, бу частота баъзи биоритмлар частотасига яқин, геомагнит тўлқинларнинг қучайган вақтида бу амплитуда бир неча баробар (10 – 100 марта) ошиб кетади [Говорун Р.Д., 1992].

Микроорганизмлар узоқ вақт (икки ҳафта ва ундан кўпроқ) [Павлович, 1978], ўсимликларда [Говорун с соавт., 1992] ва ҳайвонларда [Halpern, Van Dyke, 1966] кўп қаватли пермаллой экранлари ёрдамида геомагнит фонда экранлаштирилганда уларнинг ривожланишида турли хил, ҳатто генетик ўзгаришлар кузатилган. Бу тажрибалар ГММ ердаги ҳаёт учун зарур бўлган шароитлардан бири эканлигини кўрсатади [Аксенов С.И. 2000].

Тирик организмларни сунъий равишда паст частотали (ПЧ) электромагнит майдонларида (ЭММ) ишлов беришнинг таъсир механизми ҳозиргача қониқарли тушунтириш олмаганлиги кўплаб самарага олиб келади [Бинги, 2005; 2006].

А.Либованинг паст частотали ЭММ ГММ ҳаракатланадиган кальций, магний ва бошқа биологик аҳамиятли ионларга циклотрон бўлган, биологик самарага эга эканлиги кўрсатилгандан сўнг, ҳар хил гипотезалар пайдо бўла бошлади ва буларда кальций ионига ЭММ асосий мишен роли берилди. Булардан биринчиси “циклотрон резонанс гипотезаси”. А Либова фикрича барча биологик аҳамиятли ионлар (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ , нейромедиаторлар, хужайранинг ички регуляторлари ва бошқалар) ГММ да доимий ҳаракатда бўлади ва ҳар қандай зарядланган бўлакчалар спирал бўйича

$$f_c = qH/m$$

айлана частотасида ҳаракатланади, бу ерда:

q ва **m** - заряд ва бўлакча массаси, **H** -магнит майдонининг кучланиши, **c** – ёруғлик тезлиги.

Ўрта кенгликда магнит индукцияси ГПМ 50 мкТл циклотрон частоталар Ca^{2+} - 38,4 Гц; Mg^{2+} - 64,0 Гц; Na^+ - 32,0 Гц; K^+ - 19,6 Гц; Cl^- - 21,5 Гц.га тенг бўлади. Юқорида келтирилган ионлар гидратланган ҳолатида ва молекула ионлари м.м. 1000 Да гача булганда 1 – 10 Гц. диапазонда ётувчи циклотрон частоталарга эга бўлади. Бундан ташқари бир хил зарядланган бўлакчаларнинг қўшимча айланувчи системаси (масалан атом электронлари) пайдо бўлади, бу Лармор прецессияси деб аталади. Лармор прецессиясининг частотаси ионлар учун циклотрон частотанинг иккига бўлингани $f_L = f_c/2$. га тенг. Ионларнинг бу тебраниши ГММ таркибининг ўзгарувчанлиги кучайиши мумкин ва аввало фундаментал частоталар чиқарган ионосфер тўлқин йўли -8Гц. Бу ионнинг циклотрон частотасига мос келадиган частотали ташқи томондан қўйилган сунъий ЭММ бу тоннинг тебранишини яна кўпроқ резонансли кучайтириши мумкин. Лекин, ҳатто резонансли кучайтирилган

энергия циклотрон ион тебраниши молекулаларнинг иссиқлик ҳаракати энергиясидан бир неча баробар паст бўлиб, ионларнинг мувозанатсиз ҳолатда жойлашган вақтда каналларнинг кириш механизми рецепторнинг ёки ферментнинг боғловчи сайтида каналларнинг очилишини бошловчи бўлиши ёки “калит-кулф” ҳолатига тезроқ ўтиши ва бу билан қандайдир биологик эффектни бошлаб бериши мумкин [Узденский, 2000; Бинги, 2005; Тонких, 2010].

Шундай қилиб, ПЧ ЭММ таъсири ҳолатида ва носпецифик стрессловчи факторлар таъсирида [Полевой, 1989] бирламчи эффект биологик мембрананинг турли ионларга биринчи навбатда кальций иони учун ўтказувчанлигининг кучайиши мумкин. ПЧ ЭММ ни ўсимликларни турли ноқулай ташқи муҳит факторларга чидамлигини оширувчи “чиниқиш” каби носпецифик стрессловчи фактор сифатида қараш мумкин.

Резонанс гипотезаси ишлаб чиқишидан анча олдин, турли хил ўсимлик уруғларини экишдан олдинги ЭММдаги рағбатлантиришнинг кўплаб усуллари ишлаб чиқилган эди [Карасенко с соавт., 1992].

Шу билан бирга, қуёш активлиги ошган, ҳамда юқори частотали магнитли бўрон йилларида кўплаб қишлоқ хўжалик экинларида ҳосилдорлик ошган [Каменир, Кириллов, 1992].

Уруғларга сунъий электромагнит майдони ва магнитли бўронда ишлов беришни экишдан олдинги электромагнит чиниқтириш усули деб қараш мумкин. Лаборатория таҳлилларида магнит бўрони, ҳамда паст частотали электромагнит майдони бир хилда урғларни унувчанлигига ижобий таъсир этган [Тонких с соавт., 2011], шунингдек экишдан олдин уруғларни NaCl эритмаси билан увитиб қўйилганда ғўза ўсимлигининг шўрхокликка чидамлиги ошиши кузатилган [Тонких с соавт., 2006].

Шуни ҳам таъкидлаш керакки, паст частотали ЭММ тирик организмга таъсир механизмини тушунтирувчи бир неча гипотезалар мавжуд. Масалан,

тирик организм таркибидаги сувнинг кластер структурасини ўзгартириш. Бу гипотеза биообъектга ЭММ нининг тўғридан тўғри таъсири биообъектга аввалдан ЭММ билан ишлов берилган сув кўшилгандаги каби самара бериши тажрибаларда тасдиқланган. Бундан ташқари, сув паст частотали ЭММ юқори сезувчан эканлиги унинг ЭММ ток ўтказувчанлиги билан кузатилган [Новиков, 1996].

Кучсиз паст частотали ЭММ организмга бир неча механизмлар орқали таъсир қилади: магнитнинг нанобўлакчалари орқали, фаоллашган сув орқали, каналларнинг дарвоза механизмидаги ионларнинг ўтишига таъсири орқали, рецепторлар билан лигандларнинг боғланиши ёки ферментларнинг субстратлар га таъсири орқали ва хоказо [Тонких, 2010]. Бу механизмларнинг кўпчилигида ўсимликнинг ноқулай факторларга чидамлилиги ортганини кузатиш мумкин.

1.6.Ташқи муҳитнинг абиотик факторларига чидамликни ўрганишга протеомиканинг татбиқи

Протеомика фани бу молекуляр биологиянинг янги бир йўналишларидан бўлиб, бу фан ҳужайрадаги оқсиллар, ҳамда ҳужайрадаги оқсиллар структураси ва функцияси орасидаги боғлиқликни ўрганади. Протеомика бир неча йўналишларлардан иборат бўлиб, бугунги кунда тиббиётда 95% ортик турли дори-дармонларнинг таъсири функционал протеомика орқали аниқланади.

Бу соҳанинг қишлоқ хўжалигига кириб келиши ҳам турли биотик ва абиотк факторларнинг ўсимлик метаболизмидаги функционал оқсилларнинг структура ва функциясига таъсирини ўрганиш орқали кириб келган.

Ҳар бир тирик организм маълум бир муҳитда яшайди. Ўсимликлар бир жойда ўсишларини, стресс факторлардан қочиб қолиш имкониятини

чегаралайди [Kuiper, 1998]. Ташқи муҳитнинг стресс факторлари таъсир этганда стресс оқсиллар йиғиндиси хужайрани зарарланишдан сақлайди. Абиотик факторлар иссиқлик, совуқ, қурғоқчилик, озуқа элементлари етишмаслиги, озон, оғир металллар таъсир этганда хужайра оксидининг функцияси бузилади. Кўп давлатларда дон экинларининг ҳосили ва сифати бузилишига иссиқлик стресси таъсир этади [Treglia et al., 1999]. Қурғоқчилик ва тупроқ шўрланиши эса бутун дунё қишлоқ хўжалиги ишлаб чиқаришида жиддий зиён етказадиган факторлар қаторига киради. Олимларнинг таҳлилича абиотик факторлар таъсирида бутун дунёда 50%гача ҳосил йўқотилади, биотик факторлар (касаллик, зараркунандалар) таъсирида 10-20 %гача ҳосил йўқотилади [Kreps et al., 2002]. Бу факторларни чуқурроқ ўрганишда ген экспрессияси маҳсулотларини миқдорий ва сифат жиҳатдан транскриптом, протеомик ва метаболизм даражасида таҳлил қилиш зарур бўлади [Cook et al., 2004; Kreps et al., 2002]. Протеомика бу ташқи муҳит таъсирига ўсимликнинг жавоб реакциясини биокимёвий йўллар билан таҳлил қилишда кучли қурол, жумладан ўсимликка стресс фактор таъсири этишидан олдин ва кейинги ҳолатларини солиштира таҳлил қилиш, ўсимликларда химоя механизмининг ишлаши тўғрисида маълумот олиш мумкин. Протеомика бу геномика соҳасини тўлдириб, транскриптом ва метаболом ўртасида кўприк вазифасини бажаради [Wang и др., 2004; Грей и Heath, 2005]. Ушбу маълумотларни ҳаммасини тўплаб, ўсимликнинг абиотик ва биотик факторлардан химоя механизмини тўлиқ таҳлил қилиш мумкин.

Донли экинлар жумладан буғдойда протеомика соҳасида буғдойнинг захира оқсиллари глиадин ва глютеини оқсилларини электрофоретик таҳлили яхши ўрганилган. Бу оқсиллар буғдой, унинг нон бўлиш сифатини таъминлашда муҳим рол ўйнайди [Müller. S. 1997]. Глютеини оқсиллари глиадин ва глютеини ундаги умумий оқсилнинг 80%ни ташкил қилиб, ҳамирнинг эластиклиги ва чўзилувчанлигини таъминлайди [Gupta R.B., 1989].

Глади́н оқсиллари мономер занжир ҳолида дон оқсилнинг 50%ни ташкил этади ва полиакриламид гелида молекуляр оғирлиги бўйича 4 гуруҳга бўлинади (α -глиадин, β -глиадин, γ -глиадин, ω -глиадин) [Shewry P.R., 1995]. Проламинларнинг асосий гуруҳи бу юқори молекулали глютенин оқсиллари бўлиб, уларни кодлаштирувчи генлар 1-гомологик хромосоманинг узун елкасида жойлашган, α -глиадинлар 6-гуруҳ хромосомаларда γ - и ω -глиадинлар ва паст молекулали глютенинлар (ПМГ) 1-гомологик хромосоманинг калта елкасида жойлашган генлар орқали назорат қилинади [Payne P.I., 1987].

Буғдойнинг проламин оқсилларини ўрганиш унинг клейковинанинг эластиклик хусусиятини таъминловчи ноёб физик-кимёвий хусусияти билан боғлиқ. Охирги 10 йилликларда пролами оқсиллари фаол даражала ўрганилаётганлигига қарамай клейковинанинг комплекс структураси охиригача аниқлангани йўқ (Shewry, 2009; Shewry and Halford, 2002). Шу муносабат билан проламинларни дисульфид хариталаш муҳим аҳамиятга эга, чунки дисульфид боғлар клейковина структурасини шакллантиришда муҳим рол ўйнайди [Wieser, 2007]. Юқори молекуляр оқсил комплексларини ўрганиш нафақат фундаментал аҳамиятга эга, проламинларни функционал тадқиқ қилиш юқори ҳосилли технологик сифат кўрсаткичлари яхшиланган янги навлар яратишда мақсадга йўналтирилган селекцияни ривожлантиришда ҳам муҳим рол ўйнайди [Salekdeh and Komatsu, 2007; Shewry et al., 2008].

2 БОБ Тадқиқот материаллари ва услублари

2.1. Тадқиқот объектлари

Диссертация ишим 2012-2013 йиллар давомида Фанлар Академиясининг ЎЭБ ва генетика институтида бажарилди. Тажриба учун Давлат нав синов комиссиясининг экологик нав синов участкаларида синовдан ўтаётган юмшоқ буғдой навлари ва истиқболли нав сифатида Давлат реестрига киритилган навлар, ҳамда қаттиқ буғдойнинг Мелянопус навидан фойдаланилди. Таҳлил учун олинган барча навларнинг уруғлари Давлат нав синов комиссиясидан олинди. Текширилаётган буғдой навларидан скрининг асосида олинган 10 та кузги юмшоқ буғдой навларини танлаб олинди (2.1.-жадвал):

2.1.жадвал. Кузги юмшоқ буғдой навлари

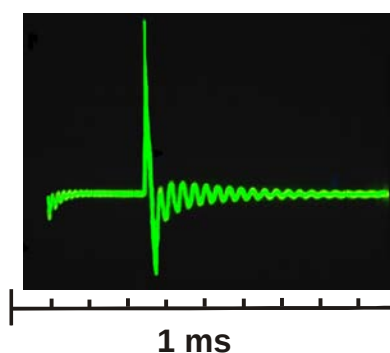
№	Буғдой навларининг номи	Чидамлилик даражаси	Келиб чиққан жой
1.	Матонат	0.9	Андижон
2.	Ҳазрати Башир	0.95	Қашқадарё
3.	Ходжайли	0.75	Қашқадарё
4.	Гора	1	Россия
5.	Олтинқўл	0.95	Ғаллаорол
6.	Уйчи	0.65	Наманган
7.	Звезда	0.8	Россия
8.	Старт	0.5	Россия
9.	Мелянопус	0.95	Ғаллаорол
10.	Келажак	0.9	Ғаллаорол

2.2. Уруғларни электромагнит майдонда ишлов бериш

Уруғларнинг ярмига ЭММ билан ишлов берилди. Қолган ярмидан контрол сифатида фойдаланилди.

Ўсимликнинг қурғоқчилик ва шўрхоқлик стрессиди магнит нурланишнинг таъсир даражасини аниқлаш учун, уруғларни генераторнинг электромагнит майдоннинг 4Гц частотаси билан, ҳамда магнит индукциянинг 500-1000нТл да 30 минут давомида ишлов берилди. Контрол гуруҳдаги уруғларга ишлов берилмади.

Осциллограмма импульси биологик тўқималардаги индуцирланган эквивалент ($R=100\text{ k}\Omega$, $C=10\text{ pF}$) қуйидаги расмда кўрсатилган.



ЭММ интенсивлигини AlphaLab Inc (АҚШ) Компаниясининг АС UHS-2 ЭММнинг ўзгарувчан паст частотали максимал импульс частотаси 50Гц бўлган милигауссметрда ўлчанди.



2.1. расм. АС UHS-2



2.3. Қурғоқчилик ва шўрхокликга чидамлилигини аниқлаш усуллари

Танлаб олинган намуналарни қурғоқчиликга чидамлилик даражасини аниқлашда Т. М. Тимофеева усулига асосланиб [Тимофеев, 2001], уруғларни Петри чашкада $20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ температурадаги термостатда, контрол дистилланган сувда, тажрибадагиларни эса 19% сахароза эритмасида ўстирилди.

Навларни шўрхокликка чидамлилик даражасини аниқлаш учун уруғларни Петри чашкада $20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ температурадаги термостатда, контрол дистилланган сувда, тажрибадагиларни эса 0.5%, 1% ва 1.5% NaCl эритмасида ўстирилди.

Петри чашкага фильтр қоғозни сахароза, ҳамда юқорида кўрсатилган NaCl эритмалари билан намлаб, уруғларни 20 донадан жойлаштирилди. Тажриба уч марта бажарилди.

Уч суткадан кейин ўсиш энергияси аниқланди. Етти суткадан кейин, лаборатория майсаларини фоизларда ҳисобланди. Поя узунлиги ва илдиз узунлик параметрлари бўйича миқдорий ҳисобланди.

2.4. Статистик таҳлил

Олинган натижаларни статистик таҳлилини STATISTICA 6.0 дастури ёрдамида амалга оширилди. Бу дастур АҚШ нинг StatSoft Inc фирмаси томонидан ишлаб чиқилган бўлиб, 1985 йилдан бошлаб статистика иловаларни ишлаб чиқара бошлаган. STATISTICA статистик таҳлилларнинг жуда катта миқдордаги (250 дан ортиқ тузувчи функциялар) методларни ўз ичига олиб, қуйидаги махсуслаштирилган статистик модулга бирлаштирилган:

статистика асоси ва жадваллар, нопараметрик статистика, дисперсион анализ, кўплик регрессияси, чизиксиз баҳолаш, вақт қатори анализи ва олдиндан айтиб бериш, кластерли анализ, факторли анализ, дискриминант функциялар анализи, узайтирилган ҳаёт анализи, каноник корреляция, кўп томонлама шкалларлаш, структур тенгликларни моделлаштириш ва бошқалар.

2.5. Гамма –глиадин оқсилларининг таҳлилида фойдаланилган биоинформацион методлари

Гамма-глиадин оқсилларининг бирламчи структурасини МБ дан FASTA формати асосида олиб, Clustal X(W) дастури ёрдамида текисланди. Ҳамда, шу дастур ёрдамида уларнинг филогенетик дарахти тузилди.

3-БОБ. ОЛИНГАН НАТИЖАЛАР ВА УЛАРНИНГ ТАҲЛИЛИ

3.1. Юмшоқ буғдой навларида шўрхокликка чидамлилик бўйича скрининг ўтказиш

Тупроқ шўрланиши Республикамизда қишлоқ хўжалик экинларини етиштиришда қийинчиликлар туғдирувчи асосий факторлардан биридир, жумладан ғаллачиликда бу стресс кўпроқ сезилади. Тупроқ шўрланиши ўсимликларнинг сув алмашинуви жараёнларига ҳамда ўсиш ва ривожланиш жараёнларига салбий таъсир этиб физиологик жараёнларнинг бузилишига олиб келади [Азимов Р.А. 1989].

Ер шарининг қишлоқ хўжалигида фойдаланиладиган экин майдонининг тўртдан бир қисми турли даражада шўрланган бўлиб, олимларнинг ҳисоблашича 2050 йилга келиб қишлоқ хўжалигида фойдаланиладиган ерларнинг тахминан 50% шўрланиш эҳтимоли мавжуд [Amel A. T.2008].

Тупроқ шўрланиши ўсимликларнинг ўсиши ва ривожланишига, сув алмашинуви ва ион гомеостазнинг бузилишига, фотосинтез ва нафас олиш жараёнларининг секинлашишига ҳамда ҳосилдорликнинг пасайишига олиб келади.

Ўтган асрнинг 50- йилларида Б.П.Строганов ўсимликларда хлоридли ва сульфатли шўрланишнинг таъсирида пайдо бўладиган белгиларни аниқлади. Булар асосида ионларнинг захарли (токсик) таъсири тўғрисидаги концепцияни илгари сурди. Бу концепцияга асосан ҳар хил ионлар метаболизмда махсус захарли самараларга олиб келадиган ўзгаришларга олиб келади. Ҳозирги вақтда тузларнинг осмотик ва токсик таъсири ҳужайра даражасида зарарловчи асосий факторлар эканлар аниқланган. Ионларнинг токсик таъсири кам ўрганилган. Маълумки, юқори концентрациядаги ионлар ҳужайра мембранасига зарарли таъсир этиб, ферментларнинг фаоллигини камайтиради, ҳужайра ҳаёти учун зарур бўлган жараёнлар ҳужайранинг бўлиниши,

углерод ассимиляцияси, минерал озиқа элементларини ютилиши каби жараёнларни бузади. NaClнинг 0,4М дан юқори концентрацияси гидрофоб-электростатик мувозанатни бузиш ҳисобига оксил молекуласи структурасини таъминловчи кўп ферментларни парчалайди. Бироқ тузнинг зарарли таъсири анча паст концентрацияда (0,1М ва пастроқ) сезиларли даражада бўлади [Кузнецова А.А. 2001].

Маданий ўсимликларнинг тупроқдаги сульфат ва хлор ионларига чидамлилиги генотип ва муҳитнинг ўзаро муносабатига боғлиқ бўлиб, бунда онтогенезнинг бошланғич этапларида асосан генотипга боғлиқ бўлади, муҳитнинг таъсири эса кечроқ сезилади. Шу муносабат билан ҳам биз ўз тажрибаларимизни Республикадаги бир неча бугдой навларида шўрхокликка жавоб реакциясини скрининг қилиш мақсадида NaCl тузининг (х.ч) уч хил концентрациясида ва назорат сифатида дистилланган сувда умумий унувчанлигини таҳлил қилдик.

Олинган натижалар 3.1.1-расмда график ҳолида келтирилган. Графикдан кўришиб турибдики ўсимлик онтогенезининг бошланғич этапларида ҳар хил генотипларда ўсиш энергияси ҳар хил бўлиб, баъзи гентиплар оддий шароитда 100 фоиз униб чиққан бўлса, бошқалари 60 фоиздан 90 фоизгача, Садаф навида эса унувчанлик 60 фоиздан ҳам паст эканлиги кузатилди. Ушбу маълумот катта аҳамиятга эга бўлиб, кишок хўжалик экинларида, жумладан бугдойда турли биофизик ёки физиологик жараёнларни таҳлил қилишда биринчи навбатда навнинг генетик потенциалига катта эътибор бериш зарур. Ҳар қандай физиологик ёки биофизик тадқиқотларда нав потенциалига эътибор бермаслик катта хатоликка олиб келишиги ёки ишончли хулоса чиқаришга тўсқинлик қилиши мумкин.

Бизнинг натижаларимизда юмшоқ бугдойнинг турли навларида атроф муҳитнинг экстремал факторларига таъсирини моделлаштирилган ҳолда уч

хил концентрациядаги тузларнинг унувчанликка ва ўсиш энергиясига таъсирини ўргандик. 0,5%ли NaCl эритмасида барча навлар назоратдаги вариантга нисбатан яқин натижалар кўрсатди. 1%ли NaCl кўпгина навларнинг унувчанлигига кескин таъсир этганлигини кузатдик. Ўрганилган навлардан Фарғона, Замондош, Садаф ва старт навларида унувчанлик кескин тушиб кетди, 1,5% ли эритмада эса бу навларда умуман уруғ униб чиқиши кузатилмади. Бу олинган натижалар ушбу навларга эритмадаги Na катионлари ёки Cl анионлари хужайра мембранасига кучли заҳарли таъсир этганлиги мумкинлигини кўрсатади. Бу навлар ичида Бардош, Навоий 1, Эмир ва Аср навлари тузли эритмани ўрганилган барча концентрацияларида юқори унувчанлик потенциалига эга эканлигини кўрсатди.

Олинган натижаларда хулоса қилиб шуни айтиш мумкинки, буғдойнинг турли хил генотиплари ташқи муҳитнинг экстремал факторларига турлича жавоб беради ва ўсимлик метаболизмини ҳамда физиологик жараёнларнинг механизмини ўрганишда биринчи навбатда ўрганилаётган генотипнинг генетик потенциалини таҳлил қилиш зарурлигини билдиради. Ўрганилган навлардан Фарғона, Замондош, Садаф ва Старт навларининг генетик потенциаллари жуда паст, Бардош, Навоий 1, Эмир ва Аср навларининг эса тупроқнинг шўрланганлигига чидамлилик потенциаллари юқори эканлиги аниқланди.

3.2. Буғдойнинг айрим навларида қурғоқчиликка чидамлиликнинг физиологик-биокимёвий асослари

Ҳар бир навнинг уруғи маълум бир популяциядан иборат бўлиб, уруғларнинг баъзи бирлари юқори осмотик босимда яхши унса, бошқалари паст осмотик босимда яхши унади. Шунинг учун ҳам популяцияда бу гуруҳларнинг қайси бирининг частотаси қанчалик юқори бўлса, уларнинг

маълум бир ўртача осмотик босимда унувчанлиги шунчалик юқори бўлади [Дроздов О.А., 1986] .

Ўсиш энергияси бу маълум бир муддат ичида нормал ўсиб чиққан уруғлар сони билан баҳоланади. Ўзбекистон шароитида буғдой навлари асосан кузги муддатларда экилиб, уларнинг унувчанлик энергияси катта амалий аҳамиятга эга. Чунки экилган уруғ ғўза орасига экилиши ёки очик майдонга экилишидан қатъий назар, қанча тез ва тўла униб чиқса унинг қишлоқ жараёни ҳам шунчалик яхши ўтади ва унинг кейинги фазаларда ривожланиши яхши бўлади. Агар навнинг унувчанлиги паст бўлиб, тўла униб чиқунча қишқи совуқ бошланиб кетса, яхши унмаган ўсимликларнинг қишга чидамлилиги ҳам суст бўлиб, охир оқибатда умумий ҳосилдорликка ҳам салбий таъсир ўтказади. Кўп ҳудудларда буғдойнинг кеч экилиши унинг кузда яхши униб чиқиш имкониятини бермайди, кўп ҳолларда эса етарли намликнинг бўлмаслиги ҳам буғдой уруғини тўла униб чиқишини камайтириб юборади. Бу албатта ҳосилдорликка салбий таъсир этмай қолмайди. Шу муносабат билан ҳам яратилаётган ва четдан интродукция қилинаётган буғдой навларини сув билан кам таъминланган шароитида ўзини қандай тутишини скрининг қилиш ва албатта навларни районлаштиришда ва экиш муддатларини ҳамда агротехник тадбирларни ишлаб чиқаришда навнинг ушбу хусусиятларига эътибор бериш ва зарур бўлган ҳолларда қўшимча агротехник тадбирларни қўллаш буғдойдан юқори ҳосил олиш ва тупроқ иқлим шароитидан самарали фойдаланиш имкониятини беради. Республиканинг Давлат нави синаш комиссиясида экологик синовдан ўтаётган ва келиб чиқиши турли географик ҳудудлардан бўлган нави намуналарини қўғқочликка чидамлилиги бўйича скрининг ўтказилганда бу навлар турли унувчанлик энергиясига эга эканлиги маълум бўлди. Тажрибалар юмшоқ буғдойнинг 9 та янги нави ва қаттиқ буғдойнинг энг кенг тарқалган Мелянопус навларида олиб борилди. Назорат учун олинган намуналар оддий сувда ва магнит майдони билан ишлов берилган вариантларда олиб борилган бўлса,

курғоқчиликка чидамликни баҳолаш учун сахароза препарати билан ишлов берилган вариантларда олиб борилди. Олинган натижалар 3.2.1- жадвалда келтирилган. Жадвалда келтирилган натижалар таҳлиliga эътибор берсак Звезда, Старт, Матонат, Ходжайли ва Уйчи навларида оддий шароитда сув билан ивитиb экилганда унувчанлик энергияси анча паст бўлиb, еттинчи суткага бориb бошқа навлар билан тенглашиб олганлигини кузатдик. Еттинчи кунга бориb эса фақат Старт ва Ходжайли навларидан ташқари бошқа навларда умумий унувчанлик 80-100 фоизни ташкил этди. Бу кўрсаткич методик нуқтаи назардан тўла унувчанлик ҳисобланиb, унувчанликнинг 10-15 фоиз кам бўлиши бу тажрибадаги техник хатолик ҳисобланади ва бу кўрсаткич умумий баҳолашга салбий таъсир этмайди. Бу вариантдаги намуналар магнит майдонида ишлов берилганда ҳам умумий кўрсаткичда сезиларли ўзгариш кузатилмади.

Сунъий курғоқчилик фонини яратиш учун сахароза препарати билан ишлов берилганда умумий унувчанлик кескин тушиб кетиши кузатилди. Оддий сахароза билан ишлов берилган вариантда учинчи суткада фақат айрим навлардагина 10-20 фоиз ўсимталар пайдо бўлган бўлса, еттинчи суткага бориb ҳам ўзгариш жуда кам бўлди ва айрим варианлардагина ўсиb чиққан ўсимталар сони 10 фоизгача кўпайганлиги кузатилди. Старт ва Ходжайли навларида еттинчи суткада ҳам ўсимталар пайдо бўлмади. Ушбу вариантга магнит билан таъсир этирилганда эса умумий унувчанлик нисбатан кўпайганини, еттинчи суткага бориb эса деярли барча намуналарда ўсимталар пайдо бўлганлигини кузатдик. Оддий курғоқчилик шароитида умуман унмаган Стар ва Ходжайли навларида ҳам магнит билан ишлов берилганда еттинчи кунга бориb 20 фоиздан 40 фоизгача ўсимталар пайдо бўлганлиги кузатилди. Шунга қарамай умумий ўсиb чиққан ўсимталар сони назоратдагига нисбатан икки баробар кам бўлиb, энг кам курғоқчилик шароити ҳам уруғларнинг унувчанлигига салбий таъсир кўрсатиши аниқланди. Уруғ-

ларни магнит билан ишлов бериш эса энг экстремал шароитларда ҳам уруғларни униб чиқишини таъминаши аниқланди.

Жадвал 3.2. 1.

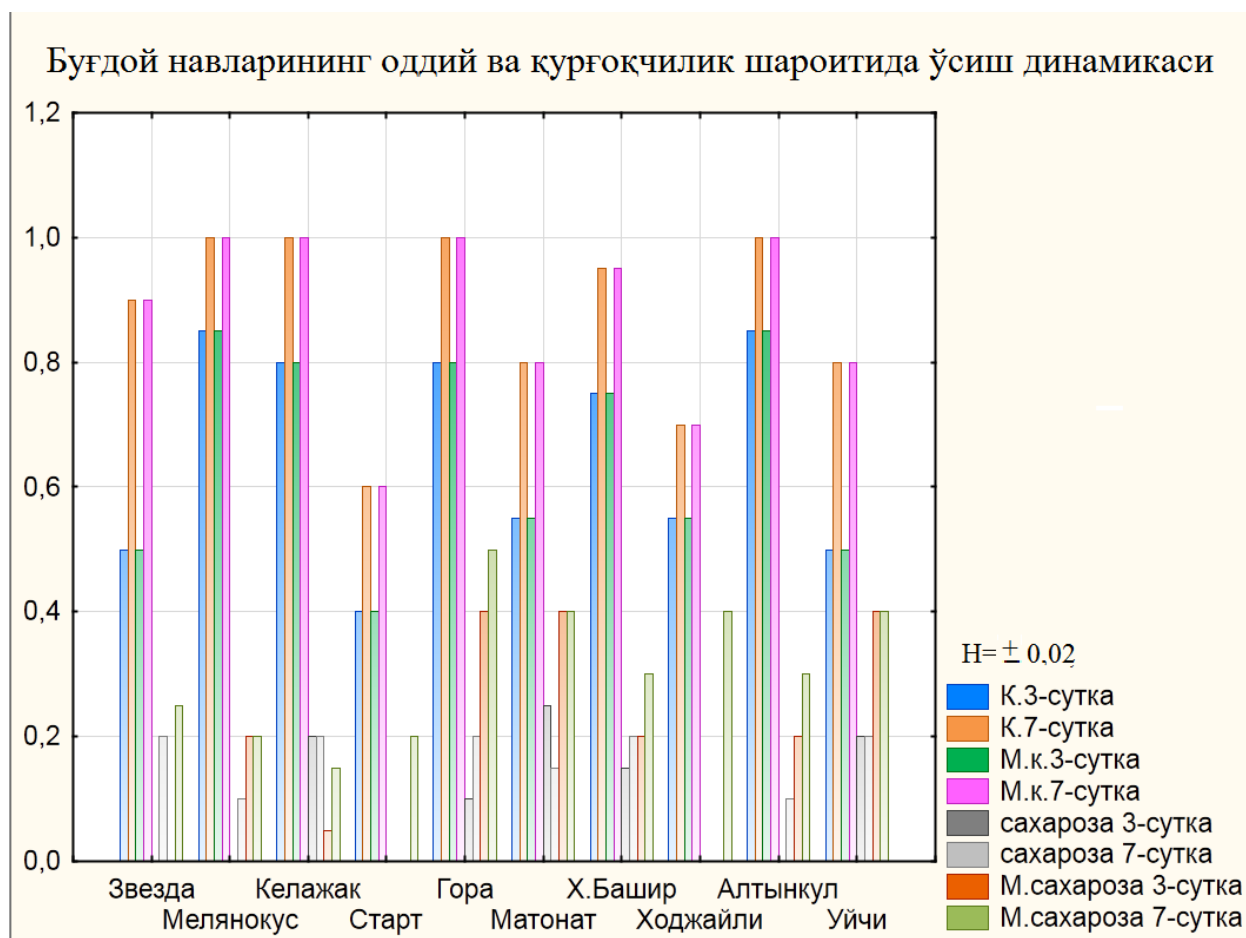
Бугдойнинг ҳар хил намуналарида қурғоқчиликка чидамликнинг скринг натижалари

№	Навлар	Назорат		Назорат +ММ		Сахароза		Сахароза +ММ	
		3-сутка	7-сутка	3-сутка	7-сутка	3-сутка	7-сутка	3-сутка	7-сутка
1	Звезда	0,5	0,9	0,5	0,9	0	0.2	0	0.25
2	Мелянокус	0,85	1	0,85	1	0	0.1	0.2	0.2
3	Келажак	0,8	1	0,8	1	0.2	0.2	0.05	0.15
4	Старт	0,4	0,6	0,4	0,6	0	0	0	0.2
5	Гора	0,8	1	0,8	1	0.1	0.2	0.4	0.5
6	Матонат	0,55	0,8	0,55	0,8	0.25	0.15	0.4	0.4
7	Ҳазрати Башир	0,75	0,95	0,75	0,95	0.15	0.2	0.2	0.3
8	Ходжайли	0,55	0,7	0,55	0,7	0	0	0	0.4
9	Олтинкўл	0,85	1	0,85	1	0	0.1	0.2	0.3
10	Уйчи	0,5	0,8	0,5	0,8	0.2	0.2	0.4	0.4

Олинган натижалардан шундай хулоса қилиш мумкинки, уруғ экилгандан кейин намликнинг етишмаслиги уруғни униб чиқишини кескин камайтириб юборади. Магнит майдонида ишлов бериш эса маълум миқдорда уруғларнинг унувчанлигини кучайтиради.

3.2.1.-расмда ўрганилган нав намуналарида оддий ва қурғоқчилик шароитда ўстирилгандаги унувчанлик энергияси ва ўсиш динамикаси график ҳолида келтирилган. Ушбу графикдан кўриниб турибдики ўрганилган намуналардан Мелянопус, Келажак, Гора ва Олтинкўл навларида оддий шароитда

ва магнит билан ишлов берилган шароитда унувчанлик 100фоиз бўлган бўлса, қурғоқчилик шароитида кескин тушиб кетиши кўрсатилган.



3.2.1. расм. Сунъий яратилган қурғоқчилик шароитида бугдой навлари скрининги

3.3. Бугдой ўсимликларининг унувчанлигига ва ўсишига шўрланишнинг таъсири

Қишлоқ хўжалик экинлари ичида галофит ўсимликлар деярли йўқ, экинларнинг асосий қисми тупроқ шўрланишига таъсирчан [Балнокин ва бошқалар, 2005]. Лекин бу экинлар ичида ташқи муҳитнинг экстремал шароитлари жумладан, токсик ионларга нисбатан чидамли бўлган тур ва навлар мавжуд. Ўзбекистоннинг суғориладиган майдонларининг катта қисми турли даражада шўрланган бўлиб, айниқса Оролбўйи ҳудудларида бу

муаммо кейинги йиллардан энг долзарб муаммолардан бўлиб қолмоқда. Республиканинг барча селекционер олимлари янги нав яратишда биринчи навбатда атроф муҳитнинг экстремал шароитларига чидамлилигига эътиборни қаратса, биологиянинг бошқа соҳа олимлари бу чидамлиликнинг физиологик механизмини ўрганишга кўпроқ эътибор беради.

Маълумки, Ўзбекистон ғалла мустақиллигига эришишида чет давлатларида, жумладан Россиянинг Краснодар ўлкасидан кўплаб биологик кишки интенсив типдаги буғдой навлари келтириб, бугунги кунда бу навлар республиканинг суғориладиган майдонларини 80 фоизга яқинини эгаллаган. Бу навлар интенсив типдаги юқори ҳосилдор навлар бўлгани учун ҳам, тупроқда оптимал шароит бўлишини кўпроқ талаб этади. Сув билан камроқ таъминланган, ҳамда тупроқ юқори даражада шўрланган майдонларда бу навлар кутилган натижа бермай, иқтисодий томондан паст самарага эга бўлмоқда. Бундай тупроқ шароитига эга бўлган ҳудудларга нисбатан чидамли навларни экиш ёки физиологик усуллар билан навнинг чидамлилигини ошириш зарур.

Шу мақсадда, биз лаборатория шароитида Ўзбекистон нав синаш комиссиясидан синовдан ўтиб, истикболли деб танлаб олинган буғдой навларидан ўнтасини танлаб олиб, шўрхоклик шароитида унувчанлиги ва ўсиш энергиясини кузатдик. Тажриба учун олинган навларни уч хил концентрациясидаги тузли сувда ва магнит тўлқини билан таъсир эттирилиб, назорат учун дистрилланган сувда увитиб 16 та вариантда 4 қайтаришда лаборатория шароитида термостатда 24 °C иссиқликда ундириб ўргандик. Тажриба натижалари 3.3.1 жадвалда берилган.

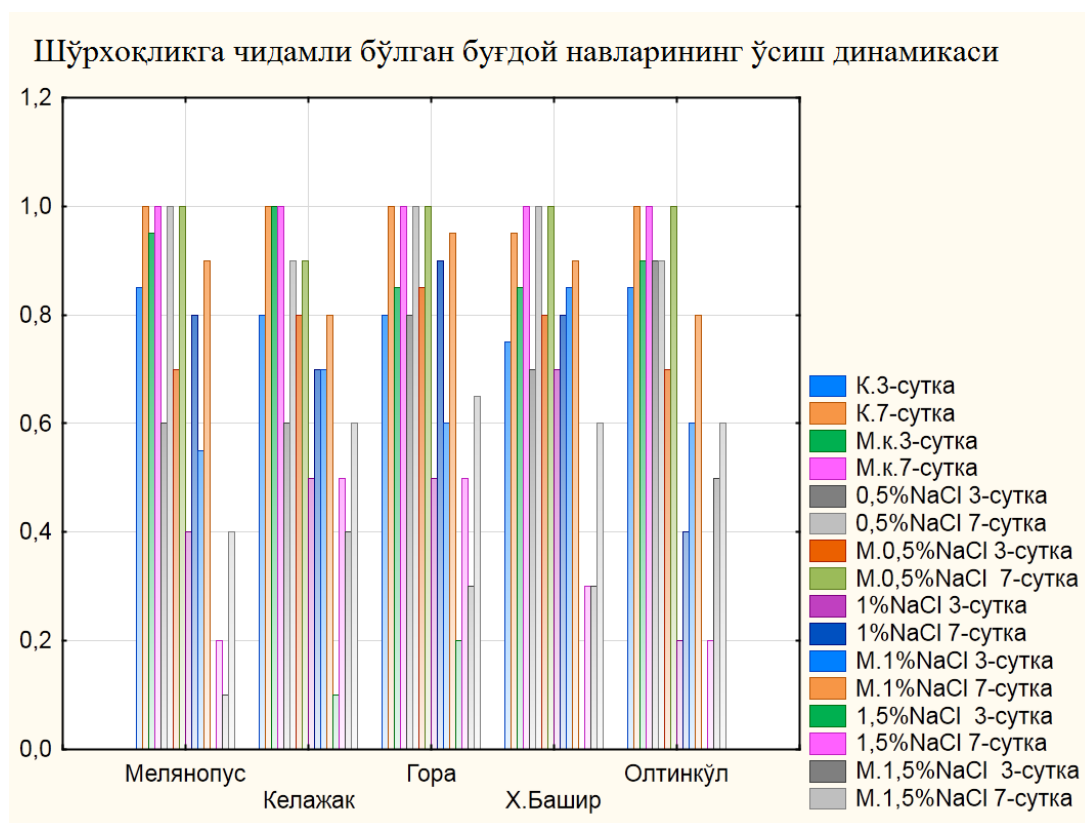
Жадвалдан кўриниб турибдики, оддий сувда тажриба учун танлаб олинган навларнинг унувчанлиги деярли бир бирига яқин бўлиб, фақат Старт ва Хожайли навларида бу кўрсаткич бироқ пастроқ. Ўсиш энергиясига аҳамият берадиган бўлсак, бу ерда навлар орасидаги ўзгарувчанлик анча катта эканлиги кузатилди. Бу кўрсаткични биз уч суткада ва 7 суткадан кейин

униб чиққан ўсимликлар сонига қараб аниқладик. Бунда 3 суткада Звезда ва Уйчи навларида 50 фоиз, Старт навида 40 фоиз, Матонат ва Ходжайли навларида 55 фоиз унувчанлик кузатилган бўлса, Мелянопус, Келажак, Гора, Хазрати Башир ва Олтинкул навларида 75-85 фоизгача уруғ униб чиққани кузатилди.

Назорат вариантдаги уруғларни магнит билан ишлов берилган вариантда эса унувчанлик ўртача 10 фоизгача ўсганлигини кузатдик. Хожайли ва Уйчи навларида магнит таъсирида умумий унувчанлик энергияси 20-30 фоизгача кўтарилди. Туз билан ишлов берилган вариантларда энг паст концентрацияли шароит 0,5% ли тузли эритма, адабиётларда қабул қилинган усуллар бўйича бу эритма тупроқнинг паст даражада шўрланишига яқин деб олинади. Бу вариантда умимий унувчанлик баъзи навларда 10 фоизгача пасайган бўлса, Уйчи ва Старт навларида унувчанлик 30 фоизгача пасайиб кетди. Унувчанлик энергиясини уинчи кундаги ўсиб чиққан ўсимталарга нисбатан баҳолаганимизда, бу концентрациядаги тузли муҳит бу унувчанликни ўртача 10-20 фоизгача пасайтирган бўлса, Матонат ва Гора навларида таъсир этмагани кузатилди. Бу концентрациядаги намуналар магнит билан ишлов берилганда умумий ўзгарувчанлик назоратга яқин бўлди.

Ўртача шўрланган шароитга яқин бўлган 1%ли тузли эритмада ундирилиб кўрилганда тузнинг таъсири сезиларли даражада бўлиши аниқланди. Умумий унувчанлик 10-20 фоизгача пасайган бўлсада, Звезда, Олтинкул ва Уйчи навларида унувчанлик 50%гача пасайганлиги кузатилди. Бу концентрация барча навларда унувчанлик энергиясига кучли таъсир этиб, учинчи суткада кўп навларда 20-30 фоизгина ўсимталар униб чиқди. Биргина Хазрати Башир навида бу кўрсаткич юқори бўлиб, 70 фоиз ўсимталар учинчи кундаёқ ўсиб чиқди. Еттинчи суткага борганда эса униб чиққан ўсимталар 80 фоизга кўтарилди.

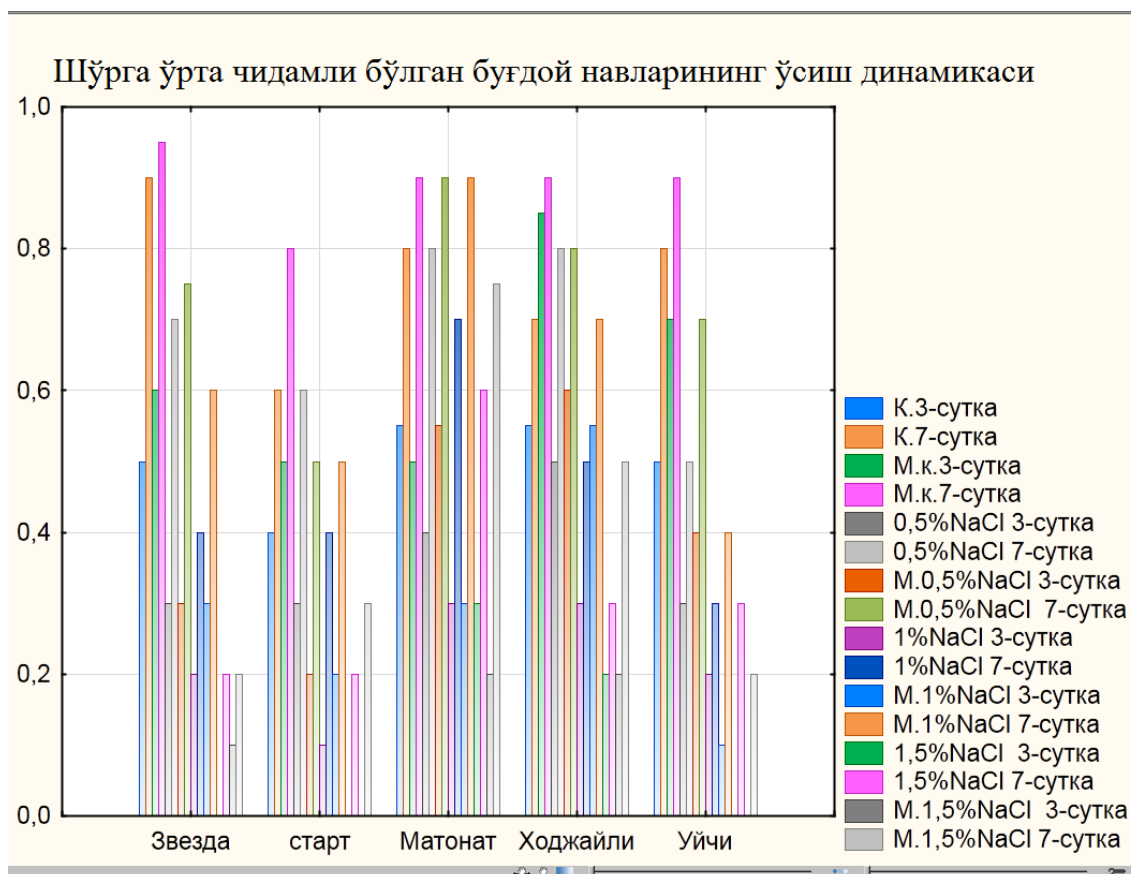
Натрий хлорнинг 1,5% ли эритмаси амалиётда кучли шўрланган тупроқ шароитига яқин бўлиб, бундай шароитда жуда кўп экин турларининг унувчанлиги ва ҳаттоки яшаб қолиши қийин бўлади. Шундай ҳолатни буғдойда ҳам кузатиш мумкин. Биз ўрганган намуналарда кучли шўрланиш шароитида учинчи суткада жуда кам навларда 10-20 фоизгача униб чиққан ўсимталар бўлган бўлса, еттинчи суткадан кейин умумий унувчанлик 20-30 фоизни ташкил этди. Уйчи навида эса бу концентрацияда умуман ўсиб чиқмади. Келажак ва Гора навларида 50%, Матонат навида 60% униб чиққан ўсимталар кузатилди. Бу вариантни магнит билан ишлов берилганда умумий унувчанлик 10-20 фоизгача кўтарилганлиги, ҳаттоки Уйчи навида ҳам 20 фоиз ўсимта пайдо бўлганлигини кузатдик.



3.3.1-расм. Сунъий яратилган шўрхоқлик шароитида буғдой навлари скрининги.

3.3.1 – жадвални умумий таҳлили шуни кўрсатадики, ўрганилган навлар ичида ўртача ва кучли шўрланган тупроқ шароитлари учун Келажак,

Гора, Матонат навларини тавсия этиш мумкин, Ҳазрати Башир навини эса ўртача шўрланган ҳудудларга тавсия этиш мумкин. Магнит билан ишлов бериш ўсимликларда умумий унувчанликни 10-20 фоизгача кўтариши мумкин эканлиги аниқланди. Бу ҳолатни физиологик нуқтаи назардан тушунтирадиган бўлсак, уруғ унаётган муҳитга натрий хлорид тузининг қўшиши хужайрадаги осмотик босимни ўзгартириб юборади ва бу босимни ортиб бориши хужайрага сувнинг ўтишини қийинлаштиради, натижада эса тузли муҳитда ўсимликнинг униш жараёни секинлашади. Лекин уруғларни магнит тўлқини билан ишлов бериш хужайрадаги шу осмотик босимга таъсир этиши ва хужайра қобиғидаги ўтказувчанлик хусусиятини нисбатан кўтариши ҳисобига унувчанлик энергияси ортади ва уруғнинг унишини кучайтиради.



3.3.2-расм. Сунъий яратилган шўрхоқлик шароитида буғдой навлари скрининги.

3.3.1.- 3.3.2. – расмда ўрганилган нав намуналарида оддий ва шўрхоқлик шароитда ўстирилгандаги унувчанлик энергияси ва ўсиш динамикаси

график ҳолида келтирилган. Ушбу графикдан кўриниб турибдики ўрганилган намуналардан Мелянопус, Келажак, Гора ва Олтинкўл навларида оддий шароитда ва магнит билан ишлов берилган шароитда унувчанлик 100 фоиз бўлган бўлса, шўрхоклик шароитида кескин тушиб кетиши кўрсатилган.

Хулоса қилиб айтганда, турли даражадаги туз концентрациялари ўсим-ликнинг ўсишига салбий таъсир этади, уруғларни магнит билан ишлаш эса унувчанликни нисбатан кучайтиради.

3.4. Турли даражада шўрланиш ва қурғоқчиликнинг илдиз ва поя узунлигига таъсири

Ўсимликнинг илдиз узунлиги қурғоқчиликка ва тупроқ шўрланишига чидамлик ва ҳосилдорлик ўртасида тўғри боғланиш мавжуд. Ўсимликни турли ўсиш фазаларида тупроқнинг ҳар хил чуқурлигидан намликни сўриб олиши барча органларнинг ривожланиши ва ўсимлик функцияларини таъминлаши илдиз системасининг қанчалик ривожланганлигига боғлиқ, шунинг учун ҳам селекцияда қурғоқчиликка чидамликни ўрганишда илдиз системасининг ривожланишига алоҳида аҳамият берилади [Иванова Е.В. 2010].

Маълумки, илдиз сўриш кучи ҳисобига тупроқ эритмасидаги минерал тузлар сув оқими билан ёш ўсимталарнинг ҳужайра қобиғидаги тешикчалар орқали киради ва сўнг ўсимликнинг тупроқ усти органларига транспортировка қилинади. Бироқ, тирик ҳужайранинг ташқи яримўтказувчи цитоплазматик мембрана қавати орқали сувдаги ионлар пассив ҳолда, яъни кўшимча энергия сарф қилмай концентрация градиенти асосида кўпдан кам томонга диффузия ҳолида ўтиши мумкин. Лекин белгиланган (меченний) атомлар ёрдамидаги тадқиқотлар озуқа моддаларнинг ютилиши ва унинг кейинги ўсимлик бўйича ҳаракати диффузия ҳолатидан 100 баробар тез ўтишини

аниқлади. Бу ўсимлик томонидан озуқа моддаларининг ютилиши шунчаки диффузия ҳолатида эмас, балки фаол физиологик жараён бўлиб, илдизнинг ҳаётчанлиги билан узвий боғланган ва албатта энергия сарф қилишни талаб этади.

Озуқа моддаларининг кириши биринчи этапда цитоплазматик мембрананинг ташқи қаватида ионларнинг ютилиши билан боғлиқ. Бу икки қават фосфолипидлардан иборат бўлиб, улар орасида оксил молекулалари жойлашган. Цитоплазматик мембрананинг мозаик структураси ҳисобига алоҳида участкалари мусбат ва манфий зарядларга эга бўлади. Булар ҳисобига бир вақтда ўсимликка ҳам анионлар ҳам катионлар ҳам кира олади [Смирнов П.М. 2012]

3.4.1. жадвалда тузнинг турли концентрацияли эритмаларида ва сахароза таъсир эттирилганда ўрганилган навлардаги илдиз системасининг ривожланиши назоратга фоиз нисбатида ҳисобида берилган. Тажриба сифатида барча вариантларга магнит майдони таъсир эттирилиб кўрилган. Жадвал маълумотларини тахлили шуни кўрсатадики, назорат вариантынинг ўзидаёқ ўсимталарнинг илдиз узунлигининг навлар орасидаги ўзгарувчанлиги катта бўлиб, уларга магнит майдони таъсир эттирилганда илдиз системасининг узайиши сезиларли даражада ўзгарганлиги кузатилди. Унувчанлиги юқори бўлган Мелянопус, Матонат ва Хазрати Башир навларида магнит таъсири сезиларли бўлмасда бошқа навларда нисбатан узунлашганини сезиш мумкин.

Турли концентрациядаги тузли эритмаларда ўстирилганда тузнинг концентрацияси ошиб борган сари илдизнинг узунлиги барча ўрганилган навларда генотипик потенциалига мос равишда камайиб борди ва 1,5 фоизли эритмада эса юқорида келтирилгандек Старт ва Уйчи навларида илдиз умуман ўсмаган бўлса. Магнит майдони билан ишлов берилган вариантда илдиз пайдо бўлганлиги кузатилди. Тузли эритманинг 0,5 ва 1% ли эритма-

ларида ўстирилган вариантларда магнит майдонининг таъсири сезиларли даражада бўлди.

Қурғоқчиликка чидамлилиқни ўрганиш мақсадида сахарозо эритмасида ўстирилганда барча навларда илдиз назоратга нисбатан жуда калта бўлиб, бир сантиметрга ҳам етмаган бўлса, магнит билан ишлов берилган вариантда нисбатан узайганлиги кузатилди.

3.4.2. жадвалда шу тажрибада олинган ўсимталарда поянинг узунлиги келтирилган бўлиб, олинган натижалар илдиздаги натижаларга яқин. Лекин 1.5% ли тузли эритмада ўсимталарда илдиз системаси нисбатан яхши ривожланган бўлса, поя узунлиги кескин камайиб кетган-лигини кузатдик. Бу вариантга магнитнинг таъсири сезиларли даражада поя узунлигини оширган бўлса, стресс факторларнинг кейинги кучлироқ таъсирларида, жумладан 1,5% ли туз эритмаси ва сахароза қўшилган эритмаларда магнитнинг таъсири ҳам унчалик таъсир етмаганлигини кузатдик.

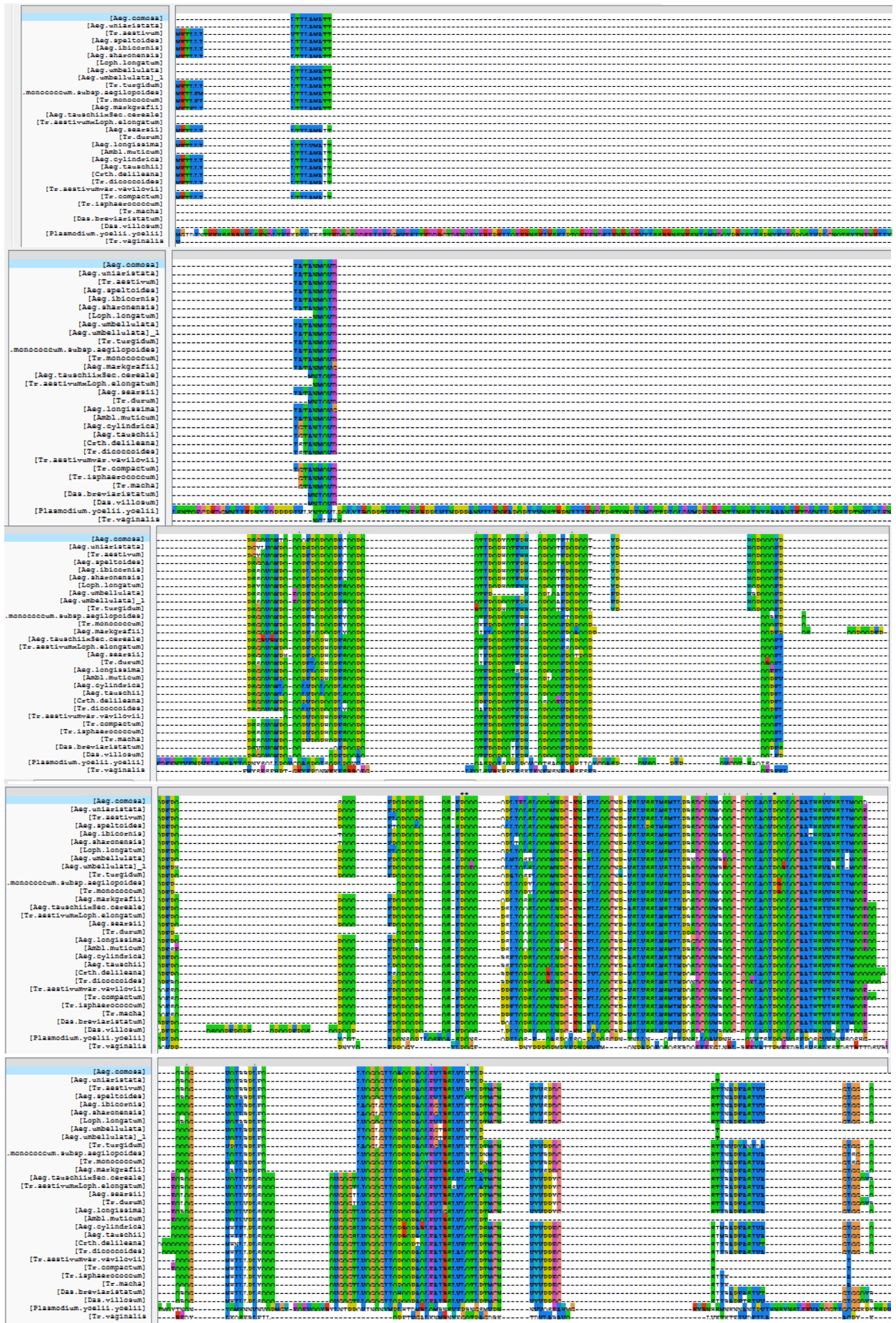
Олинган натижаларнинг таҳлили шуни кўрсатадики, ташқи муҳитнинг ҳар қандай стресс факторларининг (шўрхоклик, қурғоқчилик) кучи ортиб борган сари ўсимликларнинг унувчанлиги ва ўсиш энергияси камайиб боради. Бу албатта тупроқдаги захарли ионларнинг ўсимлик илдиз тўқималарига салбий таъсири билан боғлиқ. Уруғни паст частотали магнит майдони билан ишлов бериш маълум даражада захарли ионларни тўқималарга киришини қийинлаштиради ва ўсимлиқни зарарланишдан сақлайди. Қурғоқчилик шароитида эса хужайра меристемасини қуриб қолишдан сақлаб, кам миқдордаги сувни парланиб кетишига йўл қўймай, хужайрани ўзлаштиришига ёрдам беради.

3.5. Ташқи муҳит стресс факторлари таъсирини ўрганишда гамма –глиадин оксилларининг таҳлили

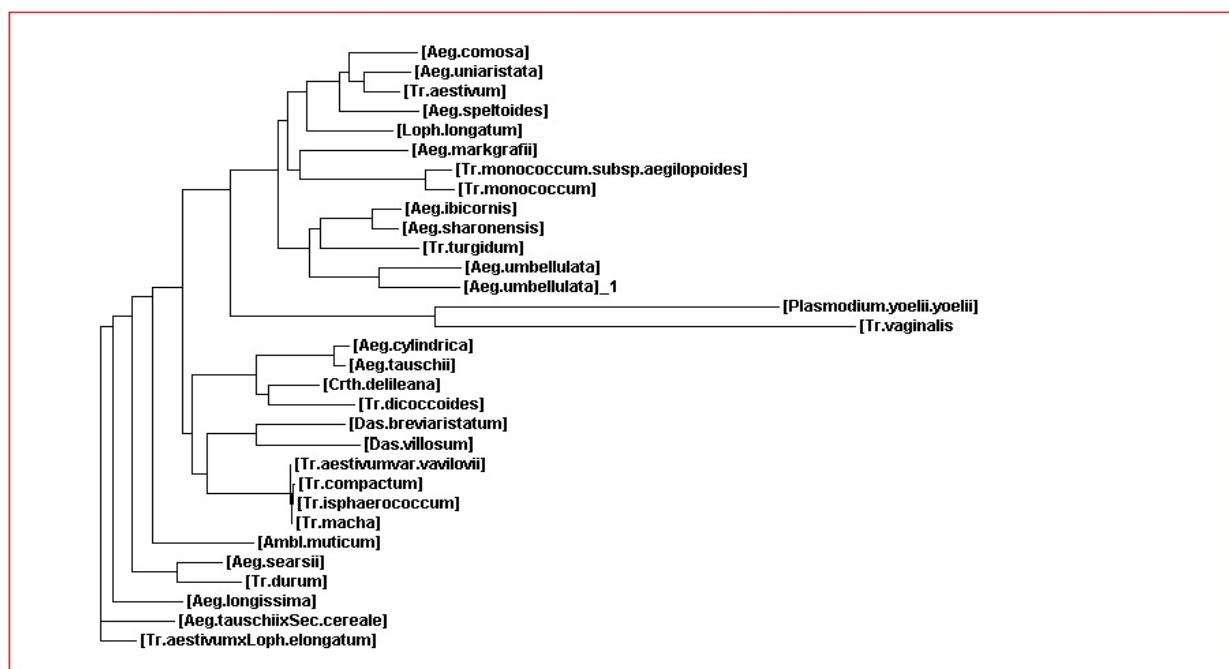
Охирги икки ўн йилликларда бир неча геномларни секвинлаш кўп миқдорги генлар кетма-кетлигини аниқлаш имкониятини берди. Бироқ генлар экспрессияси ва функцияси билан боғлиқ бўлган кўплаб саволлар хали ечилмаган. Хужайранинг геномнинг кўчирадиган қисми оксиллар бирлашмасидан иборат бўлган протеомни тадқиқ қилиш алоҳида хужайра ва бутун организмнинг функционал ҳолати билан боғлиқ бўлган генларни идентификациялашда янги имкониятларни очади. Генлар махсулоти бўлган оксилларни замонвий усулларни қўллаш йўли билан ўрганиш генларнинг нозик структураси ҳақида муҳим маълумотлар олиш имконини беради ва геном тадқиқотларини тўлдиради. Ўсимликларни протеом таҳлили ҳар хил генетик масаларни ечишда муваффақиятли қўлланилмоқда. Булар ўсимликларнинг турли органларида ва ривожланишнинг турли босқичларида биотик ва абиотик стресс ёки бошқа таъсирларга жавоб ҳолидаги генлар экспрессияси, гентипларни солиштириш, мунант шаклларни тавсифлашда, линияларни дифференциациялашда, филогенетик кариндошликларни тиклашда ва табиий популяциялардаги ўзгарувчанликни генетик структурасини ўрганишда қўлланилмоқда.

Бу йўналишдаги бизнинг дастлабки тадқиқотимиз Clustal W биоинформатик дастури ёрдамида NCBI маълумотлар базасидан гамма глиадинларнинг аминокислоталар кетма-кетлигини тадқиқ қилдик.

Clustall W дастури бўйича олинган натижаларда аминокислоталарни солиштирма таҳлили ўсимликлар туркумида бу оксил турлича ирсийланиши аниқланди.



Маълумотлар базасидан олинган гамма глиадинлар эволюцион келиб чиқишни тахлил қилиш имкониятини берди. 3.5.1-расмда келтирилган дендиограммада бошоқлилар оиласига мансуб ўсимликларнинг гамма-глиадинларининг бирламчи структураси бўйича эволюцион боғлиқликлари кўрсатилган. Дендиограммадан шундай маълумотларни олиш мумкинки, гексаплоид буғдой *T.aestivum* эгилопсларнинг *Aeg. uniarstata* ва *Aeg.speltoides* гурухига *Тритикум* туркумидан эса *T.monococcum* и *T.turgidum* турлариг яқин жойлашган. Дорофеевнинг ананавий таксономияси ва янги генетик таксономия GRIN (Germplasm Resources Information Network) га мувофиқ қаттиқ буғдой *T.durum* (ёки macaroni wheat) ва *T.turgidum* турига мансуб бўлган буғдойлар битта таксономик гурухга киритилган, гамма глиадин структураси маълумотларига кўра эса қаттиқ буғдой *T.durum* бошқа секцияда *T.turgidum*.буғдойидан узоқда жойлашган.



5.4.1-расм. Бошоқлилар оиласига мансуб ўсимликларнинг гамма-глиадинларининг бирламчи структураси бўйича эволюцион боғлиқликлари кўрсатилган дендиограммада

Буғдойнинг проламин оксилларини янада чуқурроқ биоинформатик таҳлил қилиш на фақат эволюцион қариндошлик муносабатларини таҳлил қилиш, балки буғдой ўсимлигига ташқи стресс факторлар таъсир қилганда стресс оксилларнинг химоя реакцияси механизмини ҳам ўрганиш имкониятини беради.

Олинган натижаларнинг муҳокамаси

Қишлоқ хўжалигида ҳосилдорликни оширишнинг турли усуллари мавжуд. Бугунги кунда энг кенг қўлланиладигани бу кимёвий минерал ўғитлар ёрдамида ҳосилдорликни кўтаришдан иборат. Кўп ҳолларда суғориш йўли билан, тупроқнинг юқори қаватидаги минерал ўғитлар ўсимлик илдизи ета олмайдиган чуқурроққа (тахминан 60-70 см) ювиб юборилади. Кейин бу минерал ўғитлар сизот сувлари орқали дарёларга бориб тушади ва атроф муҳитни ифлослантиради. Органик ўғитларни қўллаганда бу ҳоллар юз бермайди, лекин органик ўғитлар ўзлаштириладиган барча майдонларга етмайди. Хуллас ҳосилдорликни кўтаришни бошқа усуллари кидириш зарурияти пайдо бўлди. Мақсад, бор минерал ва органик ўғитлардан фойдаланган ҳолда ўсимликнинг бор генетик ва физиологик потенциалини кўтариш. Бу соҳада ҳам ўсиш ва ривожланишни тезлаштирувчи стимуляторлар ишлатила бошланди. Кўпроқ қизиқишни уруғ, пиёз, ўсимта ёки катта ёшдаги ўсимликларни турли ривожланиш фазаларида физик факторлар таъсир эттириб экологик тоза маҳсулот олиш ва ҳосилдорликни кўтариш уйғотади. Бундай факторлар сифатида турли диапазондаги электромагнит майдони (гамма-нурлантириш, рентген, ултрабинафша, инфракизил нурлантириш, радиочастотали, магнит ва электрик майдонлар) альфа ва бетта частицалари билан нурлантириш, ҳар хил элементларнинг ионлари билан ва ҳоказо. Ҳар бир физик фактор ўзининг махсуслашган

ускуналари билан ишлов беради, кўпинча жуда мураккаб тузилган ва қимматбаҳо. Масалан гамма ва рентген нурлантириш инсон ҳаёти учун хавфли, худди шундек ултрабинафша, радиочастотали нурлантиришларнинг ишлатиш ва хавфсизлигини таъминлаш катта муаммо [Магеровский, В.В.2006]. Қишлоқ хўжалиги ишлаб чиқаришга зиён етказмай ишлатиш мумкин бўлган усуллар камчилиқни ташкил этади. Булар магнитли ва электрик майдонлар бўлиб, улар ёрдамида уруғ, пиез, қаламча ва ўсимталарга ишлов берилади. Оптимал дозаларда ишлов берилганда ўсимликнинг физиологик потенциали очилади, бу унинг ҳосилдорлиги ва сифати ортишида кўринади [Курзин, Н.Н. 2008].

Ўсимликнинг генетик ва физиологик потенциалини кўтаришда ишончли ва стабил усулларни топишга 20 йилдан ортиқ вақт сарф қилинган. Ўтган асрнинг 50 йилларидан бошлаб собиқ СССР, АҚШ, Канада ва Францияда интенсив равишда тадқиқотлар олиб борилди. Биринчи бўлиб электромагнит ускуналарини Канада қишлоқ хўжалиги ходимлари кенг қўламда ишлатишни бошлаган.

Ўзгарувчан магнит майдонининг 50Гцга тенг бўлган саноат частотаси шаҳар, ишлаб чиқариш ҳудудлари ва қишлоқ хўжалик объектларида кенг тарқалган электромагнит майдони ҳисобланади. Бизнинг кундалиқ ҳаётимизда кенг фойдаланиладиган электротехника ва электрон манбаларнинг кенг диапазондаги ва кучланишдаги электромагнит майдонлари баъзан ҳар хил ноқулайликларга сабаб бўлиб, ҳар хил касалликлар чақирилишига ҳам олиб келади. Булар асосан (ПДУ) рухсат берилган даража чегарасида чиққан ҳолларда юз беради.

Электромагнит нурланишнинг табиий фони мавжуд бўлиб, у биз яшайдиган муҳитда балким ҳаёт учун зарур бўлган бир шароит бўлиши мумкин. Космик ходисалар, қуёш фаоллиги ўзгариши, ернинг магнитосфера ва ионосфераларидаги ўзгаришлар бизнинг планетадаги барча тирик мавжу-

дотларга таъсир қилиши мумкин. Бундай спонтан ўзгаришлар организмга негатив таъсир этиши мумкин [Пресман, 1971; Nishida, 1978;].

Хозирги вақтда одамларнинг электромагнит хавфсизлигига катта эътибор берилмоқда. Кўплаб илмий ишлар ва обзорли мақолар ЭММ нинг инсон ва хайвонот оламига таъсирини ўрганишга бағишланган. [Пресман, 1997; Zhang и др., 1997; Григорьев, 1998; Gobba и др., 2004]. Кенг масштабда фойдаланиш мумкин бўлган магнит ва электромагнит майдонининг интенсивлигини ўлчовчи ускуналар ишлаб чиқарилмоқда [Холодов, 1996; Рябов, Андреев, 2002].

Ўзгарувчан магнит майдонининг ўсимликка таъсири кам ўрганилган. Бир қанча ишларда амалий фойдаланиш кўрсатилган [Федорищенко, 1998; Данилов и др., 2000; Rochalska, 2001].

Бизнинг ишимизни асосий мақсади ҳам ПЧ ЭММ билан уруғларни экишдан олдин ишлов берилганда унинг физиологик жараёнига қандай таъсир этишини ўрганишдан иборат бўлди. Бу сохани чуқурроқ ўрганишда эса биоинформатик усулларни қўллаш, жумладан гамма глиадин оксиленинг бирламчи структурасини тахлил қилиш йўли билан буғдой ўсимлигида учрайдиган ҳар хил жараёнлардаги ўзгаришларни тахлил қилишга ҳаракат қилинди.

Ҳақиқатдан ҳам, уруғларни қиммат бўлмаган генератор ёрдами билан қисқа муддат (20-30 мин) давомида импульсли ПЧ ЭММ ишлов бериш – бу ўсимликни қурғокчилик ва шўрхокликка чидамлилигини оширишнинг оддий ва арзон усули ҳисобланади.

Адабиёт маълумотларига қараганда [Ben-Izhak et al., 2003], ПЧ ЭММ да уруғларга ишлов берилганда, исталган стрессловчи таъсир натижасида ишга тушадиган носпециффик механизм, шу билан бирга ионлар учун, айниқса кальций учун мембрана ўтказувчанлигини ортиши, хужайрада кальцийга боғлиқ бўлган механизмлар ишлашни бошлаши натижасида ўсимликларнинг чидамлилигини оширади деб тахмин қилинади. Бундай

носпецифич реакциялар занжири жуда мураккаб ва маълум бир генларнинг активлигини оширади ёки сустлаштиради.

Турли ноқулай факторларга, хусусан қурғоқчилик ва шўрхокликка ўсимликларнинг чидамлилиги диагностикаси ҳам муҳим муаммо ҳисобланади.

ХУЛОСАЛАР

1. Ташқи муҳитнинг ҳар қандай стресс факторларининг (шўрхоклик, қурғоқчилик) кучи ортиб борган сари ўсимликларнинг унувчанлиги ва ўсиш энергияси камайиб боради. Бу албатта тупроқдаги заҳарли ионларнинг ўсимлик илдиз тўқималарига салбий таъсири билан боғлиқ.
2. Уруғни паст частотали магнит майдони билан ишлов бериш маълум даражада заҳарли ионларни тўқималарга киришини қийинлаштиради ва ўсимликни зарарланишдан сақлайди.
3. Қурғоқчилик шароитида эса ҳужайра меристемасини қуриб қолишдан сақлаб, кам миқдордаги сувни парланиб кетишига йўл қўймай, ҳужайрани ўзлаштиришига ёрдам беради.
4. Ўсимликка стресс факторларни таъсир этганда ҳужайрадаги химоя реакциясини стресс оксиллари бажаради. Электромагнит майдони таъсирида ушбу оксилларнинг фаоллигини кучайтириш мумкинлиги тахмин қилинади.

Чоп этилган мақолалар:

1. Парпиева С.С., Бабоев С.К. Изучение эволюционного происхождения гамма-глиадины у злаковых культур.// “Ўзбекистонда ғаллачиликнинг яратилган илмий асослари ва уни ривожлантириш истиқболлари” мавзусидаги халқаро илмий-амалий конф. Илмий мақолар тўплами, Жиззах 2013, 80-82 бетлар.
2. Парпиева С.С., Бабоев С.К., Кулмаматова Д. Наследование количественных признаков у сортов пшеницы разного географического происхождения.// “Ўзбекистонда ғаллачиликнинг яратилган илмий асослари ва уни ривожлантириш истиқболлари” мавзусидаги халқаро илмий-амалий конф. Илмий мақолар тўплами, Жиззах 2013.82-84 бетлар.

Фойдаланилган адабиётлар

1. Азимов Р.А. Значение ионов кальция в регуляции метаболизма и солеустойчивости растений. В кн.: Проблемы солеустойчивости растений. Ташкент: «Фан», 1989. –С. 34-94.б
2. Алиханов Б.Б. , Франк Л.Г. Экологические индикаторы для оценки воздействия Аральского кризиса info@aralgenefund.org 2010
3. Аксенов С.И.; Булычев А.А.; Грунина Т.Ю.; Туровецкий В.Б. Влияние низкочастотного магнитного поля на активность эстераз и изменение рН у зародыша в ходе набухания семян пшеницы// Биофизика, 2000; Т.45, вып.4, - С. 737-745
4. Аксенов С.И., Грунина Т.Ю., Горячев С.Н. 2001. Особенности влияния низкочастотного магнитного поля на набухание семян пшеницы на разных стадиях // Биофизика. Т.46. вып.6. С. 1127-1132.
5. Александров В.Я. Реактивность клетки и белки. Л., 1985.318 с.
6. Анапияев Б.Б., Казкеев Д.Т., Сатыбалдиев Д.Д., Искакова К.М., Гаплоидная биотехнология в селекции пшеницы на устойчивость к ржавчинным болезням” //1-я ЦА конф. по пшеницы, Алматы - 2003. С. 259.
7. Бинги В.Н., Миляев В.А., Чернавский Д.С., Рубин А.Б. 2006. Парадокс магнитобиологии: анализ и перспективы решения // Биофизика. Т.51. Вып.3. С.553-559.
8. Бинги В.Н., Чернавский Д.С. 2005. Стохастический резонанс магнитосом, закрепленных в цитоскелете // Биофизика. Т.50. вып.4. С.684-688.
9. Веселов С.Ю., Шарипова Г.В., Тимергалин М.Д., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р. Прогноз засухоустойчивости по содержанию абсцизовой кислоты и изучение возможности упрощения процедуры ее

- количественной оценки в растениях пшеницы // Известия Самарского научного центра РАН. – 2011. – Т. 13. - №5 (3). – С. 17-20.
10. Генкель, П.А. Пути и перспективы развития физиологии жаро – и засухоустойчивости культурных растений // Сельскохозяйственная биология. - 1952. - №1. - С. 15-34.
11. Генкель П.А. О сопряженной и конвергентной устойчивости растений // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 5. С. 921-931
12. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М., 1988. 280 с.
13. Говорун Р.Д., Данилов В.И., Фомичева В.М., Белявская Н.А., Зинченко С.Ю. 1992. Влияние флуктуаций геомагнитного поля и его экранирование на фазы развития высших растений // Биофизика. Т.37. Вып.4. С.738-791.
14. Головоченко А.П. Засухи и селекция засухоустойчивых сортов яровой пшеницы в среднем Поволжье // Сборник научных трудов. Проблема повышения продуктивности полевых культур. СГСХА. – Самара. – 1998. – С. 194.
15. Григорьев Ю.Г. 1998. Оценка опасности воздействия электромагнитных полей техногенной природы на человека // Влияние электромагнитного поля на организм человека. М.: Новое поколение. С.35-67.
16. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. Киев, 1983. 366 с.
17. Гусев Н.Б. Внутриклеточные Са-связывающие белки // Сорос, образоват. журн. 1998. № 5. С. 2-16.
18. Гусейнов С.И., Байрамова Д.А., Талаи Д.М. “качество зерна различных по засухоустойчивости сортов мягкой и твердой пшеницы» // 1-я Центрально-Азиатская конференция по пшенице – 2003. – С.195

19. Данилов В.И., Хаустов Е.М., Вансович К.А., Пахотин А.И. 2000. О физической модели воздействия магнитных полей на биологические объекты // Сибирские ученые агропромышленному комплексу. Омск. С. 142-145.
20. Дроздов, О.А. Засуха и динамика увлажнения / /Л. Гидрометеиздат, 1986.- 93с.
21. Дубинин А. П. Генетические основы засухоустойчивости и проблемы селекции сельскохозяйственных культур // Проблемы борьбы с засухой и рост производства сельскохозяйственной продукции.- М.: Колос, 1974.- С. 96-104.
22. Зауралов О.А. и др. Физиологические основы устойчивости растений / / Саратов.- Саратовский университет, 1989.-305с.
23. Иванова А.Б., Польшгалова О.О., Гордон Л.Х. Ионы кальция в регуляции некоторых метаболических процессов растительной клетки // Цитология. 1976. Т. 39. № 4-5. С. 352-360.
- 24.39. Иванова А.Б., Ярин А.Ю., Анцыгина Л.Л., Гордон Л.Х., Гречкин А.Н. 12-гидрокси-9(2)-додеценвая кислота индуктор потребления кислорода и изменения рН внеклеточной среды отсеченными корнями пшеницы // Доклады РАН. 2001 ж. Т. 379. № 6. С. 1-3.
25. Кузнецов А.Н., Ванаг В.К. 1983. Механизмы действия магнитных полей на биологические системы // Серия Биология. №6. С.814-827.
26. Кулшский В.И. Передача и трансдукция гормонального сигнала в разные части клетки// Сорос, образоват. журн. 1997. № 8. С. 14-19.
27. Курзин, Н.Н. Методология проектирования устройств и оценка электрофизического воздействия на биологические объекты сельскохозяйственного производства [Текст] / Н. Н. Курзин. – Краснодар, 2008. – 300 с.

- 28.Новиков В.В., Кувичкин В.В., Фесенко Е.Е. 1999. // Биофизика. Т.44. Вып.2. С.224-230.
- 29.Магеровский, В.В. Разработка твердотельных лазеров голубой области спектра для предпосевной обработки семян [Текст] / С. А. Чудин, В. В. Магеровский // Энергосберегающие технологии, оборудование и источники электропитания для АПК: сб. трудов, вып. 421(151). – Краснодар: Куб-ГАУ, - 2006. - С. 185 - 191.
- 30.Маркин. Рекомендации по электромагнитной обработке семян.// Мичуринский государственный аграрный университет. Архангелск. 2012. [http://www.tambov-apk.ru/articles/.](http://www.tambov-apk.ru/articles/))
- 31.Павлович С.А. 1975. Влияние магнитного поля на вирулентность микроорганизмов // Материалы 3-го Всесоюзного симпозиума «Влияние магнитных полей на биологические объекты». Калининград. С.201-204.
- 32.Полевой В.В. “Внутриклеточные и межклеточные системы регуляции у растений”//Саратовский образоват. журн. 1997. № 9. С. 6-11.
- 33.Полонский, В.И., Малышевская И.И. Лабораторные методы оценки пшеницы и ячменя на засухоустойчивость// Селекция семеноводство, 1995, - №4.- С.13-17
- 34.Пресман А.С. 1971. Электромагнитные поля в биосфере. М.: Знание. 64с. 101.
- 35.Пресман А.С. 1997. Организация биосферы и ее космические связи. М.: Гео-синтез. 239с.
- 36.Растение и стресс /Урал. гос. ун-т – Екатеринбург, 2008
- 37.Роща В.В. Нейротрансмиттеры-катехоламины и серотонин в растениях// Успехи соврем, биологии. 1991. Т. 111, № 4. С. 636-662.

- 38.Рябов Ю.Г., Осипова А.Ю. 1994. Электромагнитная безопасность и качество жизни человека // Стандарты и качество. Вып.8.
- 39.Савельев, В. А. Использование физических факторов для улучшения качества посевного материала / В. А. Савельев // Применение низкоэнергетических физических факторов в биологии и сельском хозяйстве : тез. докл. конф. - К и р о в , - 1989.-С. 133-134.
- 40.Селье Г. На уровне целого организма. М., 1972.268 с.
- 41.Семихатова О.А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе // XLVDI Тимирязевский чтения. М., 1990.72 с.
- 42.Смирнов П.М., Муравин Э.А. Химический состав и питание растений. // Агрохимия. 1012. 2-е изд. Перераб. И доп. Под ред. Смирнова П.М.
- 43.Солдатов Р.С. Проблемы Аральского моря // Успехи современного естествознания. – 2010. – № 8 – С. 57-58
- 44.Строгонов Б.П., Клышев Л.К., Азимов Р.А. и др. Проблемы солеустойчивости растений. Ташкент: ФАН, 1989. - 184 с.
- 45.Стародубцева, Г. П. Повышение посевных, урожайных качеств семян и адаптивных свойств сельскохозяйственных культур// дис. д-ра с-х наук / Стародубцева Галина Петровна. - Ставрополь, 1997. - 337 с.
- 46.Тарчевский И.А. Катаболизм и стресс у растений // Тимирязевский чтения ЛН. М.: Наука. 1993. 80 с
- 47.Тарчевский И.А. Процессы деградации у растений. // Саратовский образовательный журнал. 1996. № 6. С. 3-19.
- 48.Тарчевский И.А. Элиситор-индуцируемые сигнальные системы и их взаимодействие. // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 2. С. 321 -331.
- 49.Тимергалин М.Д., Шарипова Г.В., Веселов Д.С., Никонов В.И., Кудоярова Г.Р. Перспективность измерения физиологических показателей для оценки засухоустойчивости растений пшеницы //

Тезисы докладов Всероссийского симпозиума «Растение и стресс»,
Москва, 9-12 ноября 2010 г. С. 358-359.

50. Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. Л.: Колос. - 1977. –215 с.
51. Удовенко Г. В. Устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды и селекция // Бюл. 1978. - N 86. - С. 3-4.
52. Удовенко Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам// Физиология и биохимия культурных растений. 1979.- Т. 11, N 2.- С. 99-107.
53. Удовенко Г. В. Общие требования к методам и принципам диагностики устойчивости растений к стрессам // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (методическое руководство).- Л.: Изд-во ВИР, 1988.- С. 8-10.
54. Устименко А.С. Корневые системы и продуктивность сельскохозяйственных растений. Киев: Урожай.-1975. -368 с.
55. Федорищенко М.Г. 1999. Предпосевная обработка семян зернового сорго переменным электромагнитным полем 50Гц // Селекция, семеноводство, технология возделывания и переработка сорго. Зерноград. С.78.
56. Холодов Ю.А. 1996. Гиперчувствительность центральной нервной системы к различным электромагнитным полям // Проблемы электромагнитной безопасности человека. Фундаментальные и прикладные исследования. Мат-лы 1-ой Российской конференции. М. С.21.
57. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. –СПб.: Изд-во СПб ун-та.2002-244с.
58. Шарипова Г.В., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Тимергалин М.Д., Wilkinson S. Влияние ингибитора этилена на рост, водный обмен и

содержание абсцизовой кислоты у растений пшеницы при дефиците воды // Физиология растений. – 2012. – Т. 59. - №4. – С. 619-626.

59.Шивалдова Н. <http://www.12news.uz/news/2012/11/21>

60. [Amede T](#), [Schubert S](#). Mechanisms of drought resistance in grain legumes I: Osmotic adjustment//SINET: Ethiopian Journal of Science 05/2003; 26(1):37-46.

61.Amel A Tammam*, Mona F Abou Alhamd and Mabrouka M Hemeda. Study of salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum*L.) cultivar Banysoif 1 //Australian Journal of Crop Science Southern Cross Journals© 2008 1(3):115-125

62.Audi, A. H* and Mukhtar, F. B. 2009/ Effect of pre-sowing hardening treatments using various plant growth substances on cowpea germination and seedling establishment// Bayero Journal of Pure and Applied Sciences, 2(2): 44 - 48

63.Badr MA, Shafei AM. 2002. Salt tolerance in two wheat varieties and its relation to potassium nutrition. Al-Azhar J, Agric Res. 35:115

64.Cook D, Fowler S, Fiehn O, Thomashow MF (2004) A prominent role for the CBF cold response pathway in configuring the low-temperature metabolome of Arabidopsis. Proc Natl Acad Sci USA. 101:15243-15248

65.Gobba F., Roccatto L., Vandelli A.M., Besutti G., Gherzi R., Nicolini O. 2004. Occupational exposure to 50 Hz magnetic fields in workers employed in various jobs // Med. Lav. V.95. №.36. P.475-485.

66.Guóth A. , Tari I., Gallé Á., Csiszár J., Pécsváradi A., Cseuz L., Erdei L. (2008): Comparison of the drought stress responses of tolerant and sensitive wheat cultivars during grain filling: Changes in flag leaf photosynthetic activity, ABA levels and grain yield. Journal of Plant Growth Regulation 28 (2):167-176.

67.Guóth A. , Benyó D., Csiszar J., Gallé Á., Horváth F., Cseuz L., Erdei L. and Tari I. (2009) Relationship between osmotic stress-induced abscisic acid

- accumulation, biomass production and plant growth in drought tolerant and sensitive wheat genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum* ISSN:1835-2707
68. Gupta. R.B., Singh. N.K., Shepherd. K.W. The cumulative effect of allelic variation in LMW and HMW glutenin subunits on dough properties in the progeny of two bread wheats. *Theoretical and Applied Genetics* 1989, 77, 57-64.
 69. Kreps JA, Wu Y, Chang HS, Zhu T, Wang X, Harper JF (2002) Transcriptome changes for *Arabidopsis* in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant Physiol* 130:2129–41
 70. Kuiper PJC, (1998) Adaptation mechanism of green plants to environmental stress. The role of plant sterols and the phosphatidyl linolenoyl cascade in the functioning of plants and the response of plants to global climate change. pp 209-215 in: Csermely, P. (Ed.), *Stress of Life. From Molecules to Man*. Annals of the New York Academy of Sciences. New York.
 71. Nishida A. 1978. *Geomagnetic Diagnosis of the Magnetosphere*. N.Y. Heidelberg. Berlin: Springer Verlag. 256 p.
 72. Moayed AA., Nasrulhaq-Boyce A, Tavakoli H. 2011. Application of physiological and biochemical indices for screening and assessment of drought tolerance in durum wheat genotypes// *Australian Journal of Crop Science* 1 AJCS 5(8):1014-1018
 73. Morrison. W.R.. Lipids. In *Wheat: chemistry and technology*, Pomeranz, Y., ed. (St.Paul., USA, American Association of Cereal Chemists), 1988, 373-439 pp.
 74. Müller. S., Wieser. H.. The location of disulphide bonds in monomeric gamma-gliadins. *Journal of Cereal Science* 1997, 26, 169-176. 36.
 75. Muhammad Waseem, Asghar Ali, M.Tahir. Mechanism of drought tolerance in plant and its management through different methods // *Continental J. Agricultural Science* 5 (1): 10 - 25, 2011. ISSN: 2141 -

- 76.Parida, A.K., Das, A.B., 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 60, 324–349
- 77.Payne PI. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality//*Annu.Rev.Genet.* 1987. 38:141-153.
- 78.Rochalska Malgorzata. 2001. Improving of seeds quality with the frequent magnetic field // *Bulletin of plant breeding and acclimatization institute.* №217. P.61-75.
- 79.Rodriguez, H.G., Roberts, G.K.M., Jordan, W.R. & Drew,M.C. 1997. Growth, water relations, and accumulation of organic and inorganic solutes in roots of maize seedlings during salt stress. *Plant physiology*, 113.881-893
- 80.Sinha N.C., Singh R.P. Effect of Seed Pre-sowing Hardening on Physiological Behaviour and Seed Yield of Berseem (*Trifolium alexandrinum* L.) Crop. // *Journal of Agronomy and Crop Science* Volume 158, Issue 3, pages 181–186, April 1987
- 81.Shewry P.R., Napier J.A., Tatham A.S.. Seed storage proteins: structures and biosynthesis. *The Plant Cell* , 1995, 7, p.945-956.
- 82.Taffouo V.D., Meguekam L. L., Kenne M. et al. 2009. Salt stress effects on germination, plant growth and accumulation of metabolites in five leguminous plants// *African Crop Science Conference Proceedings*, Vol. 9. pp. 157 – 161 Printed in Uganda., A. MAGNITSOP
- 83.Treglia A, Spano G, Rampino P, Giangrande E, Nocco G, Mita G, Di Fonzo N, Peppotta C (1999) Identification by in vitro translation and Northern blot analysis of heat shock mRNAs isolated from wheat seeds exposed to different temperatures during ripening. *Cereal Sci.* 30: 33–38 .
- 84.Zeinolabedin Jouyban. The Effects of Salt stress on plant growth // *Technical Journal of Engineering and Applied Sciences* Available online at

85. Zhang J. Nair J., Sahl J. 1997. Effects function analysis of ELF magnetic field exposure in the electric utility work environment // Bioelectromagnetic. V.18. №5. P.365-375.
86. Тонких А.К., Балтин К.П., Асямова С.А., Гагельганс А.И., Ташмухамедов Б.А. Действие импульсного низкочастотного электромагнитного поля в физиологических тестах на стимулирующие фитогормоны. // Узб. биол. журнал. – Ташкент, 2000. – №2. – С.19-22.
87. Тонких А.К., Агишев В.С., Сафаров К.С. Предпосевная электромагнитная закалка семян увеличивает их солеустойчивость. // Актуальные проблемы биологии, экологии и почвоведения. Тез. Респ. Научно практич. конференции. – Ташкент. 2006. – С.113.
88. Тонких А.К. Механизмы действия слабых низкочастотных электромагнитных полей на живые организмы // Узб. биол. журнал. – Ташкент, 2010. – Спецвыпуск. – С.93-99.
89. Тонких А.К., Эгамбердиева Л.Ш., Раджабов З., Мавлонова С.А. Изучение циркадианных ритмов прорастаемости семян // Вестник Нац. университета Узбекистана. – Ташкент, 2011. – №.2. – С.35-38