

O`ZBEKISTON RESPUBLIKASI OLIY VA O`RTA MAXSUS
TA`LIM VAZIRLIGI
ABU ALI IBN SINO
nomidagi
BUXORO DAVLAT TIBBIYOT INSTITUTI

M. I. GULAMOV

B I O F I Z I K A

*O`zbekiston Respublikasi Oliy va o`rta maxsus ta`lim vazirligi tomonidan oliy
o`quv yurtlarining 5140100 – Biologiya (Umumiy biologiya)
talabalari uchun tavsiya etilgan
darslik*

“BUXORO NASHR”,
2020

28 071ya7

G 95

Gulamov, Muhammad.

Biofizika [Matn]: darslik \ Muhammad Gulamov. –Buxoro: Buxoro nashr, 2020.- b.

ISBN 978-9943-6258-6-0

КБК 28 071ya7

Annotatsiya:

Ushbu darslik – hozirgi zamon biofizikasining fundamental sohalarini qamrab olgan bo'lib, oliy o'quv yurtlarining biologiya yo'nalishi talabalariga (5140100 –Biologiya) mo'ljallangan, o'zbek tilida yozilgan birinchi kitob. Darslikda, asosan, tirik sistemalarni boshqarish strukturasining mexanizmlari va biologik hodisalar biofizikasini o'rganishni shakllantiruvchi – biologiyada tizimli tahlil, matematik modellashirish, bioinformatsion usullar asosida murakkab sistemalar biofizikasi, molekulyar biofizika va yuqori tartibli biologik sistemalar biofizikasiga doir masalalar yoritilgan. Darslikning har bir bobi nazorat savollari bilan ta'minlangan.

Darslikdan nafaqat universitetlarning biologiya yo'nalishi bakalavriat talabalari, balki magistrantlari va tibbiyot oliygohlari bakalavriat talabalari ham foydalanishi mumkin.

Данный учебник, охватывающий фундаментальные вопросы современной биофизики, написан на узбекском языке впервые и предназначен для студентов биологов (5140100 – Биология) высших учебных заведений. В учебнике в основном делается ударение на изучения структуры механизмов управления живых систем и методов системного анализа, математического моделирования и биоинформатики, которые являются формирующими биофизики биологических явлений. Каждая глава оснащена контрольными вопросами.

Учебник предназначен не только для студентов биологов, также им могут воспользоваться обучающие в магистратуре и студенты медицинских вузов.

This textbook, covering the fundamental issues of modern biophysics, was written in the Uzbek language for the first time and is intended for students of biology (5140100 - Biology) of higher educational institutions. The textbook mainly focuses on the study of the structure of control mechanisms of living systems and methods of

systems analysis, mathematical modeling and bioinformatics, which are the formative biophysics of biological phenomena. Each chapter is equipped with security questions.

The textbook is intended not only for undergraduate biology students, but also for master students and students of medical higher educational.

Taqrizchilar:

1. **M.I. Mustafayeva**, *BuxDTI, Tibbiy biologiya kafedrası dotsenti, b.f.n.*
2. **Z.T. Rajamuradov**, *SamDU Biologiya fakulteti, Odam va hayvonlar fiziologiyasi va biokimyo kafedrası professori, b.f.d.*
3. **M.S. Kuziev**, *SamDU Biologiya fakulteti, Odam va hayvonlar fiziologiyasi va biokimyo kafedrası mudiri, dotsent, b.f.n.*

Mundarija

So'z boshi.....	13
Kirish.....	16
I Qism. Murakkab sistemalar biofizikasi	
1 Bob. Nazariy biofizika asoslari.....	20
1.1. Biologiyada tizimli tahlil.....	20
1.2. Biologiya va ekologiyada matematik modellash tirish usullari.....	24
1.3. Bioinformatsion sullar.....	30
2 Bob. Biologik jarayonlar kinetikasi.....	33
2.1. Biologik sistemalar kinetik tabiati umumiy prinsiplarining yozilishi..	33
2.2. Oddiy fermentativ jarayonlar modeli nazariy tadqiqotiga doir.....	37
2.2.1. Oddiy elementar biologik jarayonlar modellarining nazariy tadqiqoti.....	37
2.2.2. Ingibitorlar.....	39
2.3. Biologik jarayonlarni oddiy matematik modellarini sifat jihatdan tadqiqot qilish.....	40
2.4. Differensial tenglamalar sistemasining sifat jihatdan tadqiqoti.....	43
2.5. Biologik triggerlar.....	46
2.6. Biologiyada tebranma jarayonlar.....	48
2.7. Chegaraviy sikllar.....	49
2.8. Biologik sistemalarda vaqtning tabaqalanishi.....	52
2.9. Taqsimotli biologik sistemalarda o'z-o'zini boshqarish jarayonlari....	55
3 Bob. Biologik jarayonlar termodinamikasi (Muvozanatga yaqin sistemalar termodinamikasi).....	58
3.1. Birinchi va ikkinchi termodinamika qonunlari.....	60
3.1.1. Maksimal foydali ish $\delta A'_{max}$	62
3.2. Ochiq sistemalarda termodinamikaning ikkinchi qonuni.....	64
3.3. Harakatlantiruvchi kuchlar va jarayonlar tezliklari qiymatlari orasidagi munosabatlar.....	67
3.4. Statsionar holatlarning turg'unligi va unga erishish termodinamik mezonlari.....	70
4 Bob. Muvozanatdan uzoq sistemalar termodinamikasi (chiziqsiz termodinamika).....	75
4.1. Turg'un stasionar holatlarning umumiy mezonlari.....	75
4.2. Entropiya, informatsiya va biologik tartiblanish.....	78
II Qism. Molekulyar biofizika	
5 Bob. Quyi tartibli biologik sistemalar biofizikasi.....	86
5.1. Polimerlar tuzilishining statistik xarakteri	87
5.2. Hajmli o'zaro ta'sir va polimerli makromolekulalarda globula-o'rama o'tishlar.....	89
5.3. Van-der-Vaals o'zaro ta'sirlar.....	93

5.4. Vodorod bog'lar. Zaryad-dipol o'zaro ta'sirlar.....	97
5.5. Ichki aylanishlar va burilish izomeriyasi.....	100
6 Bob. Membranalar biofizikasi.....	103
6.1. Biologik membrana.....	103
6.2. Biologik membranalarining asosiy funksiyalari.....	103
6.3. Biologik membranalar strukturasi.....	104
6.4. Membrana strukturasi bo'yicha hozirgi zamon tasavvuri.....	106
6.5. Membranalar dinamikasi. Membranalarda fosfolipid molekulalar- ning harakati.....	107
6.6. Membrana lipidlarida fazaviy o'tishlari va fizik holatlar.....	113
6.7. Lipid membranali modellar.....	116
6.8. Biologik membranalar orqali moddalarning o'tuvchanligi.....	118
6.9. Moddalarning membrana orqali passiv o'tuvchanligi.....	119
6.10. Moddalarning membrana orqali aktiv o'tuvchanligi.....	121
6.11. Elektrogen ionli nasoslar.....	123
6.12. Lipid g'ovaklar: membrana doimiyligi va o'tkazuvchanligi.....	126
7 Bob. Bioelektrik potentsiallar.....	129
7.1. Membranada tinch va ta'sir holatlar potentsiallari.....	131
7.2. Nerv impulsining qo'zg'algan tola bo'ylab tarqalishi.....	133
8 Bob. Organizm darajasidagi biologik tizimlar biofizikasi.....	136
8.1. Organizmning tashqi elektr maydoni. Ekvivalent generator prinsipi..	136
8.2. Elektrokardiografiyaning fizik asoslari.....	137
8.3. Bosh miya elektrik aktivligining tadqiqot metodi – elektroensefalo- grafiya.....	138

III Qism. Yuqori tartibli biologik sistemalar biofizikasi

9 Bob. Populyatsiya biofizikasi.....	141
9.1. Populyatsiya o'lchamlari.....	143
9.2. Populyatsiyalarning yoshi va jins strukturalari.....	143
9.3. Populyatsiyaning fazoviy va etologik strukturasi.....	144
9.4. Populyatsiya dinamikasi.....	147
9.5. Populyatsiyaning o'sishi va o'sish qonunlari.....	149
9.6. Populyatsiya sonining tebranishi.....	152
10 Bob. Ekosistema biofizikasi	153
10.1. Biosenozlarning trofik strukturasi.....	155
10.1.1. Oziqa zanjiri va tarmog'i	155
10.2. Ekologik piramidalar.....	158
10.3. Biomassa piramidasi	159
10.4. Energiya piramidasi	159
10.5. Biosenozda trofik aylanish qonuniyati	160
10.6. O'n foizlik qoida	161
10.7. Biologik zo'riqish qoidasi	161

10.8. Biosenozlarning tur ko'rishli tarkibi	164
10.9. Organizmlar orasidagi o'zaro munosabat	164
10.10. Ekosistemalarning funksional bloklari	169
10.11. Ekosistemalar klassifikatsiyasi	171
10.12. Ekosistemadagi energiya. Oziqa zanjiri	172
10.13. Ekosistemalardagi detrit	175
10.14. Biologik mahsulot va biomassa zaxirasi	176
10.15. Ekosistema biotasining tarkibi (biotsilma-xillik)	177
11 Bob. Biosfera biofizikasi.....	179
11.1. Biosferaning strukturaviy tuzilishi.....	179
11.2. Biosferada asosiy moddalarning davriy aylanishi	181
11.2.1. Uglerodning davriy aylanishi	182
11.2.2. Suvning davriy aylanishi	183
11.2.3. Azotning davriy aylanishi.....	185
11.2.4. Kislorodning davriy aylanishi	186
11.2.5. Fosforning davriy aylanishi	187
11.3. Biosferaning tirik mavjudotlari	188
11.3.1. Biosferadagi hayot funksiyasi va xossalari	189
11.4. Biogeokimyoviy sikllar	190
12 Bob. Ekologik omillarning o'zaro ta'sir nazariyasi	192
12.1. Ekologik omillar	192
12.2. Ekologik omillarning klassifikatsiyasi	193
12.3. Ekologik omillarning ta'sir qilish prinsipi	196
12.4. Muhit	198
12.5. Ekologik nisha	200
12.6. Ekologik omillar o'zaro ta'sirining matematik tadqiqoti	201
12.6.1. Asos tushunchalar	201
12.6.2. Populyatsiya individlarning yashovchanlik mexanizmlarining sifat tadqiqoti.....	203
12.7. Ekologik omillar o'zaro ta'sirining formal tilda bayoni	207
12.8. Ekologik nishaning formal tilda bayoni	209
12.9. Xatchinson ta'rifining umumlashtirilgan holati	214
12.10. Hududlari aniqmas ekologik nisha apparatining qo'llanishining amaliy ahamiyatlari	219
12.11. Minimal yashovchanlik fazosi	220
Adabiyotlar ro'yxati	224

Оглавление

Предисловие	13
Введение	16
Раздел 1. Биофизика сложных систем	
Глава 1. Основы теоретической биофизики	20
1.1. Системный анализ в биологии	20
1.2. Математическое моделирование в биологии и экологии	24
1.3. Методы биоинформатики	30
Глава 2. Кинетика биологических процессов	33
2.1. Описание общих принципов кинетики поведения биологических систем	33
2.2. Теоретические исследования модели простых ферментативных процессов	37
2.2.1. Теоретические исследования моделей простых элементарных биологических процессов	37
2.2.2. Ингибиторы	39
2.3. Качественные исследования простых математических моделей биологических процессов.....	40
2.4. Качественные исследования систем дифференциальных уравнений ..	43
2.5. Биологические триггеры	46
2.6. Колебательные процессы в биологии	48
2.7.Предельные циклы	49
2.8. Иерархия времени в биологических системах	52
2.9. Процессы самоорганизации в распределений биологических систем..	55
Глава 3. Термодинамика биологических процессов (Термодинамика систем вблизи равновесия)	58
3.1. Первый и второй законы термодинамики	60
3.1.1. Максимальная полезная работа $\delta A'_{max}$	62
3.2. Второй закон термодинамики в открытых системах	64
3.3. Соотношение между значениями движущих сил и скоростей процессов.....	67
3.4. Термодинамические критерии достижения и устойчивости стационарных состояний	70
Глава 4. Термодинамика систем вдали от равновесия (нелинейная термодинамика).....	75
4.1. Общие критерии устойчивости стационарных состояний	75
4.2. Энтропия, информация и биологическая упорядоченность	78
Раздел II. Молекулярная биофизика	
Глава 5. Биофизика ниже упорядоченных биологических систем.....	86
5.1. Статистический характер организации полимеров.....	87
5.2. Объемные взаимодействия и переходы глобула-клубок в	

полимерных макромолекулах	89
5.3. Взаимодействия Ван-дер-Ваальса	93
5.4. Водородная связь. Заряд-дипольные взаимодействия.....	97
5.5. Внутренние вращения и поворотная изомерия	100
Глава 6. Биофизика мембран	103
6.1. Биологическая мембрана	103
6.2. Основные функции биологических мембран	103
6.3. Структура биологических мембран	104
6.4. Современные представления биологических мембран	106
6.5. Динамика мембран. Подвижность фосфолипидных молекул в мембран.....	107
6.6. Физическое состояние и фазовые переходы липидов в мембранах...	113
6.7. Модельные липидные мембраны	116
6.8. Транспорт веществ через биологические мембраны.....	118
6.9. Пассивный перенос веществ через мембрану	119
6.10. Активный перенос веществ через мембрану	121
6.11. Электрогенные ионные насосы	123
6.12. Липидные поры: стабильность и проницаемость мембран	126
Глава 7. Биоэлектрические потенциалы	129
7.1. Потенциал покоя и воздействия мембран	131
7.2. Распространение нервного импульса вдоль возбудимого волокна	133
Глава 8. Биофизика биологических систем на уровне организма	136
8.1. Внешние электрические поля организмов. Принцип эквивалентного генератора.....	136
8.2. Физические основы электрокардиографии	137
8.3. Метод исследования электрической активности головного мозга – электроэнцефалография.....	138

Раздел III. Биофизика выше упорядоченных биологических систем

Глава 9. Биофизика популяции	141
9.1. Размер популяции	143
9.2. Возрастная и половая структуры популяций	143
9.3. Пространственная и этологическая структуры популяций	144
9.4. Динамика популяций	147
9.5. Рост популяции и законы роста	149
9.6. Колебания численности популяции	152
Глава 10. Биофизика экосистем	153
10.1. Трофическая структура биоценозов	155
10.1.1. Пищевые цепи и сети	155
10.2. Экологические пирамиды	158
10.3. Пирамида биомассы	159
10.4. Пирамида энергии	159
10.5. Закономерности трофического оборота в биоценозе	160

10.6. Правило десяти процентов	161
10.7. Правило биологического усиления	161
10.8. Видовая структура биоценозов	164
10.9. Взаимоотношения между организмами	164
10.10. Функциональные блоки экосистем	169
10.11. Классификация экосистем	171
10.12. Энергия экосистем. Трофическая цепь.....	172
10.13. Детрит экосистем	175
10.14. Биологическая продуктивность и запас биомасс	176
10.15. Состав биоты экосистем (биоразнообразие)	177
Глава 11. Биофизика биосферы	179
11.1. Структурное строение биосферы	179
11.2. Круговорот основных веществ в биосфере	181
11.2.1. Круговорот углерода	182
11.2.2. Круговорот воды	183
11.2.3. Круговорот азота	185
11.2.4. Круговорот кислорода	186
11.2.5. Круговорот фосфора	187
11.3. Живое вещество биосферы	188
11.3.1. Свойство и функции живого в биосфере	189
11.4. Биохимические циклы	190
Глава 12. Теория взаимодействия экологических факторов	192
12.1. Экологические факторы	192
12.2. Классификация экологических факторов	193
12.3. Принципы взаимодействия экологических факторов	196
12.4. Среда обитания	198
12.5. Экологическая ниша	200
12.6. Математические исследования взаимодействия экологических факторов..	201
12.6.1. Основные понятия	201
12.6.2. Качественные исследования механизмов выживаемости особей популяции	203
12.7. Формальные описания взаимодействия экологических факторов	207
12.8. Формальные описания экологической ниши	209
12.9. Обобщения определения Хатчинсона	214
12.10. Практическое значение применения аппарата размытых экологических ниш.....	219
12.11. Минимальное пространство выживаемости	220
Литература	224

Content

Foreword	13
Introduction.....	16

Section 1. Biophysics of complex systems

Chapter 1. Fundamentals of Theoretical Biophysics	20
1.1 System analysis in biology.	20
1.2. Mathematical modeling in biology and ecology.....	24
1.3. Methods of bioinformatics.....	30
Chapter 2. Kinetics of biological processes.....	33
2.1. Description of the general principles of the kinetic nature of biological systems.....	33
2.2. Theoretical studies of the model of simple enzymatic processes	37
2.2.1.Theoretical studies of models of simple elementary biological processes.	37
2.2.2. Inhibitors	39
2.3. Qualitative studies of simple mathematical models of biological processes	40
2.4. Qualitative research of systems of differential equations.....	43
2.5. Biological triggers	46
2.6. Oscillatory processes in biology	48
2.7. Limit cycles	49
2.8. The hierarchy of time in biological systems	52
2.9. Self-organization processes in the distribution of biological systems	55
Chapter 3. Thermodynamics of biological processes (Thermodynamics of systems near equilibrium)	58
3.1. The first and second laws of thermodynamics	60
3.1.1. Maximum useful work $\delta A_{\max}^*$	62
3.2. The second law of thermodynamics in open systems	64
3.3. The relationship between the values of the driving forces and speeds processes	67
3.4. Thermodynamic criteria for achieving and stability of stationary states	70
Chapter 4. Thermodynamics of systems far from equilibrium (nonlinear thermodynamics).....	75
4.1. General criteria for the stability of stationary states	75
4.2. Entropy, information and biological ordering	78

Section II. Molecular biophysics

Chapter 5. Biophysics low ordered biological systems.....	86
5.1. The statistical nature of the organization of polymers	87
5.2. Volumetric interactions and transitions of the globule-coil in polymer	

macro- molecules	89
5.3. The interactions of van der Waals	93
5.4. Hydrogen bond. Charge-dipole interactions	97
5.5. Internal rotation and rotary isomerism	100
Chapter 6. Biophysics of membranes	103
6.1. Biological membrane	103
6.2. The main functions of biological membranes	103
6.3. The structure of biological membranes	104
6.4. Modern representations of biological membranes	106
6.5. The dynamics of the membranes. The mobility of phospholipid molecules in membranes	107
6.6. Physical state and phase transitions of lipids in membranes	113
6.7. Model lipid membranes	116
6.8. The transport of substances through biological membranes	118
6.9. Passive transfer of substances through the membrane	119
6.10. Active transfer of substances through the membrane	121
6.11. Electrogenic ion pumps	123
6.12. Lipid pores: stability and membrane permeability	126
Chapter 7. Bioelectric potentials	129
7.1. Potential for resting and membrane effects	131
7.2. propagation of a nerve impulse along an excitable fiber	133
Chapter 8. Biophysics of biological systems at the level of the organism	136
8.1. External electric fields of organisms. The principle of an equivalent generator	136
8.2. Physical fundamentals of electrocardiography	137
8.3. A method for studying the electrical activity of the brain – electroencephalography.....	138
Section III. Biophysics above ordered biological systems	
Chapter 9. Biophysics of the population	141
9.1. Population Size	143
9.2. Age and gender structure of the population	143
9.3. Spatial and ethological structure of populations	144
9.4. Population dynamics	147
9.5. Population growth and laws of growth	149
9.6. Fluctuations in population size	152
Chapter 10. Biophysics of ecosystems	153
10.1. The trophic structure of biocenoses	155
10.1.1. Food chains and networks	155
10.2. Ecological pyramids	158
10.3. The pyramid of biomass	159

10.4. The pyramid of energy	159
10.5. Patterns of trophic turnover in the biocenosis	160
10.6. The ten percent rule	161
10.7. The rule of biological enhancement	161
10.8. The species structure of biocenoses	164
10.9. Relations between organisms	164
10.10. Functional blocks of ecosystems	169
10.11. Classification of ecosystems	171
10.12. Energy Ecosystem. Trophic flail.....	172
10.13. Ecosystem Detritus	175
10.14. Biologically productivity and stock of biomass	176
10.15. Composition of ecosystem biota (biodiversity)	177
Chapter 11. Biophysics of the biosphere	179
11.1. The structural format of the biosphere	179
11.2. The cycle of basic substances in the biosphere	181
11.2.1. The carbon cycle	182
11.2.2. The water cycle	183
11.2.3. The nitrogen cycle	185
11.2.4. The oxygen cycle	186
11.2.5. Phosphorus Cycle	187
11.3. Living matter of the biosphere	188
11.3.1. Property and functions of the living in the biosphere.....	189
11.4. Biochemical cycles	190
Chapter 12. The theory of the interaction of environmental factors	192
12.1. Environmental factors	192
12.2. Classification of environmental factors	193
12.3. The principles of interaction of environmental factors	196
12.4. Habitat	198
12.5. Ecological niche	200
12.6. Mathematical studies of the interaction of environmental.....	201
12.6.1. Basic concepts	201
12.6.2 Qualitative studies of the mechanisms of survival of a person of a popu lation.....	203
12.7. Formal descriptions of the interaction of environmental factors	207
12.8. Formal descriptions of the ecological niche	209
12.9. Generalizations of Hutchinson's definition	214
12.10. Practical implications of the use of the apparatus of eroded ecological niches.....	219
12.11. Minimum survival space	220
References.....	224

SO'ZBOSHI

XX asr o'rtalariga kelib, Yer yuzida aholi sonining geometrik progressiyaga o'xshash ko'payishi natijasida tabiiy ekologik inqirozlarning va tabiatga bo'lgan antropogen ta'sirlarning kuchayishi, yer yuzasida oziq-ovqat muammosi va urbanizatsiyaning kengayishidek muammolar yuzaga keldi. XXI asr boshida kelib bu muammolar yana ham keskinlashdi. Tabiiy ravishda bu muammolar bilan bir qatorda fan va texnika sohasining jadal rivojlanishini ko'rish mumkin. Bunday rivojlanish tendensiyasida biologiya fani ham mislsiz rivojlandi (gen injeneriyasi, biotexnologiya va bioinformatsiya) va tabiiy holda biologik muammolar darajasi ham proporsional ravishda oshdi (klonlashtirish, genomodifikasiya, ...). Ana shunday bir holatda hozirgi zamon talabiga javob beruvchi biologik mutaxassislarni tayyorlash muhim dolzarb muammolardan biri bo'lib qoldi. Agar biz bugungi kunda rivojlanayotgan mustaqil O'zbekiston Respublikasini dunyo jamiyatida o'z o'rnini egalashida yuqori malakali hozirgi zamon mutaxassilarining zarurligini nazarga olsak va bunday mutaxassislarni tayyorlashda o'zbek tilida darslik va ilmiy adabiyotlarning yaratilishi qanchalik dolzarb ekanligini bilish mumkin.

Biofizika fani hozirgi zamon biolog va ekolog mutaxassislarni tayyorlashda muhim rol o'ynaydi. Biofizika fanini bugungi kundagi dunyo jamiyati taraqqiyotida muhim ahamiyatga ega bo'lishiga qaramasdan, bu fandan hozirgi kunda rus va o'zbek tilidagi darsliklarning (O'zbekistonda ingliz tiliga nisbatan foydalanish imkoniyati kattaroq bo'lishiga qaramasdan) talab darajasida emasligi yuqori malakali mutaxassislar tayyorlashda katta muammo hisoblanadi. Rus tilidagi o'quv adabiyotlarni talab darajasida emasligining ma'nosi - hozirgi zamon yuqori sur'atda rivojlanayotgan biologik jarayonlarni va texnologiyalarni (yuqori tartibli biologik tizimlar va bioinformatsion jarayonlar biofizikasi) qamrab olmasligi bilan tavsiflanadi.

O'zbek tilidagi adabiyotlar: A.N.Ремизов. Тиббий ва биологик физика (Tibbiyot oliy bilimgozlari talablari uchun o'quv adabiyoti, 1992); M.M.Қосимов. Назарий биофизика асослари (darslik, 2006); M.И. Фуломов. Биофизика (o'quv-usuliy qo'llanma, 2006); E.Ismoilov, N.Mamatqulov, G'.Xodjaev, N.Norboev. Biofizika (veterinariya, zootexnika, qorako'lchilik yo'nalishlari bo'yicha darslik, 2013) va M.I.Bazarbaev, I.Mulojonov va boshqalar (2018) darsliklari ham asosan rus adabiyotlariga asoslanganligi uchun yuqorida ko'rsatilgan

kamchiliklardan xoli emasligi va o'zlarini aniq yo'nalishlarga mo'ljallangani bilan ham xarakterlanadi.

Yuqorida keltirilgan jadal rivojlanish tendensiyasi, hozirgi zamon mutaxassis biologlar shakllantirishni dolzarbligini rus va o'zbek tilidagi adabiyotlar kamchiliklarini ma'lum darajada bartaraf qilishga va mavjud real bo'shliqni to'ldirishni hisobga olgan holda biofizika fanidan darslik yozishni maqsad qildim. Ushbu darslik rus va o'zbek tilida mavjud – M.B.Волькенштейн (1981), A.B.Рубин (1987), A.H.Ремизов (1992), В.Ф.Антонов и др. (2000), M.M.Қосимов (2006), Roland Glaser (2012), E.Ismailov va boshqalar (2013) darslik va o'quv qo'llanmalari tematik, mazmun va hozirgi kun dolzarblik nuqtayi nazaridan tahlili asosida yozilgan. Bundan tashqari biofizikaga doir internet ma'lumotlardan keng foydalangan (adabiyotlar ro'yxatida keltirilgan). Darslik mazmunini shakllantirishda M.Lomonosov nomidagi Moskva davlat universiteti biologiya fakultetining biofizika kafedrasini dasturi asos qilib olingan. Darslik yozishda muallifning biofizika fanidan Buxoro davlat universitetini biologiya va ekologiya yo'nalishidagi talabalar uchun ko'p yillar davomida biofizika fanidan o'qib kelayotgan ma'ruzalar matni va amaliy mashg'ulotlar (1992- yildan hozirgi kunga qadar 2019 - y.) ma'lumotlaridan foydalanilgan. Ushbu darslik boshqa mavjud ingliz, rus va o'zbek tilidagi darsliklardan “Nazariy biofizika asoslari” (1 bob) (“Biologiyada tizimli tahlil”, “Biologiya va ekologiyada matematik modellash usullari”, “Bioinformatson usullar”) va “Yuqori tartibli biologik sistemalar biofizikasi” (III qism)ga doir mavzular yoritilganligi bilan farq qiladi (muallifning “Ekologik omillarning o'zaro ta'sir nazariyasi” asosida yoritilgan (Гуламов М.И., 1994; Гуламов М.И. и др., 2003; Гуламов М.И., 2012). Darslik, asosan, oliy ta'lim biologiya va ekologiya mutaxassisliklari bo'yicha ta'lim olayotgan talabalarga mo'ljallangan bo'lib, tibbiyot yo'nalishida tahsil olayotgan talabalar ham foydalanishi mumkin.

Darslik talabani o'qish jarayonida biologiya va ekologiya sohalarini o'zlashtirishda ma'lum bir nazariy asos bo'lib xizmat qilishi nuqtayi nazaridan hozirgi zamon fan va texnikaning mantiqiy rivojlanish yo'nalishlarini hisobga olgan holda yozilgan bo'lib, quyidagi – “Nazariy biofizika asoslari”, “Biologik jarayonlar kinetikasi”, “Biologik jarayonlar termodinamikasi”, “Quyida tartibdagi biologik tizimlar biofizikasi”, “Membranalar biofizikasi”, “Organizm darajasidagi biologik tizimlar biofizikasi”, “Yuqori tartibli biologik tizimlar biofizikasiga doir” bo'lim mavzularni o'z ichiga oladi.

Darslikka nisbatan o'z maslahatlarini bergan, kamchiliklarni ko'rsatgan, o'z nuqtayi nazarini bayon qilgan, shu soha mutaxassislari, hurmatli professor- o'qituvchilar va darslikni tayyorlashda o'z vaqti, mehnati bilan beminnat yordam ko'rsatgan hamkasblarim BuxTI sobiq rektori professor, t.f.d. A.Sh.Inoyatovga va Biofizika va tibbiyotda axborot texnologiyalari kafedrası mudiri professor f.-m.f.d S.X.Umarovga, BuxDU Biologiya kafedrası dotsenti, biologiya fanlari falsafa doktori (PhD) H.Q.Esanovga, darslik matnini tahrirlagan BuxDU O'zbek tilshunosligi kafedrası o'qituvchisi Sh.Y.Yokubovaga va O'zR, Buxorolik mashhur rassom Zelimxan Saidganovga o'z minnadorchiligimni bildiraman.

Biofizika fanining murakkabligini (fundamental fanlar: fizika, biologiya, kimyo, matematika va informatsion texnologiyalar kesishmasi), o'zbek tilida umumiy biofizikadan avvalgi darslik bo'lganligi va o'zbek tilida biofizik terminologiyalar deyarli yo'qligini hisobga olsak, kamchiliklardan xoli emas, shuning uchun ular yuzasidan bildirilgan har qanday tanqidiy mulohazalarni minnatdorchilik bilan qabul qilaman.

02.02.2020- yil

Buxoro shahar, O'zR

M.I.Gulomov

Chindan ham, bilim inson uchun chinakam xazina, shon-sharaf, Ilohiy ne`mat, saodat, zavq-u shavq, shukronalik va quvonch manbayidir.

Бахаулла. Скрижали. СПб. Единение. 2004

Kirish

Qadimgi dunyo fani bir butun bo'lib, tirik va notirik tabiatga doir hamma ma'lumotlarni «fizika» (tabiat) fani o'rgangan. Bu jarayon juda uzoq vaqt davom etib keldi. Chunki atrof - muhit haqidagi bilim yagona va bir butun bo'lib, faqat vaqt davomida yig'ilib kelgan ma'lumotlarning ko'payishi va xilma-xilligi, ularni qayta ishlash usullarining ishlab chiqilishi bilan yangi fan sohalari paydo bo'la boshladi, ya'ni «fizika» fani boshqa fan sohalariga bo'lina boshladi. Boshqacha qilib aytganda, atrof - muhitni o'rganish jarayonida tabiiy ravishda bilish jarayoniga xos bo'lgan «tizimli yondashish» o'z tabiatini namoyon qila boshladi. Natijada biz alohida fundamental fan sohalariga ega bo'la boshladik: fizika (yunon tilidan φύσις - tabiat so'zidan olingan) – moddiy dunyo haqidagi o'ta umumiy qonun va qoidalarni: moddiylikning mavjudlik ko'rinishlari va uning tuzilishi, moddiylikni har xil ko'rinishlarining o'zaro ta'siri va harakatini o'rganuvchi fan; matematika (yunon tilidan mathēmatikē so'zidan olingan) – haqiqiy dunyoni real va abstrakt miqdoriy munosabatlari va fazoviy ko'rinishlarini o'rganuvchi fan sohasi; kimyo (lotin tilidan (al)chimia so'zidan olingan) – moddiylikning tuzilishi, tarkibi, xossasi va o'zaro o'zgarishini o'rganuvchi fan sohasi; biologiya (qadimgi yunon tilidan βιολογία (βίος — «hayot» + λόγος — «o'rganish (fan)»)) – tirik tabiat haqidagi kompleks fan bo'lib, hayotni ma'nosi, kelib chiqishi, taraqqiyoti, xilma-xiligini, o'zgaruvchanligi va oqilona muhofaza usullarini o'rganuvchi fan sohasi va boshqa juda ko'p fanlar.

Birinchi marta «biologiya» termini Jan Batis Lamarki ilmiy ishlarida o'z aksini topdi. Agar tarixga bir nazar solsak, biologiya fani o'zini birinchi qadamlaridanoq fizika va mexanikaga doir qonun-qoidalarni tirik tabiat hodisalarini o'rganishga ishlatilishiga guvoh bo'lamiz. Masalan, 1628 - yili Uilyam Garvey miqdoriy o'lchovlar va gidravlika qonunlarini qo'llash natijasida qon aylanish mexanikasini tushuntirib bergandi, o'sha davrda Rene Dekart va Gotfrid Leybnis mexanika qonunlarini notirik va tirik tabiatga nisbatan bir xil ekanligi haqida aytib o'tgandilar. Antuan Lavuazye va Per Laplas anorganik va

organik jismlarni ikki xil kimyosining mavjud emasligini ko'rsatdilar. Tarixda bunday misollar juda ko'p uchraydi.

Hozirgi zamon biologiya fani juda murakkab fundamental fan hisoblanib, har bir bo'limi allaqachon alohida mustaqil fanlarga aylangan – botanika, zoologiya, genetika va ekologiya. Bu fanlarning har biri bir necha alohida mustaqil qismlarga ajralgan. Yig'ilgan ma'lumotlarni ma'lum bir tartibga solish va ularni o'rganish natijasida biologiyada yangi-yangi sohalar paydo bo'ldiki, bular har birining o'z qonun-qoidalari va o'z usullari mavjud.

Har bir fanda o'ziga xos ikki xil rivojlanish tendensiyasi mavjud – parchalanish va birlashish. Bu ikki xil tendensiya komplementar prinsip asosida rivojlanadi, ya'ni hamma vaqt bir-birini to'ldirib boradi. Rivojlanishning ma'nosi ham ana shunda. Fandagi parchalanish va birlashishning yana bir sababi shu fanga doir ma'lumotlarni qayta ishlashning yangi usullarining paydo bo'lishi bilan ham bog'liq.

Biologiyadagi birlashish tendensiyasiga taalluqli bo'lgan sohalardan biri biofizika (βίος – hayot va φύσις – tabiat) fani hisoblanadi. Biofizika terminini ingliz matematigi Karl Pirson (1892) o'zining «Fan grammatikasi» asarida ishlatib, fizikaviy qonunlar asosida biologik jarayonlarni tushuntirishni nazarda tutgan edi. Ammo bugungi kundagi taraqqiyot biofizika tushunchasini yana ham kengaytirdi, ya'ni bugungi kun biofizikasi biologik jarayonlarni matematika, fizika va kimyo nuqtayi nazaridan o'rganishni taqozo qiladi.

Hozirgi kunda biofizika fani rivojlangan bo'lib, u biologiyaning nazariyasiga aylangan, ya'ni tirik sistemalarda boshqarish strukturasi mexanizmlari va hodisalari fizikasini o'rganuvchi fan bo'lib xizmat qiladi. Biofizika statistik ma'lumotlarni yig'ish bilan emas, balki hodisalarning asl mohiyatini fizik-matematik modellarni qurish yo'li bilan ulardagi jarayonlarni borish qonuniyatlarini o'rganishga qaratilgan.

Biofizika:

- biologiyaning bo'limi bo'lib, tirik tabiatni hamma darajalaridagi (biomolekulyar tuzilishdan biosferagacha bo'lgan sathgacha) mavjudligining fizik aspektlarini (tomonlarini) o'rganuvchi;

- hozirgi zamon matematik fizikaning bir bo'limi bo'lib, biologik obyektlarni murakkab chiziqsiz fizik tizimlarning boshqa bir ko'rinishidek qarab o'rganilishi;

- turli xil fizik omillarning biologik tizimlarga ta'siri va har xil tuzilish sathlariga ega bo'lgan biologik tizimlardagi fizik jarayonlari haqidagi fan.

Umumiy qilib aytganda, biofizika – moddiylik va energiyani biologik obyektlarning strukturaviy tuzilishiga ta'sirlarini, o'ziga xos fizik qonunlarni o'rganadi (Biofizika – Vikipediya, ru.wikipedia.org) .

Biofizika fanining asosiy ma'nolaridan biri – molekulyar darajadagi biologik ahamiyatga ega o'zaro ta'sirlarning umumiy prinsiplarini aniqlash, hozirgi zamon fizik, kimyo qonunlari asosida ularning tabiatini ochish, matematikaning oxirgi muvaffaqiyatlaridan foydalangan holda va shular asosida biologik hodisalarni aniq akslantira oladigan umumiy tushunchalarni ishlab chiqishdir.

Aytish mumkinki, biofizika fan sifatida shakllanishi Ervin Shryodingerni “Fizik nuqtayi nazardan hayot nima” (1945) degan kitobidan boshlangan deb. Shryodinger o'zining asarida hayotning termodinamik asoslarini, tirik organizmlarning o'ziga xos umumiy strukturaviy tuzilishini, biologik hodisalarning kvant mexanikasi qonunlariga muvofiqligi va boshqa muhim biologik masalalarni yoritib berishga harakat qilgan (Biofizika – Vikipediya, ru.wikipedia.org).

Hozirgi zamonda biofizikada biologik obyekt va jarayonlarni matematik modellash tirish usuli juda keng qo'llanila boshlandi, bugunga kelib matematik biologiya va matematik ekologiya degan alohida tushunchalar fanga kirib keldi. Matematik biologiya va matematik ekologiya biofizika doirasida bo'lib, tirik sistemalardagi o'z-o'zini boshqarish strukturalarini o'rganishga bag'ishlangan, boshqacha qilib aytganda, tirik sistemalardagi garmoniya «algebra»sini o'rganishga qaratilgan (Фуломов М.И., 2006; Гуламов, 2012).

Tibbiyotning bugungi taraqqiyot darajasi hujayra biofizikasi va meditsina kibernetikasi singari yangi yo'nalishlarning shakllanishiga olib keldiki, bunda asosiy e'tibor fundamental tadqiqotlarga yo'naltirilgan. Hujayra biofizikasi – biologiya, fizika va meditsina bo'limi hisoblanib, atom va molekulyar darajadagi hozirgi zamon tadqiqotlarini organ va biologik tizim darajasidagi tadqiqotlarda qo'llanishiga muhim va katta ahamiyatga ega (К вопросу о современных направлениях развития биофизики клетки, article/10045).

Biofizika juda keng qamrovli tushuncha hisoblanadi. Aytish mumkinki, bugungi kunda biofizikaning tadqiqotlari tirik tabiatga tegishli fizik masalalarni qo'yilishi bilan boshlanadi. Ana shunday masalalardan biri bu biologik rivojlanish va informatsion nazariya orasidagi munosabatdir. Bunga yaqqol misol qilib, XX asrning 70 - yillarida bioinformatika fanining shakllanishini keltirish mumkin (Lesk

A., 2009). Bugungi kunda moddiylik va energiya tushunchalaridek informatsiya tushunchasi ham materiyani umumiy xossalaridan biridek qarashlar ustunlik qilyapti. Tirik tabiatni o'rganishda informatsion yondashish metodologik xarakterga ega bo'lyapti (Судаков К.В. ([О некоторых проблемах современной биофизики](#), novainfo.ru/article? **nid=10337**; Гуламов М.И., 2016, 2017, 2018).

Yuqoridagilarni nazarga tutgan holda biofizika fanining strukturaviy tuzilishini quyidagicha tasavvur qilish mumkin:

B I O F I Z I K A		
O'rganish obyektlar:	Fizik hodisalar:	Fizik-matematik usullar:
Biosfera	O'zaro ta'sir kuchini	Boshqarish usullari
Ekosistema	tabiati	Modellashtirish
Populyatsiya	Jarayonlar kinetikasi	Kompyuterda informatsion
Organizmlar	Informatsiyani qayta	eksperimentlarni o'tkazish
To'qima, organlar	ishlash	Tadqiqot o'tkazish
Hujayra	Energiyani bir turdan	Klassifikasiya o'tkazish
Hujayra organelalari	ikkinchi turga aylanish	Ta'sir qilish usullari
Viruslar, bakterio- faglar	mexanizmlari	
Yuqori molekulali birikmalar	Harakat mexanizmlari	
Quyi molekulali birikmalar	Fizik omillarning ta'sir mexanizmlari	
	O'z-o'zini boshqarish	
	Sistema evolyutsiyasi	

Biofizika – matematika, fizika, kimyo, biologiya kabi fundamental fanlarning tabiiy taraqqiyot evolyutsiyasining mahsuli bo'lib, hozirgi zamon biologiya fanining nazariy asosini tashkil qiladi. Biofizika – fiziologik jarayonlar va biologik hodisalar asosida yotuvchi molekulyar va yuqori molekulali birikmalar darajasidagi elementar va fundamental o'zaro ta'sirlar va o'zgarishlar haqidagi fan hisoblanadi. “Biofizika” kursi davlat oliy ta'lim standartiga kiritilgan bo'lib oliy o'quv yurtlarida ta'limni va uni amaliy yo'nalishining universal, fundamental ta'minlovchisi hisoblanadi. Umumiy biofizika kursining maqsadi, biofizika asosini izchil ketma-ketlik asosida mustaqil ko'p qirrali fan shaklida yoritib berishdir. Umumiy biofizika kursining vazifalaridan yana biri xilma-xil biologik hodisalardagi yagonalikni va biologik jarayonlar asosida yotgan umumiy molekulyar o'zaro ta'sirlar mexanizmini tushuntirib berishdan iboratdir.

I QISM. MURAKKAB SISTEMALAR BIOFIZIKASI

1-bob. Nazariy biofizika asoslari

1.1. Biologiyada tizimli tahlil

Tizim tushunchasining tahlili shundan dalolat beradiki, har qanday tizim (moddiy va informatsion tabiatidan qat'iy nazar) eng kamida ikki yoki undan ortiq elementlardan iborat, elementlarning joylanishi va ular orasidagi funksional bog'liqlik mavjud bo'lgan struktura tushuniladi. Demak, tizim tushunchasini tushuntirishdan oldin biz element, struktura tushunchalarini tahlil qilishimiz kerak.

Element (birlik) – shartlashilgan, bo'linmas birlik. Misol: elektron, proton, neytron – atom elementlari; eritrotsitlar, leykotsitlar, qon plastinkalari – qon elementlari; Venera, Merkuriy, Yer, Mars va boshqa planetalar – Quyosh sistemasi elementlari, bunday misollarni ko'p keltirish mumkin.

Struktura (tuzilish) – biror bir to'plam elementlarining o'zaro joylanishi va ular orasidagi funksional bog'liqlik mavjud bo'lgan tuzilish. Misol: elektron ma'lum bir atom orbitasida, proton va neytron atom yadrosida joylashgan bo'lib, ular o'zaro yadroviy kuchlar orqali bog'langan; hujayra markazida yadro joylashgan, uning ichida yadrocha, yadrodan tashqarida lizosomalar, silliq endoplazmatik to'r, Golji apparati, sentriola, mitoxondriya va boshqa elementlardan iborat, bu elementlar bir-biri bilan hujayra suyuqligi (sitoplazma) orqali bog'langan. Quyosh sistemasidagi planetalar ma'lum bir orbitalarda joylashgan bo'lib, o'zaro butun olam tortishish qonuni orqali bog'langan.

Tizim (bir butun) – ma'lum bir to'plam elementlarining o'zaro joylanishi va ular orasidagi funksional bog'liqlikning bir butun namoyon bo'lishidir. Misol: atom, hujayra, Quyosh sistemasi, ekosistema va hokazolar.

Obyekt (predmet ma'nosida) – biror element yoki elementlar to'plamidan iborat bo'lib, biror bir faoliyat joyi bo'lib xizmat qiladi. Biosfera, o'rmon ekosistemasi, okean, dengiz va hokazolar.

Demak, tizimlar o'zining to'plam elementlari, ular orasidagi funksional bog'liqliklari, boshqacha qilib aytganda, murakkablik darajasi bilan bir-biridan farqlanadi. Bu nuqtayi nazardan fizik va biologik tizimlarning bir-biridan farqini va tabiatdagi o'rnini ko'z oldimizga keltirishimiz mumkin.

Fizik yoki biologik obyektlarni o'rganishda tizimli yondashish, bu o'rganilayotgan yoki tadqiqot qilinayotgan obyektning tizim sifatida qarash, ya'ni to'plam elementlarini, elementlarni to'plamdagi o'rnini va ular orasidagi funksional bog'liqliklarni aniqlash tushuniladi. Faqat shu holdagina obyektning o'rganish ilmiy tus olishi mumkin. Demak, hamma vaqt ilmiy izlanishlar tizimli yondashish asosida olib borilgan, ammo tizimli yondashish ilmiy izlanishning alohida usuli shaklida shakllanishi XX asrning o'rtalariga kelib yuzaga keldi (Пентал Р., 1979; Джефферс Дж., 1981; Сетров М.И., 1975). Tizimli yondashish matematika sohasidagi tabiiy yo'nalish hisoblanadi. Matematikaning kundalik amaliyotda keng qo'llanishi tizimli yondashishning alohida usul shaklida shakllanishiga asos bo'ldi. Bu, asosan, XX asrning o'rtalariga kelib Норберт Винер ning "Кибернетика, или управление и связь в животном и машине" (1948) ilmiy asarini nashrdan chiqishi bilan kibernetika fanining rivojlanishi asosida yana ham aniq shakllana boshladi.

Tizimli yondashish nafaqat matematikada, balki boshqa gumanitar va tabiiy fanlarda ham mavjud. Shu jumladan, XX asr boshlaridan boshlab biologiyada ham yaqqol shakllanmagan holda qo'llana boshlangan. 1935-yilda A.Tensli tomonidan ekosistema tushunchasi kiritildi. Ekosistema deganda organizmlar va ularni o'rab turgan muhitning fizik komponentlari uyushmasining bir butun funksional namoyon bo'lishi, ya'ni uyushmadagi tirik va notirik komponentlarning o'zaro ta'siri, u yoki bu ko'rinishdagi to'la biologik siklni (produtsentlar, konsumentlar va redutsentlar yordamida) namoyon bo'lishi tushuniladi. Tizim bilan bog'liq bo'lgan bunday tushunchalar biologiyada juda ko'p qo'llaniladi. Masalan, qon aylanishi, tayanch, nerv sistemalari va boshqalar.

Tizimli yondashish deganda, har qanday o'rganilayotgan obyektning quyidagi punktlar bo'yicha tahlil qilish tushuniladi :

I. Konseptual modelini tuzish:

1. Obyektning, obyekt osti elementlarini va ular orasidagi moddiy va informatsion funksional bog'liqliklarni aniqlash.

2. Obyekt yoki obyekt osti elementlarini, elementlarning joylanishini va ular orasidagi moddiy hamda informatsion funksional bog'liqliklarini aniqlash.

II. Obyektning konseptual modeli asosida matematik modelini yaratish:

1. Obyekt parametrlarining (elementlarining) miqdoriy o'zgarishini akslantiruvchi matematik tenglamalarni yozish.

2. Obyektga doir yozilgan tenglamalar sistemasining matematik tadqiqotini o'tkazish.

3. Obyekt matematik tenglamalari asosida obyekt imitatsion modelini yaratish, ya'ni qulay kompyuter tilida programma yozib, kompyuterda ishlash darajasiga yetkazish.

4. Obyektning mantiqan real va real bo'lmagan imitatsion eksperimentlarini o'tkazish.

5. Imitatsion eksperimentlar natijalarini obyektning tabiiy kuzatishlar bilan taqqoslash asosida ekspert xulosalarni shakllantirish.

III. Natijalarni amaliyotga tadbiiq qilish.

Tizimli yondashish usulini amaliyotda, ishlab chiqarish sohasida qo'llanishiga juda ko'p misollar keltirish mumkin. Misol uchun, ishlab chiqarish sohasida Дж.Фоппестер (1971, 1978) ishlari. Atrof-muhit va ekologik masalalarni o'rganishga doir misollar Р.Пентел (1979), Дж. Джефферс (1981) ishlarida juda batafsil keltirilgan.

Tizimli yondashish usulini ekologiyaga doir - parazit-xo'jayin konseptual sistemasini tahlilida qarab chiqamiz (Гуламов М.И., Пасеков В.П., 1985).

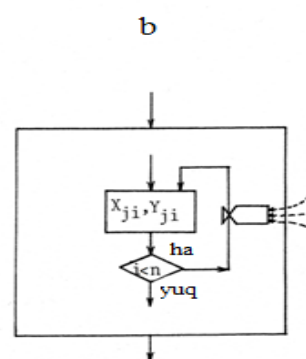
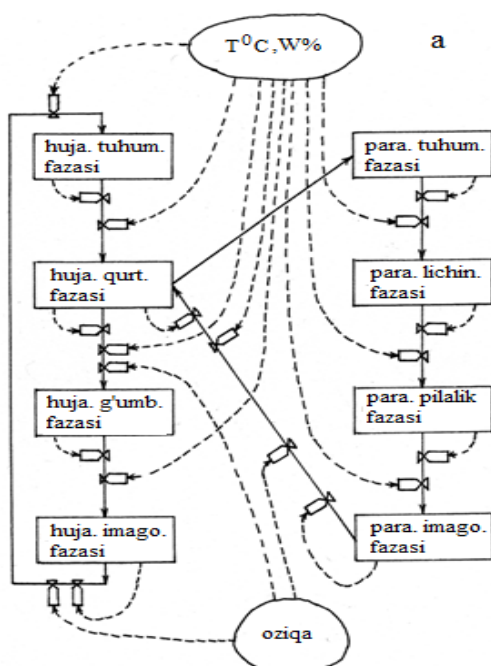
Parazit va xo'jayin tipi munosabatida bo'lgan hasharotlar 4 ta yashash fazasidan iborat, muvofiq ravishda: tuxumlik, qurtlik (lichinkalik), g'umbaklik (pillalik) va kapalaklik (imago). Har bir yashash fazasi ma'lum bir davomiylik intervalidan iborat. Berilgan yashash fazasidagi individlar (osoblar) ma'lum bir yoshga yetgandan so'ng ular keyingi yashash fazasiga o'tadilar. Bunda individlarning yashovchanligi har bir yashash fazasida va bir yashash fazasidan ikkinchisiga o'tayotganda abiotik va biotik omillar ta'siri orqali aniqlanadi.

Parazit va xo'jayinining o'zaro ta'siri parazitning imago va xo'jayinining qurtlik yashash fazalariga to'g'ri keladi. Parazitning urg'ochi individi xo'jayin qurtini uchratganda qurt tanasiga ma'lum miqdorda tuxum qo'yadi (tuxumlar soni parazit turiga, abiotik va biotik omillarga bog'liq). Shu tarzda parazit xo'jayinga shikast yetkazadi. Xo'jayin qurtining ma'lum yoshidan boshlab parazit unga shikast yetkazishi mumkin. Zararlangan xo'jayin qurtining soni xo'jayin qurti va urg'ochi parazit kapalaklar sonidan abiotik va biotik omillar orqali aniqlanadi.

Zararlangan xo'jayin qurtining ichidagi parazit tuxumlaridan parazit lichinkalari chiqib qurt tanasi bilan oziqlanadi. Natijada xo'jayin qurti nobud bo'ladi. Parazit lichinkalari tegishli yoshga yetgandan so'ng xo'jayin qurtidan tashqariga chiqib pilla o'raydi va ma'lum vaqt oralig'ida pillalik yashash fazasida bo'ladi. Parazitning qolgan yashash fazalari xo'jayin yashash fazalariga o'xshash ravishda tegishli yoshga doir rivojlanadi. Kuzning oxiri va qish boshlanishi, ya'ni ma'lum darajada haroratning pasayishi bilan xo'jayini zararlangan va zararlanmagan qurtlari qishlashga o'tadi. Qishlash davrida hech qanday rivojlanish ro'y bermaydi. Bunda qurtlarning yashovchanligi kunlik harorat orqali aniqlanadi. Bahor kirishi bilan, ya'ni ma'lum musbat haroratlar summasi yig'ilganda, qishlashga ketgan qurtlar uyg'ona boshlaydi va qishlashga ketgan yoshiga qarab qurtlik yashash fazasida davom etadi yoki g'umbaklik yashash fazasiga o'tadi.

Дж.Фоппестер (1971, 1978) sistema dinamikasiga doir diagrammalaridan foydalanib va yuqorida keltirilgan kuzgi tunlam (Scotia (Agrotis) segetum Schiff - xo'jayin) va apanteles (Apanteles telengai Tobias - parazit) hasharotlarining "parazit-xo'jayin" sistemasi doirasidagi o'zaro ta'sirini hisobga olgan holda bunday dinamikani akslanturuvchi konseptual modelini yaratamiz (1.1-rasm).

Bu misolimizdagi tizimli yondashish usuli bilan to'raligicha, ya'ni matematik modellashirish qismi o'z ichiga olingan holati bilan tanishmoqchi bo'lganlar uchun М.И.Гуламов, В.П.Пасеков (1985) ishini taklif qilamiz.



a) Parazit-xo'jayin o'zaro ta'siri va ularni yashash fazalarini rivojlanishini sxematik tasvirlanishi; b) har bir yashash fazasi rivojlanishini sxematik tasvirlanishi

1.1 - rasm. Parazit-xo'jayin sistemasining konseptual modeli

1.2. Biologiya va ekologiyada matematik modellashtirish usullari

Matematik model tushunchasi:

"... O'ta savodsiz arxitektorning eng yaxshi asalaridan farqi shundaki, arxitektor asalari uyini qurishdan oldin, u, avvalombor, asalari uyining obrazini miyasida yaratadi" - bu so'zlar K.Marksga tegishli, "uning obrazini miyasida yaratadi" - degani bo'lajak qurilmaning xayolida nusxasini (kopiyasini), ya'ni qurilma modelini yaratishdir. Model lotin tilidan olingan bo'lib "modulus" - o'lchov, namuna ma'nosini anglatadi.

Yuqoridagi va kirish qismidagi misollardan kelib chiqadiki, inson har qanday ishni boshlashdan oldin, avvalombor, o'sha bajaradigan ishning andozasini, qurilmasini yoki tuzilishini xayolida nusxasini (modelini) yaratar ekan. Bundan kelib chiqadiki, model ko'pchilik hollarda abstrakt xarakterga ega. Agar biz xayolimizdagi nusxani, ya'ni abstrakt modelni "o'z tilida" - matematik simvollar va tegishli qonun qoidalarga rioya qilgan holda bayon qilsak, bunday ko'rinishdagi modelga matematik model deyiladi.

Matematik model tushunchasini yaqqolroq tushuntirish maqsadida ba'zi bir mutaxassislarining matematik modelga bergan ta'riflari bilan tanishib chiqamiz:

Н.П.Бусленко (1978) - Real sistemaning matematik modeli – bu shunday formal tilda yozilgan abstrakt obyekt, uni faqat matematik usullar orqali o'rganish mumkin. В.М.Глушков, В.В.Иванов va В.М.Яненко (1983) - Matematik model deb, umuman olganda, matematik simvollar to'plami va ular orasidagi munosabatlar tushuniladi.

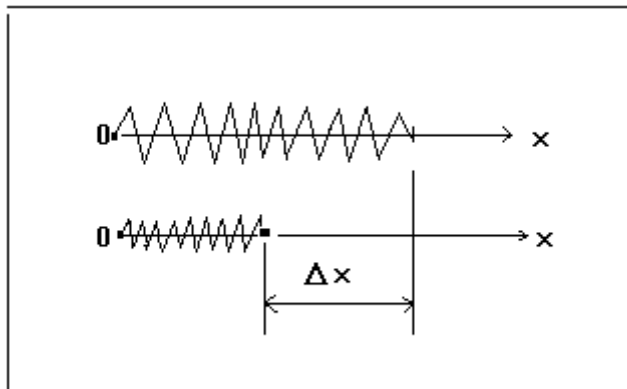
А.А.Самарский, А.П.Михайлов (1987) - Har qanday obyektning har qanday modeli kompyuterda ishlatish darajasiga yetkazilgan bo'lsa, bunday modelga matematik model sifatida qaralsa bo'ladi. Bunda, albatta, o'rganilayotgan real obyektning asosiy qonun-qoidalarini matematik tilda bayon qilinishi tushuniladi.

Yuqoridagilarni nazarda tutgan holda matematik modelni quyidagicha ta'riflash mumkin: Matematik model - real ob'ektning tasavvurimizdagi abstrakt ko'rinishi bo'lib, u matematik belgilar va ba'zi bir qonun - qoidalar orqali ifodalangan bo'ladi.

Matematik modellarga misollar:

1. Prujinaning elastiklik tebranishlarining matematik modeli.

Tekis stol yuzida katta bo'lmagan temir sharcha prujinaga berkitilgan, prujinaning ikkinchi uchi esa stolga mahkamlangan bo'lsin. Vaqtni boshlang'ich momentida prujina siqilmagan (1.2-rasm).



1.2 - rasm. Temir sharcha tebranma harakatining konseptual modeli

Prujinani shunday siqamizki, u o'zining elastiklik xususiyatlarini yo'qotmasin. Bunda Guk qonuniga binoan sharchaga kx ga teng elastiklik kuch ta'sir qiladi, bunda k – elastiklik koeffitsiyenti, Δx - prujina deformatsiyasining qiymati. Sharchani qo'yvoramiz va sharcha elastiklik kuch ta'siri ostida harakatlanadi. Sharcha massasini m orqali belgilab, uning uchun Nyutonning ikkinchi qonunini yozamiz:

$$m \frac{\partial^2 x}{\partial t^2} = -kx \quad (1.2.1)$$

Bu tenglama stol sirtidagi temir sharcha elastiklik tebranishining matematik modeli hisoblanadi. Yuqorida keltirilgan temir sharchaning tebranish hodisasi (real obyekt) va shu hodisani o'zida akslantirgan tenglama (abstrakt obyekt) orasidagi bog'liqlikka e'tibor bering, bu juda ham muhim. Matematik modelni yozishdan oldin biz real voqeani o'rganib, asosiy momentlarini ma'lum shartlar orqali bayon qildik, keyinchalik o'sha shartlarni ma'lum matematik belgilar va qonunlar orqali yozdik.

Keyinchalik shu matematik modelning ustida tadqiqot o'tkazib biz temir sharchaning vaqtning har qanday momentida qayerda joylanish qonunini aniqlay olamiz.

Buning uchun quyidagi boshlang'ich shartlarni beramiz. Temir sharcha vaqtning boshlang'ich momentida x_0 nuqtada joylashgan, ya'ni

$x(0) = x_0$, va boshlang'ich tezligi $\dot{x}(0) = 0$. Bizga ma'lumki (1.2.1), tenglamaning umumiy yechimi quyidagi ko'rinishga ega:

$$x(t) = A \sin \sqrt{k/m} t + B \cos \sqrt{k/m} t, \quad (1.2.2)$$

bu yerda A va B - doimiy koeffitsiyentlar, ularni shunday tanlash kerakki, boshlang'ich shartlarni qanoatlantirsin. Boshlang'ich shartlarni (1.2.2) tenglamaga qo'yib, quyidagilarni hosil qilamiz: $x(0) = x_0$ da $x_0 = B$ va $\dot{x}(0) = 0$, $t = 0$ da $A = 0$. Bundan kelib chiqadiki, boshlang'ich shartlarni hisobga olgan holda (2) yechimning ko'rinishi quyidagicha bo'ladi:

$$x(t) = x_0 \cos \sqrt{k/m} t \quad (1.2.3)$$

Bu qonuniyatni bilgan holda t vaqtning xohlagan momentida sharchani ox o'qiga nisbatan qaysi nuqtada bo'lishini oldindan ayta olamiz. Buning uchun biz, albatta, k va m qiymatlarini oldindan berishimiz shart. Demak, biz matematik modelni (1.2.1) tadqiqoti natijasida real voqelikning (temir sharchani) oddiy elastiklik tebranishlar qonunini aniqladik (1.2.3).

2. Populyatsiya dinamikasining matematik modeli:

Hozirgi zamon ekologiyasining asosiy masalalaridan biri – qanday qilib vaqtning xohlagan momentida u yoki bu populyatsiya dinamikasining o'zgarishini oldindan aytib berish mumkin? Bu savolga javob nafaqat nazariya nuqtayi nazaridan, balki amaliy tomondan ham katta ahamiyatga ega.

Bu masalani hal qilishda quyidagi gipotezalarni yuritamiz (Гуломов М.И., 2006):

1. Populyatsiya individlari areal bo'yicha tekis taqsimlangan.
2. Faraz qilamizki, vaqtni har qanday momentida biomassaning o'sish tezligi bor biomassaga proporsional, populyatsiya vakillarining o'zaro raqobatiga teskari proporsional.
3. Populyatsiya biomassasining (sonining) o'zgarish tezligi uzluksiz.

Agar biomassani vaqtning t momentida $x(t)$ bilan, Δt vaqt oralig'idagi o'zgarishni Δx orqali belgilasak, unda quyidagi taxminiy tenglamani yozish mumkin (2-chi gipoteza):

$$\Delta x \approx (kx - \alpha x^2) \Delta t \quad (1.2.4)$$

bu yerda α va k - doimiy. (1.2.4) ni har ikkala tomonini Δt ga bo'lib $t \rightarrow \infty$ da quyidagiga ega bo'lamiz (3- gipoteza):

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\Delta x}{\Delta t} \rightarrow \frac{dx}{dt} . \quad (1.2.5)$$

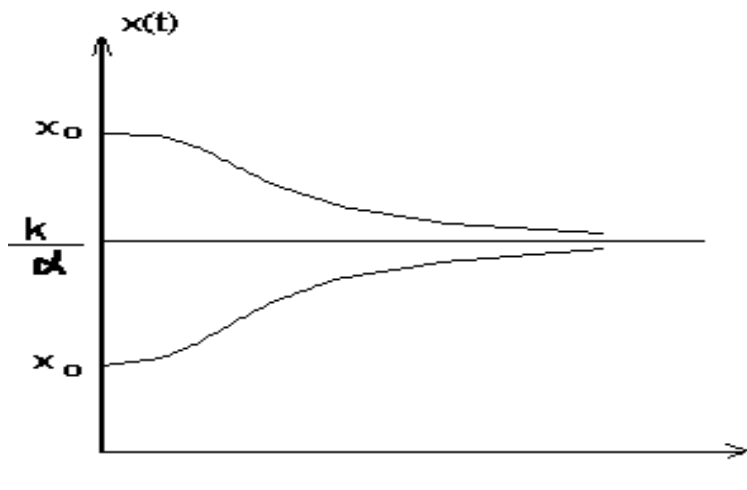
Bu munosabatning differensial ko'rinishini quyidagicha yozish mumkin:

$$\frac{dx}{dt} = kx - \alpha x^2 . \quad (1.2.6)$$

Bu tenglama, o'z navbatida, populyatsiya biomassasi o'zgarishining matematik modelidir. (1.2.6) tenglamani $x(t_0) = x_0$ deb integrallasak, quyidagi yechimga ega bo'lamiz:

$$x(t) = \frac{kx_0 e^{kt}}{k - \alpha x_0 (1 - e^{kt})} \quad (1.2.7)$$

Endi t vaqtning qiziqtirgan qiymatida populyatsiyaning biomassasini hisoblash mumkin. Oxirgi tenglamaning grafigi quyidagicha ko'rinishga ega (1.3-rasm).



1.3 - rasm. Populyatsiya biomassasining vaqtga nisbatan o'zgarish dinamikasi

Biz bilamizki, har qanday real populyatsiya tabiatda yakka uchramaydi, u hamma vaqt bir necha boshqa turlar bilan bog'liq, o'zini yashash joyi va, nihoyat, ob-havosi bilan xarakterlanadi.

Yuqoridagi misolda biz real voqelikning juda ham soddalashtirilgan holatini qarab chiqdik. Shunga qaramasdan, bu model muhim nazariy va amaliy ahamiyatga ega bo'lgan ushbu xulosalarni olishga imkoniyat beradi.

Nazariy xulosalar:

1. Har qanday populyatsiya o'zining o'rtacha biomassasi bilan xarakterlanadi:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{kx_0 e^{kt}}{k - \alpha x_0 (1 - e^{kt})} = \frac{k}{\alpha} .$$

2. Real populyatsiya biomassasining tebranishlari, populyatsiya biomassasining ma'lum miqdordagi chetlanishlarning o'rtacha qiymatiga intilish natijasidir.

3. Har qanday populyatsiya o'ziga xos yuqori va pastgi biomassa miqdoriga ega.

Amaliy xulosalar:

1. Populyatsiya biomassasining hosildorligi populyatsiya biomassasining o'rtacha qiymatidan yuqori bo'lgan paytlardagina samarali bo'lishi mumkin.

Bu faqat bir sodda matematik modelni sifat jihatdan o'tkazilgan tadqiqotlarimiz asosida shuncha muhim xulosalarga keldikki, albatta, bunday xulosalarga real hayotdagi kuzatishlar va eksperimentlar o'tkazish yo'li bilan erisha olmasdik. Bu esa matematik modellashtirishning boshqa metodlaridan yana bir bor afzalligining isbotidir.

Matematik model ko'rinishlari:

Matematik modelning differensial tenglama, integro-differensial tenglama, algebraik struktura ko'rinishda yozish mumkin. Xulosa qilib aytsek, necha xil matematik apparat mavjud bo'lsa shuncha xil matematik model ham mavjud.

Obyekt va matematik model orasidagi muvofiqlik:

Agar model va uning algoritmi murakkab bo'lmasa, uni analitik tadqiqot o'tkazib, qonuniyatini o'rganish mumkin. Aks holda, berilgan modelning algoritmi bo'yicha dastur tuzib, kompyuterda uning yechimi (taxmini) o'rganiladi. Olingan natija real obyekt parametri bilan solishtiriladi. Qiyosiy tahlilning o'tkazilish asosida matematik model natijasiga ishonch hosil qilish va modelni amalda qo'llash maqsadi yotadi.

Agar modelda olingan natija real obyekt dinamikasidan sifat va qiymat jihatdan farq qilsa, unda modelga qaytib, uning ba'zi parametrlarini o'zgartirishga to'g'ri keladi. Matematik model va real obyekt dinamikasi sifat va qiymat jihatdan bir-biriga yaqin bo'lguncha bu jarayon bir necha marotaba qaytarilishi mumkin. Modelning real obyektga yaqinlashishi boshlang'ich ma'lumotning haqiqatga yaqinlik darajasi bilan aniqlanadi.

Matematik modellar klassifikatsiyasi:

Matematik modellashtirish bo'yicha oxirgi bir necha o'n yillikda shunchalik ko'p ishlar qilinganki, biror bir ilmiy va texnikaviy soha yo'qki, unda matematik modellashtirish qo'llanilmagan bo'lsa.

Matematik modellash sohasidagi bunday hol klassifikatsiya masalasini yuzaga keltirishi tabiiydir. Ammo hozirgi vaqtda matematik modellar klassifikatsiyasi bo'yicha aniq bir nuqtayi nazar ishlab chiqilmagan.

Har qanday klassifikatsiyaning maqsadi bir-biriga o'xshash obyektlarni ma'lum bir alomatlarga asosan guruhlashdir.

Matematik modellar ko'rinishi, masalaning qo'yilishi, o'rganilayotgan obyekt tabiati jihatidan bir-biridan farq qiladi. Ko'pincha matematik modellar qo'llanishi va texnikasi bo'yicha klassifikatsiya qilinadi. Misol tariqasida A.A.Ляпунов va Г.П.Багриновская (1975) klassifikatsiyasini qarab chiqamiz:

Aniq funksional bog'liqli matematik modellar	-	Ehtimolli bog'liqli matematik modellar
Diskret vaqtli matematik modellar	-	Uzluksiz vaqtli matematik modellar
Vaqt intervali chegaralangan matematik modellar	-	Intervali chegaralanmagan matematik modellar
Fazoviy o'zgaruvchisiz matematik modellar	-	Fazoviy o'zgaruvchili matematik modellar
Izsiz matematik modellar (Markov zanjiri nazariyasiga asoslangan)	-	Izli matematik modellar
Boshqaruvsiz matematik modellar	-	Boshqaruvli matematik modellar

Bunday asosda klassifikatsiyalash amalda kam qo'llaniladi. Bunday matematik modellarni klassifikatsiyasi ko'pincha mutaxassisning intellektual estetik darajasiga bog'liqdir.

Ю.М.Свирижев (1975) matematik modellarning klassifikatsiyasini quyidagicha beradi: Hamma matematik modellar ikki guruhga bo'linadi - analitik va imitatsion modellarga.

Analitik va imitatsion matematik modellar:

Analitik modellar guruhiga masalalarni nazariy tadqiqotiga bag'ishlangan modellar kiradi. Nazariy tadqiqotlar deganda, ko'pincha o'rganilayotgan obyektning turg'unligi, turg'unlik hollari, chegaraviy davrlarning mavjudligi, bifurkatsion holatlarning dissipativ strukturalari va tebranish davrini aniqlash masalalari tushuniladi. Bunday hollarda biz o'rganilayotgan hodisani konseptual sxemasini soddalashtirishimiz kerak. Buning uchun haqiqatga yaqin fikrlardan, asimptotik usullardan, soddalashtirilgan gipotezalardan foydalaniladi. Bunday masalalarni yechishda ko'pincha differensial tenglamalar nazariyasining sifat va

turg'unlik usullaridan yoki klassik matematikaning boshqa biror qulay usullaridan foydalaniladi.

Imitatsion modellashtirish masalani amaliy nuqtayi nazardan yechish sistemasini o'z ichiga oladi, konkret real sharoitni, noma'lum o'zgaruvchilarni yoki yetarli darajada ma'lum bo'lmagan elementlar orasidagi bog'liqlikni hisobga olgan holda quriladi. Bunday hollarda asosan kompyuterda eksperiment o'tkazish metodlari nazarda tutiladi. Bunday modellashtirish metodi analitik metoddan farqli, o'rganilayotgan ob'yekt elementlari orasidagi xilma-xil bog'liqliklarni hisobga olishi mumkin.

Imitatsion modellashtirish usulidan hozirgi paytda juda keng ko'lamda foydalaniladi. Biror soha yo'qki, imitatsion modellashtirish ishlatilmasa, hatto ba'zi analitik masalalarni ham yechishda qo'llanilyapti.

Nazariy masalalar o'rganilayotganda ham ko'pincha analitik yondashish qo'llaniladi. Bunday hollarda biz o'rganilayotgan hodisa (obyekt)ning konseptual sxemasini soddalashtirishimiz kerak, buning uchun haqiqatga yaqin fikrlardan, asimptotik metodlardan, soddalashtirilgan gipotezalardan va differensial tenglamalar nazariyasining sifat usullaridan, turg'unlik nazariyasidan yoki boshqa tegishli klassik matematik metodlardan foydalanamiz. Bunday metodlar Ю.М.Сви́режев (1987) ishida keng ravishda o'rganilib chiqilgan. Imitatsion yondashish ma'lum bir modellashtirish sistemasini o'z ichiga oladi, konkret real sharoitni hisobga olgan holda, noma'lum o'zgaruvchilarni yoki yetarli darajada ma'lum bo'lmagan elementlar orasidagi bog'liqliklarni hisobga olgan holda quriladi. Bunday hollarda, asosan, mashinada (kompyuterda) tajribalar o'tkazish metodlari nazarda tutiladi. Bu usul modellashtirishni analitik usulga nisbatan sistema elementlari orasidagi xilma-xil bog'liqliklarni o'z ichiga qamrab olishligi bilan farq qiladi.

1.4. Bioinformatsion usullar

Hozirgi zamon bioinformatikasi XX asrning 70-yillarida DNKdagi nukleotidlar ketma-ketligini o'qishning effektli usullari yaratilgandan keyin paydo bo'ldi. Bioinformatikaning alohida ilmiy sohaga aylanish tarixi 1980-yillar hisoblanib, kompyuter dasturi asosida nukleotik ketma-ketliklarini tahlil qilish to'g'risida kompyuter usullariga bag'ishlangan "Nucleic Acids Research" jurnalining birinchi soni nashrdan chiqqan paytdan boshlab hisoblanadi. Bioinformatikani bugungi kundagi rivojlanishi va shakllanishining asosiy yo'nalish loyihasi bu odam genomining sekvenirlanishidir. Genomni to'liq tahliliga o'tilishida informatsion tahlilning kompyuter usuli shunday muhim rol o'ynay

boshladiki, bunday tadqiqotlar bora-bora mustaqil ilmiy sohaga aylana bordi. Genomlar juda ko'p genlardan iborat, ammo bu genlarning ko'pchiligi bo'yicha hali eksperimental berilganlar noma'lum. O'rganilmagan genlarni aniqlash va ularni funksiyasini oldindan aytish lozim. Bularni hammasi genomlarni muhim qismlarini ajratib olib, ularni keyinchalik o'rganish maqsadida va ratsional eksperiment ishlarni o'tkazish rejalarini tuzishda katta amaliy ahamiyatga ega (Lesk A., 2009).

Albatta, genetik informatsiyani o'qish texnologiyalarining rivojlanishida kompyuter texnikasi va hisoblash matematikasi usullarining rivojlanishi katta rol o'ynadi. Shuning uchun ham bioinformatikaning shaxdam qadami kompyuter texnologiyalarni rivojlanishi bilan bir davrga to'g'ri kelgan. Bu yana bir bor shuni ta'kidlaydiki chuqur ilmiy bilim texnologik imkoniyatlar bilan chambarchas bog'liq. Bioinformatikaning rivojlanish sabablaridan yana biri bu internetning, ya'ni butun dunyo tarmog'ining paydo bo'lishi va rivojlanishi bilan bog'liqligi, ya'ni genetik ilmiy tadqiqotlar bilan bog'liq murakkab biologik ilmiy yutuqlarni butun dunyo mutaxassislari uchun tez vaqtda yetib borishi bilan belgilanadi.

Bugun biz tirik materiyani genetik informatsiyasidan foydalanishning ilk bosqichlaridamiz. Biologik matnlarni aniq o'qishini effektiv usullarini rivojlanishi va bioinformatikani yangi metodlarini ishlab chiqilishi tirik sistemalarni boshqaruv va amal qilish mexanizmlarini tushinishni chinakam progressiv imkoniyatini yaratadi. Natijada o'ta murakkab biologik sistemalarni o'rganish va tushinishni, ularni o'rganishda tizimli yondashish, tirik tabiatdagi evolyutsion bog'liqliklarni o'rnatilishi, yangi biotexnologiyalarni yaratilishi, dori-darmon preparatlarini va davolash usullarini yaratish imkoniyatlari tug'iladi. Bioinformatsion usullarini rivojlanishi asosida genogeografiya odamlarni yer yuzida tarqalish yo'llarini tushuntirib berishi mumkin.

Bioinformatikani bugungi qo'lga kiritilgan natijalari asosida aytish mumkinki, yerdagi buyuk hayot daraxtini shoxlari bo'ylab tarqalgan tirik organizmlarni yerdagi hayotini asosi bir xil tuzilgan. Bu haqda biz faqat gumon qilardik. Bularning hammasi bizning yerdagi hayot to'g'risidagi tushunchalarimizni tamoman o'zgartirib yubordi, bu xuddi kosmosdan turib yer planetasining rasmini olgandan so'ng bizni Yer to'g'risidagi tasavvurimizni to'liq shakllantirganidek. Bularni hammasi Biologiya fanining yangi fundamental ilmiy statusini yaratdiki, bu hozirgi zamon fizika va kimyo fanlarini taraqqiyot darajasiga bordi, desak mubolag'a bo'lmaydi.

Bioinformatikaning hozirgi zamon yo'nalishlari:

1. Tirik tabiat evolyutsiyasining rivojlanish yo'nalishini ko'ra bilish.

2. Yangi oqsil tuzilish strukturasi oldindan ko'ra bilish.
3. Organizmlarni, populyatsiyalarni va turlarni filogenetik qarindoshlik yo'nalishlarini ko'ra bilish.

4. Tabiat cheksiz imkoniyatlarga ega, ammo mantiqan chekli amalga oshishi mumkin bo'lgan variantlar majmuasi sifatida namoyon bo'ladi. Bioinformatikaning ana shunday variantlarni ko'ra bilish imkoniyatining usullarini axtarish.

Biologik tizimlarda informatsiyani uzatish, saqlash va ishlatishning muhimligiga asoslanib, 1970-yilda Polina Xogeveg birinchi marotaba "bioinformatika" terminini ishlatib, uni biologik tizimlardagi informatsion jarayonlarni o'rganishga qaratilgan, deb tarifladi. Bunday ta'rif biofizika (biologik tizimlardagi fizik jarayonlarni o'rganilishi) va biokimyo (biologik tizimlardagi kimyoviy jarayonlarni o'rganishi) ta'riflariga parallel ravishda kelgan (Bioinformatika — Vikipediya ru.wikipedia.org› Bioinformatika).

Boshqacha qilib aytganda, bioinformatika biologik tizimlarni informatsion strukturasi o'rganishga qaratilgan.

Bioinformatikani asosiy maqsadi – biologik jarayonlarni tushunishga intilish. Buning uchun bioinformatika asosiy e'tiborni intensiv hisoblash usullarini yaratish va qo'llashga qaratilgan, ya'ni biologik berilganlarni boshqaruv va analizidagi muammolarini yechish uchun, berilganlar bazasi algoritmini, hisoblash va sistematik usullarni va nazariyani takomillanishiga qaratilgan. Biologik tizim tabiatini vaqtga nisbatan oldindan ayta bilish uchun populyatsiyaning kompyuter modelini yaratish zarur.

Bioinformatika biologiyani to'liq abstraktlanish jarayonining borishini o'rganadi, desak mubolag'a bo'lmasdi, ya'ni nazariy biologiyani yaratishdagi salmoqli qadam hisoblanadi.

Bobga doir sinov savollari:

1. Biofizikada sistemali yondashish deganda nimani tushunasiz?
2. Sistema tushunchasi ta'rifini o'z misolingizda tushuntiring,
3. Biologik obyektlarning matematik modeli deganda nima tushuniladi?
4. Analitik va imitatsion matematik modellarni bir-biridan farqini o'z misollaringizda tushuntiring?
5. Bioinformatikaning o'rganish sohasi va predmeti nimadan iborat?
6. Biologik sistemaning informatsion strukturasi o'z misolingizda tushuntiring.

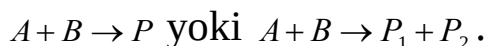
2. BOB. BIOLOGIK JARAYONLAR KINETIKASI

2.1. Biologik sistemalar kinetik tabiati umumiy prinsiplarining yozilishi

Biz bu bobda biologik va biokimyoviy jarayonlarning har xil tezlikda ro'y berish jarayonlarini qarab chiqamiz. «Har xil» so'zining ishlatilishi tasodifiy emas. Fizikaviy, kimyoviy va biologik reaksiyalarning tabiatiga bog'liq bo'lmagan holda ularning yuz berish tezliklarini xarakterlaydigan umumiy qonuniyat o'zgarmaydi. Kinetikaning asosiy prinsiplaridan biri: o'zaro ta'sir qilish uchun, avvalombor, muvofiq obyektlarning uchrashishlari zarur.

Kimyoviy reaksiyalarda ikki molekula yoki atomlar uchrashishi shart, hamjihat yashovchanlik masalalarida turlarni uchrashishi zarur. Masalan, silovsin va quyon va hokazolar. Ammo bunday vaziyatda har bir uchrashishni alohida ko'ra bilish mumkin emas, shuning uchun uchrashishning ehtimoli va o'rtacha uchrashuvlar soni tushunchalari kiritiladi.

Moddalarning reaksiyaga kirish tezligini qarab chiqamiz. Misol uchun A va B modda berilgan. Reaksiya natijasida P modda yoki P_1 va P_2 hosil bo'lishi mumkin. Kimyoda quyidagi yozuv qabul qilingan:



Reaksiyaning tezligi avvalombor A va B moddalarni molekulalarning uchrashish ehtimoliga bog'liqdir. Uchrashish ehtimoli muvofiq konsentratsiyalarning ko'paytmasiga proporsional, ya'ni C_A va C_B . Shunday qilib, ularning uchrashishidagi reaksiya tezligini v_{AB} quyidagicha yozsa bo'ladi:

$$v_{AB} = K_{AB} C_A C_B. \quad (2.1.1)$$

Bu yerda K_{AB} shu reaksiyaning absolyut tezligi, ya'ni molekulalar uchrashishlarining o'rtacha effektivligini xarakterlaydi (uchrashuvlarni natijaviyligining ehtimoli). Bu koeffisient juda ko'p tashqi omillarga bog'liq bo'lishi mumkin (harorat, moddalar tabiati va hokazolar).

Agar reaksiyaga 3 ta modda qatnashsa, unda (2.1.1) formula quyidagi ko'rinishda yoziladi:

$$v_{ABC} = K_{ABC} C_A C_B C_C. \quad (2.1.2)$$

(2.1.1) ko'rinishdagi reaksiya 2- tartibdagi reaksiya deyiladi. (2.1.2) ko'rinishdagi reaksiya 3-chi tartibdagi reaksiya deyiladi. Ammo quyi

tartibdagi reaksiyalar ham mavjud. Masalan, 1 ta murakkab modda 2 ta sodda moddaga ajralsa. Bunday parchalanish tezligi parchalanadigan moddani konsentratsiyasiga to'g'ri proporsional:

$$v_{A \rightarrow B+C} = K_A C_A. \quad (2.1.3)$$

Bunday reaksiya 1-tartibdagi reaksiya hisoblanadi. O'zining sodda ko'rinishidan qat'i nazar kinetikaning matematik apparatining asosini (2.1.1), (2.1.2) va (2.1.3) ifodalar tashkil qiladi.

Biologik sistemalardagi murakkab jarayonlarni odatda alohida siklik o'zgarishlar xarakteriga ega va alohida davrlarni (elementar zvenolar) to'plamdek ketma-ket, parallel va siklik bog'liq jarayonlar to'rini tashkil qiluvchilardek qarash mumkin. Bir butun hujayra yoki organizmdagi jarayonlar to'plami asosida nisbatan oddiy biokimyoviy reaksiyalar va fizik-kimyoviy jarayonlar kinetikasi yotadi, ular uchun fizikaviy qonunlar nisbatan aniq hisoblanadi. Xususiyl holda har bir reaksiyalarning tezligi ularning yuz berish shartlari, ya'ni: harorat, *pH*, reaksiya katalizatorlar xususiyati va h.k. bilan bog'liq.

Kinetik tizimni o'zgaruvchilar va parametrlar to'plami sifatida qarab, bu kattaliklarni o'lchash orqali aniqlab, vaqtning har qanday momentida ma'lum bir sonli qiymatni qabul qilishi mumkin. Parametrlar - sistema, jarayon yoki hodisani xarakterlaydigan shunday kattaliklarki, ularning qiymatlari qaralayotgan masala doirasida o'zgarmaydi; o'zgaruvchilar – vaqt davomida sistema, jarayon yoki hodisa dinamikasining o'zgarishini xarakterlashi mumkin bo'lgan kattaliklar hisoblanadi.

Har xil biologik tizimlarda o'zgaruvchilar sifatida o'lchash mumkin bo'lgan har xil kattaliklar ishtirok etadi: biokimyoda – oraliq modda konsentratsiyasi, mikrobiologiyada – mikroorganizmlar soni yoki ularning umumiy biomassasi, ekologiyada – tur individlari soni, membrana jarayonlarida – membrana elektr potentsiallari. Harorat, namgarchilik, *pH*, membranalarining elektrik o'tkazuvchanligi parametrlar bo'la oladilar.

Faraz qilamizki, sistema *n* ta har xil komponentlardan iborat, aniqlik uchun metabolik o'zgarishlarga ega bo'lgan *n* ta kimyoviy bog'liqliklar bo'lsin. Har bir *i* kimyoviy bog'liklik tegishli konsentratsiyaga ega, ya'ni $c_i = c_i(t) (i = 1, 2, \dots, n)$, bunday konsentratsiyalar vaqt davomida qolgan *n* – 1 ta komponentlar bilan

o'zaro ta'siri natijasida o'zgarishi mumkin. Bunday taxminning umumiy matematik modelini quyidagicha yozish mumkin:

$$\begin{aligned} dc_1/dt &= f_1(c_1, c_2, \dots, c_n); \\ dc_2/dt &= f_2(c_1, c_2, \dots, c_n); \\ &\dots\dots\dots \\ dc_n/dt &= f_n(c_1, c_2, \dots, c_n), \end{aligned} \quad (2.1.4)$$

qayerda $c_1(t), c_2(t), \dots, c_n(t)$ – vaqtning noma'lum funksiyasi, tizim o'zgaruvchilarini akslantiradi (misol uchun, modda konsentratsiyasi), dc_i/dt - o'zgaruvchilarning o'zgarish tezligi; f_i - tizimning ichki va tashqi o'zgaruvchilariga bog'liqligini xarakterlaydigan funksiya. (2.1.4) tipidagi umumiy ko'rinishdagi model katta sonli tenglamalardan iborat bo'lishi mumkin, shu jumladan, chiziqsiz tenglamalardan ham. O'zgaruvchilarning aniq qiymatlarida tizimning xususiy yechimlarini hozirgi zamon katta tezlikda ishlaydigan kompyuterlarda topish mumkin. Differensial tenglamalar tizimini faqat juda kam sinflari uchun odatda chiziqli analitik umumiy yechimlar mavjud.

Biologik sistemalardagi yuz beradigan jarayonlar ko'p hollarda chiziqsiz tabiatga ega, muvofiq ravishda bunday jarayonlarni akslantiruvchi modellar ham chiziqsiz hisoblanadi.

Biologik sistemalarning strukturaviy-funksional tuzilishining har xilligi asosiy metabolistik jarayonlar dinamikasining har xil jinsligiga bog'liq. Kinetik munosabatda bunday holat biologik tizimlardagi har xil funksional jarayonlar va ularning tizim ostidagilardan bir biridan o'zini davomiyligi va tezligi tabiati bilan tubdan farqlanishda o'z aksini topishi mumkin. Misol uchun, fermentativ kataliz (fermentni qaytish xarakterli vaqti $\tau = 10^{-1} \div 10^{-5} \text{c}$), fiziologik jarayonlar (xarakterli vaqt – minutlarda) va reproduksiya jarayonlari (bir necha minutdan va yuqori).

Differensial tenglamalar sifat nazariyasining asosiy yondashishi shundan iboratki, sistemaning umumiy holatini $c_1, c_2, \dots, c_n$ o'zgaruvchilar qiymatlari orqali xarakterlash, qaysiki o'zgarish jarayonida vaqtni har qanday momentida (2.1.4) ga muvofiq ravishda qabul qilishi mumkin. Agar n o'lchovli fazoda to'g'ri burchakli koordinata o'qlarida $c_1, c_2, \dots, c_n$ o'zgaruvchi qiymatlarni qo'ysak, unda sistema holatini ma'lum bir M nuqta orqali $M(c_1, c_2, \dots, c_n)$ koordinatalarda ega fazoda akslantirish mumkin. Bunda M sistema holatini o'zgarishini ifodalayuvchi nuqta hisoblanadi. M

nuqta orqali ifodalangan egrilik – $c_1, c_2, \dots, c_n$ koordinatali n o'lchovli fazoning fazaviy traektoriyasi hisoblanadi. Keyingi paragraflarda bunday fazoda (2.1.4) tipidagi tizimni o'rganish uni tabiatining sifat xususiyatlarini o'rganish imkoniyatini yaratadi.

Ochiq sistemalardagi muhim xususiyatlardan biri bu - uning statsionar holatini o'rganish hisoblanadi, ya'ni termodinamik muvozanatdan farqli ravishda alohidalashgan (izolirovaniy) tizimlarga xos. Shuning uchun biologik sistemalar matematik modelining dinamik xarakteristikalari o'rganilayotganda, albatta, uning statsionar holatlari birinchi navbatda o'rganiladi. Bunda quyidagi masalalar muhokama qilinadi: sistemada statsionar holatlarning mavjudligi, ularning soni, ularning turg'un yoki turg'unmasligi, turg'unlik xarakterini sistema parametrlariga bog'liqligi, sistemani statsionar holatlar yaqinidagi tabiati, statsionar holatlar orasida o'zaro o'tish yo'llarining mavjudligidek muammolar. Bunday muammolarni o'rganish usullari quyida bayon qilinadi.

Ta'rifga ko'ra statsionar holatda (2.1.4) sistemani chap qismidagi vaqtga nisbatan olingan hamma hosilalar dc_i/dt ($i = 1, \dots, n$) nolga tenglashadi. O'ng tomondagilarni nolga tenglashtirib o'zgaruvchilarning statsionar holatlarini $(\bar{c}_1, \bar{c}_2, \dots, \bar{c}_n)$ aniqlash maqsadida algebraik tenglamalar tizimini hosil qilamiz.

$$\begin{aligned} f_1(\bar{c}_1, \bar{c}_2, \dots, \bar{c}_n) &= 0; \\ f_2(\bar{c}_1, \bar{c}_2, \dots, \bar{c}_n) &= 0; \\ \\ f_n(\bar{c}_1, \bar{c}_2, \dots, \bar{c}_n) &= 0. \end{aligned} \tag{2.1.5}$$

Fazaviy fazoning $\{\bar{c}_1, \bar{c}_2, \dots, \bar{c}_n\}$ koordinatalarga ega M nuqtasi algebraik tizimning statsionar holati yoki muvozanat nuqtasi deyiladi.

(2.1.4) tipidagi oddiy differensial tenglamalar orqali akslantirishi mumkin bo'lgan dinamik sistemani matematik modeli nuqtaviy hisoblanadi. Bunday sistemalarda fazoviy o'zgaruvchilar hisobga olinmagan.

Sistemaning hamma nuqtalaridagi modda konsentratsiyasining zichligi har xil bo'lgan taqdirda u umumiy holat hisoblanadi va uni akslantirish maqsadida nafaqat kimyoviy jarayonlarning borishini, balki fazoviy koordinatalarni ham hisobga olishimiz zarur, ya'ni diffuziya jarayonlarining borish hodisasini.

Fazoning alohida nuqtalari orasida diffuzion bog'liqliklarini hisobga olgan holatini akslantiruvchi kinetik tenglama quyidagi ko'rinishga ega bo'ladi:

$$dc_i/dt = f_i(c_1, c_2, \dots, c_n) + D_{c_i} \partial^2 c_i / \partial r^2 \quad (i = 1, \dots, n). \quad (2.1.6)$$

Bunda D_{c_i} - c_i moddaning diffuziya koeffitsiyenti, r – fazoviy koordinata. Bunday sistemalarni qarab chiqish tirik sistemalarda o'z-o'zini shakllantirish jarayonlarining ba'zi bir umumiy prinsiplarini tushuntirishda katta ahamiyatga ega, misol uchun aktiv to'qimalarda elektr to'lqin va impulslarning tarqalishi, biologik sistemalarda avtotolqinlarning yuz berishi va ko'rinishlarni shakllanish jarayonlarini (biologik morfogenez) sodir bo'lishi singari masalalar.

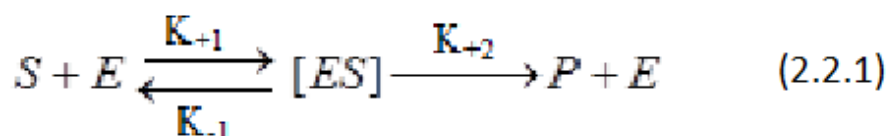
2.2. Oddiy fermentativ jarayonlar modeli nazariy tadqiqotiga doir

2.2.1. Oddiy elementar biologik jarayonlar modellarining nazariy tadqiqoti

Biologiya uchun muhim bo'lgan juda oddiy ferment orqali katalizlanuvchi birinchi tartibdagi reaksiyani ko'rib chiqamiz. Bu reaksiya birinchi marta Mixaelis tomonidan ko'rib chiqilgan va uning nomi bilan atalgan.

Bunda kataliz mexanizmi quyidagidan iboratdir: boshida o'zgaruvchi molekula (ya'ni substrat), unchalik katta bo'lmagan molekula fermentga birikib kompleks tashkil qiladi. Bunday kompleks Mixaelis kompleksi deyiladi. Keyinchalik ferment substrat molekulani qayta ishlov berib uni parchalaydi yoki molekula substratdagi atomlar strukturasini yo ba'zi atomlar guruhini almashtiradi. Odatda, bu bir necha bosqichdan iboratdir. Natijada hosil bo'lgan molekulani ferment tayyor holda chiqarib tashlaydi.

Bunday reaksiyaning formal ko'rinishidagi sxemasi quyidagicha yoziladi:



Bundan ko'rinib turibdiki, S substrat, E ferment bilan birikib ferment-substrat ($[ES]$) kompleksni hosil qiladi. k_{+1} – kompleks sintezi tezligining o'zgarmasligi. Teskari strelka teskari reaksiya, ya'ni

kompleksning parchalanishi ham mavjudligini ko'rsatadi. Kompleks parchalanish tezligining o'zgarmasligini K_{-1} bilan belgilaymiz. $[ES]$ ni o'ng tomonidagi strelkani ma'nosi, ya'ni kompleks K_{+2} tezlikda P mahsulot va E fermentga parchalanishi mumkin. Sodda hol uchun reaksiya qaytar emas deb qabul qilamiz.

(2.2.1) sxema asosida hamma moddalarning konsentratsiyasini o'zgarish tenglamalari sistemasini yozamiz:

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -K_{+1}SE + K_{-1}[ES], \\ \frac{dE}{dt} = -K_{+1}SE + K_{-1}[ES] + K_{+2}[ES], \\ \frac{d[ES]}{dt} = K_{+1}SE - K_{-1}[ES] - K_{+2}[ES], \\ \frac{dP}{dt} = K_{+2}[ES]. \end{cases} \quad (2.2.2)$$

Barcha to'rt hol uchun ham musbat hadlar molekulalar qo'shilishini, manfiysi esa qandaydir qismini parchalanishini bildiradi. (2.2.2) sistemani soddalashtirilgan holi - reaksiya paytida ferment molekulalarining saqlanib qolish, ya'ni yo'qolib ketmaslik shartini qarab chiqamiz. Haqiqatda agar (2.2.2) sistemada ikkinchi va uchunchi tenglamalarni qo'shsak quyidagi hosil bo'ladi:

$$\frac{d}{dt}(E + [ES]) = 0 \quad (2.2.3)$$

$$\text{yoki} \quad E + [ES] = E_0 = \text{const} . \quad (2.2.4)$$

E_0 – fermentning boshlang'ich konsentratsiyasi, E – erkin ferment konsentratsiyasi, $[ES]$ – bog'lik holdagi ferment konsentratsiyasi. Shunday qilib, (2.2.2) sistemaning, misol uchun, uchunchi tenglamasini (2.2.4) algebraik ifoda bilan almashtirishimiz mumkin, qaysiki reaksiyada fermentni yo'qolib ketmaslik qonunini ifodalaydi.

$$\begin{aligned} \frac{d[ES]}{dt} &= K_{+1}S(E_0 - [ES]) - k_{-1}[ES] - K_{+2}[ES] = K_{+1}SE_0 - K_{+1}S[ES] - K_{-1}[ES] - K_{+2}[ES] = \\ &= K_{+1}SE_0 - [ES](K_{+1}S + K_{-1} + K_{+2}). \end{aligned} \quad (2.2.5)$$

(2.2.5) – tenglamaning statsionar holatini ko'rib chiqamiz, ya'ni $\frac{d[ES]}{dt} = 0$. Statsionar holatdagi $[ES]$ kompleks konsentratsiyasini $\overline{[ES]}$ bilan

belgilaymiz, unda quyidagini hosil qilamiz:

$$\overline{[ES]} = \frac{K_{+1}E_0S}{K_{-1} + K_{+2} + K_{+1}S} = \frac{E_0S}{\frac{K_{-1} + K_{+2}}{K_{+1}} + S} = \frac{E_0S}{K_m + S} \quad (2.2.6)$$

$$K_m = \frac{K_{-1} + K_{+2}}{K_{+1}} = S \quad \text{unda} \quad [\overline{ES}] = \frac{E_0 S}{S + S} = \frac{E_0 S}{2S} = \frac{E_0}{2}.$$

Bunda K_m - Mixaeles o'zgarmasligi deb ataladi. K_m o'zini o'lchov va fizik ma'nosi bo'yicha substrat konsentratsiyasini ifodalaydi, bunda ferment molekulalarini yarmi Mixaeles kompleksi holatiga o'tadi.

Savol tug'ilishi mumkin, qaysi holatlarda statsionar holat uchun yozilgan (2.2.6) formuladan foydalanishimiz mumkin. Albatta, qachonki substrat konsentratsiyasi tashqaridan doim kelib turishi ta'minlanganda. Xuddi shunday holatni biz hujayrada ko'ramiz. Hujayradagi jarayonlar hamma vaqt statsionar holatda bo'ladi. Chunki tashqi muhitdan doim hujayraga substrat kirib turadi. Agar hujayradagi jarayonlar statsionar holatda bo'lmaganda bu ko'rinishdagi tirik tabiat mavjud bo'lmasdi.

Shunday qilib, statsionar holat uchun (2.2.2) sistemaning qolgan tenglamalarini quyidagicha yozish mumkin:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -K_{+1}SE + K_{-1}[\overline{ES}] = -K_{+2}[\overline{ES}] = -K_{+2} \frac{E_0 S}{K_m + S}, \\ \frac{dP}{dt} &= K_{+2}[\overline{ES}] = -\frac{dS}{dt} = \frac{K_{+2}E_0 S}{K_m + S}. \end{aligned} \quad (2.2.7)$$

Bundan ko'rinib turibdiki, substratning kamayish tezligi hosil bo'lgan mahsulotning o'sish tezligiga teng ekan. Bu qonuniyatni tabiatda materiyani saqlab qolish qonuniga bo'ysunishini ko'rib turibmiz. (2.2.7) qonun fermentativ reaksiyalarning asosiy, ya'ni to'yinish xossasini akslantiradi. Agar substrat konsentratsiyasi S kam bo'lsa, unda mahsulot sintezining tezligi S ga bog'liq bo'ladi. Agar $s \rightarrow \infty$ mahsulotni o'sish tezligi doimiy bo'lib S ga bog'liq bo'lmaydi, ya'ni $K_{+2}E_0$ ga teng bo'ladi. $K_{+2}E_0$ kattalik fermentativ reaksiyalarni max tezligi deyiladi. K_{+2} doimiy esa fermentni qaytish, ya'ni fermentni o'z konsentratsiyasini qayta tiklashi sikllar soni deyiladi. Albatta K_{+2} bu vaqt birligi ichida, tashqaridan doimo konsentratsiya (S) kelib turgan shartda ma'noga ega.

2.2.2. Ingibitorlar

Bundan tashqari fermentativ reaksiyalar o'sishini ancha sekinlashtiradigan maxsus moddalar ingibitorlar mavjud. Ingibitorlarni ikki ko'rinishi mavjud bo'lib, ular har bir fermentativ reaksiyalarda spesifik ta'sirini ko'rsatadi. Ingibitorlar ko'pchilik hollarda substratga yoki mahsulotga o'xshab ketadi, shuning uchun ikki xil ta'sir ko'rsatadi: raqobatli (izosterik) va raqobatsiz (allosterik).

Izosterik holat uchun (2.2.7) quyidagicha yozish mumkin:

$$\frac{dP}{dt} = K_{+2} \frac{E_0 S}{K_m + S + I_0 / K_i}. \quad (2.2.8)$$

Allosterik holatda

$$\frac{dP}{dt} = K_{+2} \frac{E_0 S}{(K_m + S)(1 + I_0 / K_i)}. \quad (2.2.9)$$

Bu yerda I_0 – ingibitor konsentrasiyasi, K_i - ingibitor doimiysi bo'lib ferment – ingibitor kompleksining hosil bo'lishi va dissotsiatsiya tezligi orqali aniqlanadi.

Shunday qilib, biz bir necha fermentativ reaksiyalarni ko'rib chiqdik. (2.2.7), (2.2.8) va (2.2.9) – formulalar shu tipdagi reaksiyalarda mahsulot chiqish qonunini ifodalaydi.

2.3. Biologik jarayonlarni oddiy matematik modellarini sifat jihatdan tadqiqoti

Matematik modellarning sifat jihatdan tadqiqotlarini oddiy differensial tenglamalardan boshlaymiz:

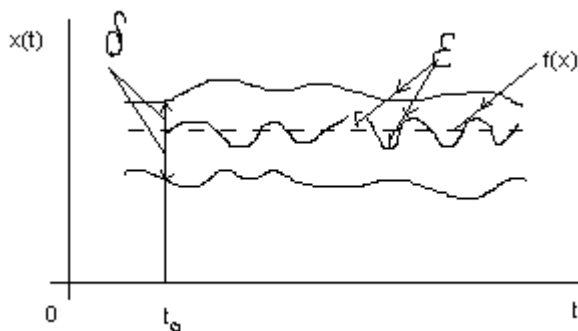
$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (2.3.1)$$

(2.3.1) qonuniyat bilan akslantirilgan sistema holatini vaqtni har bir t momentida x o'zgaruvchining qiymati orqali yozilishini ko'rib turibmiz. Dastlab statsionar holatni ko'rib chiqamiz, ya'ni $dx/dt = 0$, bundan ko'rinadiki $f(x) = 0$. Bu esa (2.3.1) - qonuniyat bilan yozilishi mumkin bo'lgan har qanday sistemaning turg'unlik holatini faqat $f(x) = 0$ shartda bajarilishini ko'rsatadi, ya'ni o'sish yoki kamayish yuz bermaydi. Agar sistemani turg'un holatdan chiqarilsa sistema yana (2.3.1) qonuniyat bilan harakat qilishini bildiradi.

Ta'rif: Agar sistemaning turg'un holatdan yetarli kichik darajada og'ishida sistema turg'un holatdan uzoqlashmasa, turg'un sistema deyiladi. Agar chetlanishda sistemaning dinamikasi $dx/dt = f(x)$ qonuniyatga bo'ysunsa, unda turg'unmas sistema deyiladi.

Turg'un holat uchun quyidagi o'rinli hisoblanadi: agar t_0 momentda turg'unlik holatidan og'ish kichik bo'lsa, $|x(t_0) - \bar{x}| < \delta$ unda vaqtni keyingi momentlarida $t > t_0$ sistemani turg'unlik holatidan chetlanishi kichik bo'ladi. Sistemaning turg'unlik holati $\bar{x}$ Lyapunov bo'yicha turg'un deyiladi, agar har qanday musbat ε uchun hamma vaqt

shunday δ topilsinki $|x(t) - \bar{x}| < \varepsilon$ $t_0 < t < +\infty$ unda $|x(t_0) - \bar{x}| < \delta$ ham bajariladi. Grafikda bu holat quyidagi ko'rinishga ega (2.1-rasm).



2.1-rasm. Lyapunov bo'yicha turg'unlik holatining grafigi

Sistemaning turg'unlik holatini analitik usulda tadqiq qilish uchun Lyapunov usuli mavjud.

Chiziqli holatga keltirish usuli. Faraz qilamizki, sistema turg'un holat $\bar{x}$ ni chetlashib $x(\cdot)$ ga o'tdi. Unda $x = \bar{x} + \xi$, bu yerda ξ turg'un holatdan juda kichik og'ish kattaligi bo'lib, $\xi/\bar{x} \ll 1$ shartini bajaradi. $f(x)$ analitik funksiyada x o'zgaruvchidan ξ o'zgaruvchiga o'tamiz. (2.3.1) ifoda asosida quyidagini yozish mumkin:

$$\frac{d(\bar{x} + \xi)}{dt} = \frac{d\xi}{dt} = f(\bar{x} + \xi). \quad (2.3.2)$$

O'ng tomondagi funksiyani $f(\bar{x} + \xi)$ Teylor qatoriga $x(\cdot)$ ta atrofida yoyamiz.

$$\frac{df}{dt} = f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\xi + \frac{1}{2}f''(\bar{x})\xi^2 + \dots$$

$f(\bar{x}) = 0$ bo'lganligi sababli (2.3.2) tenglamani quyidagicha yozish mumkin:

$$\frac{d\xi}{dt} = a_1\xi + a_2\xi^2 + a_3\xi^3 + \dots \quad (2.3.3)$$

Bu yerda $a_1 = f'(\bar{x})$, $a_2 = \frac{1}{2}f''(\bar{x})$, (2.3.3) tenglamada chiziqsiz hadlarning yuqori darajada kichik bo'lganligi sababli tashlaymiz va $d\xi/dt = a_1\xi$ ni hosil qilamiz, buni chiziqlashtirilgan (linearizatsiya) yoki birinchi tipdagi yaqinlashish tenglamasi deyiladi. Bunday tenglamaning integrali $\xi(t)$ uchun oson topiladi: $\xi(t) = Ce^{\lambda t}$, bu yerda $\lambda = a_1 = f'(\bar{x})$, $C = \text{const}$. Agar $\lambda > 0$, unda $t \rightarrow \infty$ da $\xi \rightarrow 0$, demak, turg'un holatdan ξ og'ish sistemani ichki xususiyatlariga ko'ra asta-sekin so'nib boradi. Sistemaning bunday holatini Lyapunov kriteriyasi bo'yicha turg'un deyiladi. Teskari holat, agar $\lambda < 0$, $t \rightarrow \infty$ da $\xi \rightarrow \infty$ sistemani holati

turg'unmas deyiladi, ya'ni $t \rightarrow \infty$ bilan ξ og'ish oshib boradi. $\lambda = 0$ da birinchi yaqinlashish tenlamasi sistemani holatini $t \rightarrow \infty$ da hech qanday ma'lumot berolmaydi.

Kultivatorning soddalashtirilgan modeliga doir misol ko'rib chiqamiz. Gipotezalar: Kultivatorda bir vaqtning o'zida bakteriya hujayralarining ko'payishi, o'lishi va chetdan doimiy tezlik bilan hujayralarni kelib qo'shilishi jarayoni yuz beradi. Faraz qilamiz, hujayra konsentratsiyasining o'zgarish tezligi chetdan hujayrani kelib tushishiga to'g'ri proporsional, hujayralarni tabiiy o'limiga teskari proporsional, hujayralarni ko'payishiga (demak, har xil jinsli hujayralarni uchrashishi) to'g'ri proporsionaldir.

Bunda yuqorida ko'rsatilgan gipotezalarga asosan hujayralar konsentratsiyasining (C) o'zgarishini akslantiruvchi differensial tenglamaning ko'rinishi quyidagicha bo'ladi.

$$\frac{dC}{dt} = \alpha - bC + \gamma C^2 = f(C, \alpha), \quad (2.3.4)$$

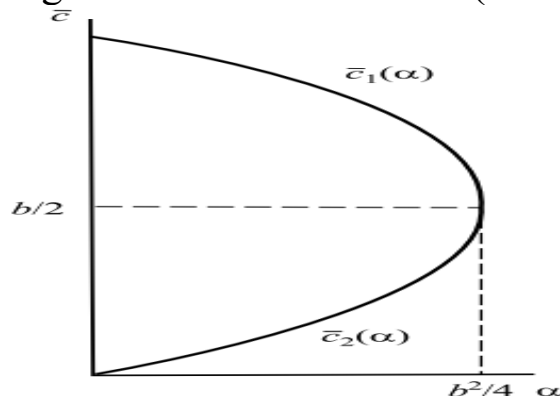
Bu yerda α - chetdan hujayraning kelib tushish tezligi; γ, b - ko'payish va o'lish tezligi. Sodda holatni ko'rib chiqish maqsadida $\gamma = 1$ deb qabul qilamiz. Turg'un holat xususiyatlarini α ni tezligiga bog'lik ravishda ko'rib chiqamiz. Hujayralar konsentratsiyasining statsionar qiymatini $f(\bar{C}, \alpha) = 0$, tenglamadan aniqlaymiz. Ular ikkita:

$$\bar{C}_1 = b/2 + \sqrt{\frac{b^2}{4} - \alpha} ; \quad \bar{C}_2 = b/2 - \sqrt{\frac{b^2}{4} - \alpha} .$$

Statsionar konsentratsiyalarni ma'nosiga ko'ra $\bar{C}_1$ va $\bar{C}_2$ haqiqiy sonlar bo'lishi kerak. Bulardan ko'rinib turibdiki $\alpha > b^2/4$ bo'lganda sistemada statsionar holat bo'lmasligi mumkin $\alpha = b^2/4$ da faqatgina bitta statsionar holat mavjud, $\bar{C}_1 = \bar{C}_2 = b/2$, $\alpha < b^2/4$ da ikkita statsionar holat mavjud:

$$\bar{C}_{1,2} = b/2 \pm \sqrt{b^2/4 - \alpha} .$$

Buni grafikda quyidagicha tasvirlash mumkin (2.2-rasm):



2.2-rasm. Statsionar holat grafigi.

(2.3.4) ni o'ng tomonidan olingan hosila $\bar{C}_1(\alpha)$ qismi bo'yicha

$$f'_C(\bar{C}_1, \alpha) = 2\sqrt{b^2/4 - \alpha} > 0,$$

$\bar{C}_2(\alpha)$ qismi bo'yicha

$$f'_C(\bar{C}_2, \alpha) = -2\sqrt{b^2/4 - \alpha} < 0.$$

Lyapunov kriteriyasi bo'yicha $\bar{C}_1(\alpha)$ hamma qiymatlari bo'yicha turg'unmas, $\bar{C}_2(\alpha)$ - turg'un statsionar konsentratsiya.

2.4. Differensial tenglamalar sistemasining sifat jihatdan tadqiqoti

Differensial tenglamalar turg'unlik holatlarini tadqiqoti, asosan, muvozanat nuqta holatdan chetlashgan traektoriyalarning xarakterini o'rganishga bag'ishlangan. Buning uchun x, y o'zgaruvchilardan iborat differensial tenglamalar sistemasini qarab chiqamiz. Qulaylik uchun x va y ni o'rniga yangi o'zgaruvchilar ξ va η ni kiritamiz, ya'ni turg'unlik holatidan chetlanish qiymatlari x va y uchun quyidagicha bo'lsin $x = \bar{x} + \xi$, $y = \bar{y} + \eta$. Bu qiymatlarni quyidagi tenglamalarga qo'yib

$$\frac{dx}{dt} = P(x, y); \frac{dy}{dt} = Q(x, y) \quad (2.4.1)$$

hosil qilamiz:

$$\frac{d\bar{x}}{dt} + \frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta), \frac{d\bar{y}}{dt} + \frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta) \quad (2.4.2)$$

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{d\bar{y}}{dt} = 0, \text{ chunki } \bar{x}, \bar{y} - \text{maxsus nuqtani koordinatalari.}$$

Xuddi (2.4.1) tenglama uchun bajarilgandek hosil qilingan tenglamalar sistemasini o'ng tomonini ξ va η o'zgaruvchilar bo'yicha Teylor qatoriga yoyish kerak va yuqori tartibdagi chiziqsiz hadlarni tashlab quyidagini hosil qilamiz:

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt} = a\xi + b\eta, \\ \frac{d\eta}{dt} = c\xi + d\eta. \end{cases} \quad (2.4.3)$$

Bunda a, b, c, d koeffisientlar $(\bar{x}, \bar{y})$ nuqtadagi xususiy hosilalarni qiymatlari ma'nosida:

$$a = P'_x(\bar{x}, \bar{y}); b = P'_y(\bar{x}, \bar{y}); c = Q'_x(\bar{x}, \bar{y}); d = Q'_y(\bar{x}, \bar{y}).$$

(2.4.3) tenglamalar sistemasining linearizatsiyalashgan yoki birinchi yaqinlashish sistemasi ham deb ataladi.

Juda ko'p sistemalar sinfi uchun, ya'ni «qo'pol» sistemalar uchun (2.4.1) o'ng tomonining juda kam o'zgarishi maxsus nuqta atrofining fazoviy traektoriyasini o'zgartirmaydi. Bunday sistemalarni (2.4.3) sistemaga keltirib tadqiqot o'tkazish sistema bo'yicha ko'pgina ma'lumotlarni berishi mumkin. (2.4.3) sistema chiziqli bo'lganligi uchun analitik yechimga ega bo'ladi (ko'pgina hollarda). Sistemaning umumiy yechimi quyidagicha topiladi:

$$\xi = Ae^{\lambda t}; \eta = Be^{\lambda t}, \quad (2.4.4)$$

(2.4.4) ni (2.4.3) ga qo'yib va soddalashtirilgandan so'ng hosil qilamiz:

$$\begin{cases} \lambda A = aA + bB \\ \lambda B = cA + dB \end{cases} \quad (2.4.5)$$

(2.4.5) algebraik tenglamalar sistemasi 0 teng bo'lmagan yechimlarga ega, agar noma'lum A va B lar oldidagi koeffitsientlardan tuzilgan determinant 0 teng bo'lsa:

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Bunday determinantni ochib xarakteristik tenglamasini hosil qilamiz:

$$\lambda^2 - (a + b)\lambda + (ad - bc) = 0.$$

$$\text{Buni yechimi} \quad \lambda_{1,2} = \frac{a+b}{2} \pm \sqrt{\frac{(a+b)^2}{4} + bc - ad}. \quad (2.4.6)$$

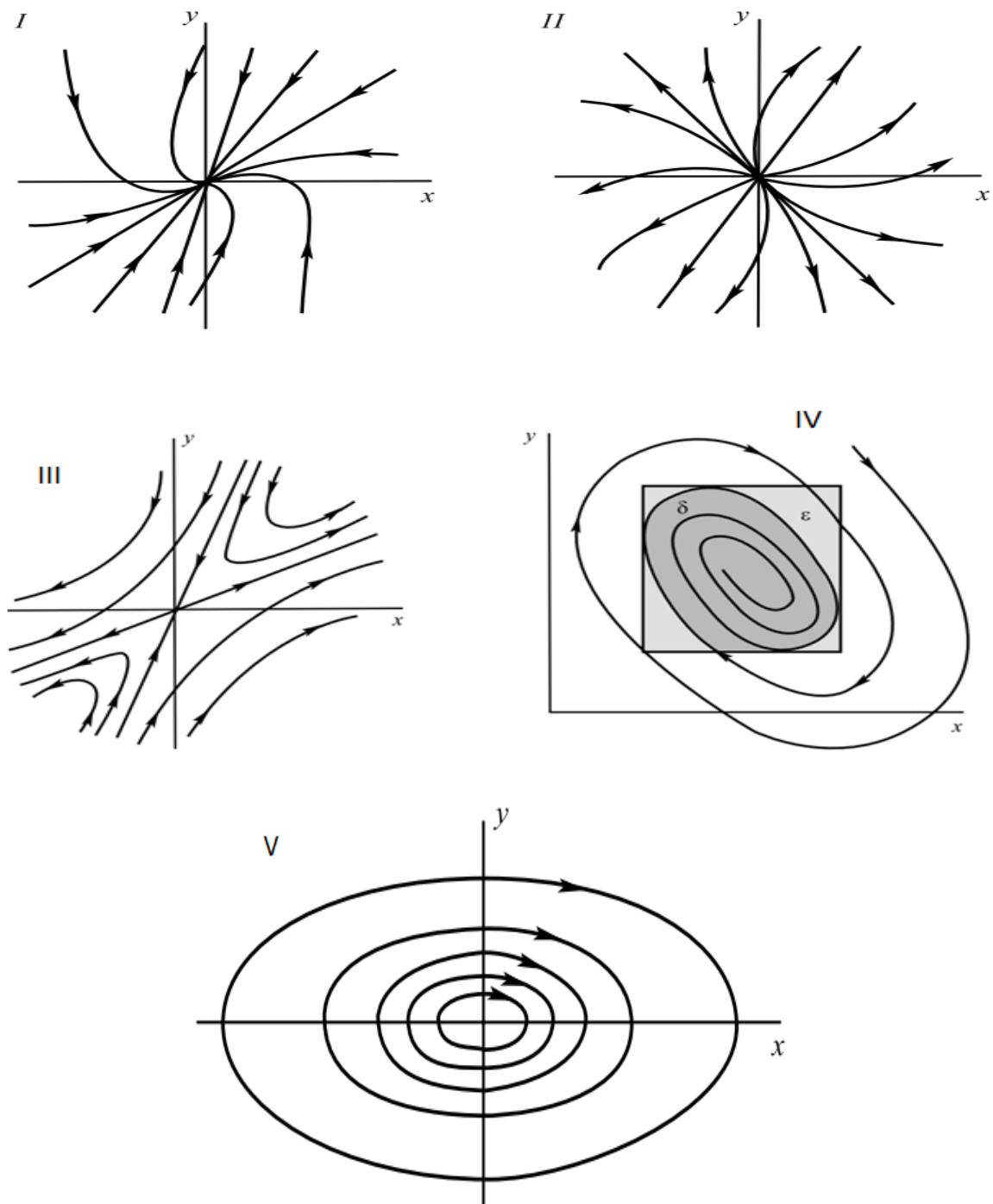
Agar (2.4.6) ni har ikkala ildizini ham 0 dan farqli haqiqiy qismlardan iborat bo'lsa, unda (2.4.4) chi shaklida yozilgan (2.4.3) ning umumiy yechimini quyidagicha yozish mumkin:

$$\xi = C_{11}e^{\lambda_1 t} + C_{12}e^{\lambda_2 t}; \eta = C_{21}e^{\lambda_1 t} + C_{22}e^{\lambda_2 t}. \quad (2.4.7)$$

Ana shu yechimdagi λ_1 va λ_2 qiymatlariga qarab x, y maxsus nuqta $(\bar{x}, \bar{y})$ atrofidagi chetlanishlar tabiatining xarakterini quyidagicha klassifikatsiya qilish mumkin (2.3- rasm):

- 1) Agar λ_1 va λ_2 haqiqiy va manfiy bo'lsa, unda $(\bar{x}, \bar{y})$ nuqta atrofidagi chetlanishlar turg'un holatda bo'ladi (2.3- rasm.I).
- 2) Agar λ_1 va λ_2 haqiqiy va musbat bo'lsa, unda $(\bar{x}, \bar{y})$ nuqta atrofidagi chetlanishlar turg'unmas holatda bo'ladi (2.3- rasm.II).
- 3) Agar λ_1 va λ_2 haqiqiy va har xil alomatli bo'lsa, unda $(\bar{x}, \bar{y})$ nuqta atrofidagi chetlanishlar egar holatda bo'ladi (2.3- rasm.III).
- 4) Agar λ_1 va λ_2 kompleksli va haqiqiy qismi ($\text{Re } \lambda < 0$) bo'lsa, unda $(\bar{x}, \bar{y})$ nuqta atrofidagi chetlanishlar turg'un fokus holatda bo'ladi (2.3- rasm.IV).

- 5) Agar λ_1 va λ_2 kompleksli va haqiqiy qismi ($\text{Re } \lambda > 0$) bo'lsa, unda $(\bar{x}, \bar{y})$ nuqta atrofidagi chetlanishlar turg'unmas fokus holatda bo'ladi (2.3- rasm.IV).
- 6) Agar λ_1 va λ_2 mavhum bo'lsa, unda $(\bar{x}, \bar{y})$ nuqta atrofidagi chetlanishlar markaz holatda bo'ladi (2.3- rasm.V).



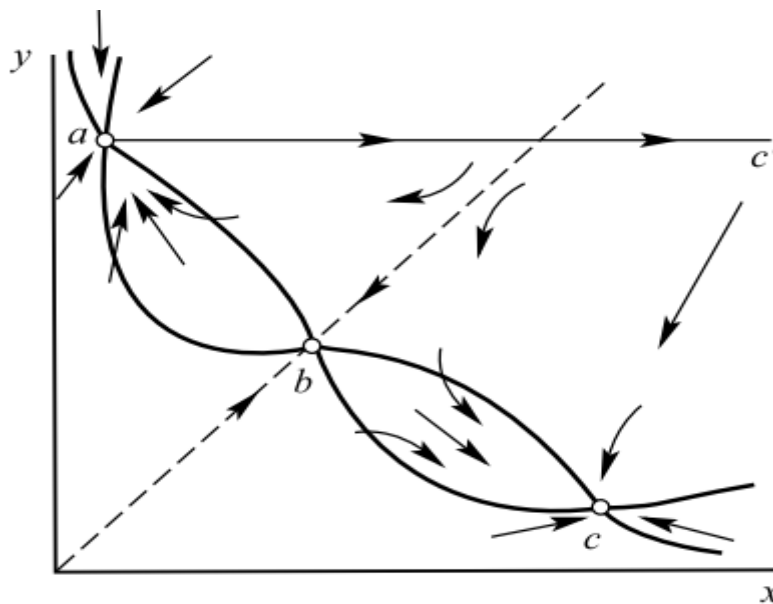
2.3- rasm. Maxsus nuqta atrofidagi chetlanishlar tabiatini xarakterlaydigan grafiklar

2.5. Biologik triggerlar

Biologik sistemalarning asosiy xossalaridan biri ularning bir holat rejimidan ikkinchi holat rejimiga o'ta olishidir. Biologik sistemalarning bu xususiyatlari ularning kamida ikki yoki undan ortiq turg'un holatlarga ega ekanligidan darak beradi. Fazoviy tekislikda bunday sistemalar bir yoki bir necha maxsus turg'un nuqtalardan iborat. Maxsus turg'un holatlar sohalari bir - biridan separatisalar bilan ajratiladi va bu separatisalar maxsus turg'un mas nuqtalardan o'tadi. Ko'pincha bunday maxsus nuqtalar «egar» tipidagi nuqtalar bo'lib hisoblanadi.

O'zaro o'tish yo'li mavjud bo'lgan ikki yoki undan ortiq turg'un statsionar holatli sistemalar – triggerli sistemalar deyiladi. Shuni ta'kidlash kerakki, biologik sistemalar boshqa sistemalardan farqli o'laroq bir necha statsionar holatli sistemalardan hisoblanadi.

Faraz qilamiz, sistemani a statsionar holatidan c statsionar holatga o'tkazish kerak. Buni ikki yo'l bilan amalga oshirish mumkin (2.4-rasm):



2.4-rasm. Bir statsionar holatdan ikkinchi bir statsionar holatga o'tish grafigi

Tashqi muhit omillarining ta'siri ostida x va y o'zgarishi, misol uchun birdaniga ko'payib ketishi, bu o'z navbatida sistemani biror bir c nuqtaga keltirishi mumkin. Bundan so'ng sistemani o'zi fazoviy trayektoriya bo'yicha c nuqtaga kelib qoladi. Bu sistemani kuch ishlatib bir holatdan ikkinchi holatga o'tkazish hisoblanadi.

Boshqa bir yo'li sistema parametrining o'ziga xos bo'lmagan o'zgarishlari tufayli bir statsionar holatdan ikkinchi statsionar holatga

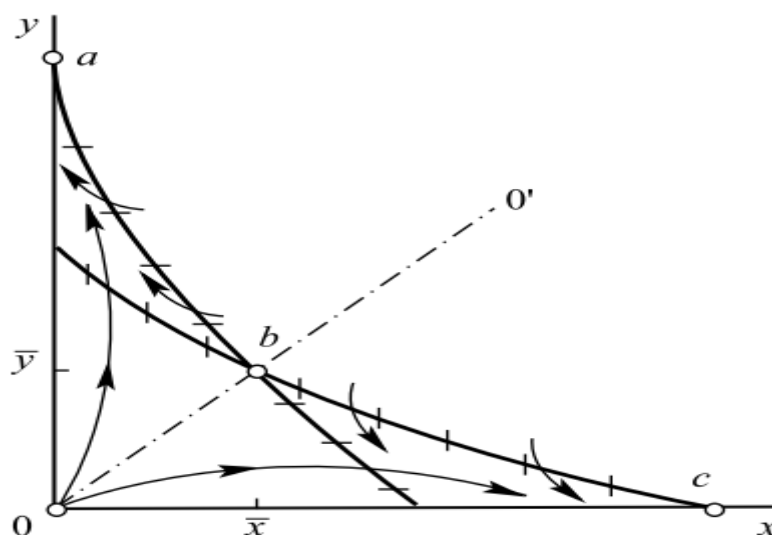
o'tishi mumkin. Masalan, sistemada haroratning o'zgarishi, pH yoki substratning kelib tushish tezligining o'zgarishi va boshqalar.

Fazaviy portretning o'zgarishi natijasida maxsus c nuqta koordinatlari ham o'zgaradi, chunki bu jarayon sistema parametrlariga bog'liq. Ammo boshqaruvchi parametrni qiymati avvalgi holiga kelishi bilan fazoviy portret ham avvalgi holatiga qaytadi, ammo u c nuqta rejimi tabiatiga mos ravishda ishlay boshlaydi. Shuni ham nazarda tutishimiz kerakki, har bir statsionar holat o'zicha xos shart- sharoiti bilan bir -biridan farq qiladi.

Triggerli xususiyatga ega bo'lgan modellar evolyutsion jarayonni yozishda juda qulay hisoblanadi. Shunday jarayonlardan biri genetik informatsiyani bir xil kodda yozilishini paydo bo'lishi, ya'ni bir xil nukleotid ketma-ketligiga o'xshash aminokislotalar ketma-ketligini muvofiq kelishi. Bir xil kodda genetik informatsiyani yozilishini varianti juda ko'p. Bunday variantlarning har birining paydo bo'lishi ehtimoli tengdir. D.S.Chernyavskiyning modeli ana shunday kodlardan birini tanlab olish jarayoniga bag'ishlangan:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = K \frac{S}{K_s + S} x - \beta x - \gamma xy \\ \frac{dy}{dt} = K \frac{S}{K_s + S} y - \beta y - \gamma xy \end{cases},$$

Bu yerda x - birinchi tipdagi obyektlarning konsentratsiyasi; y - ikkinchi tipdagi obyektlarning konsentratsiyasi; s - substrat konsentratsiyasi, har ikkala obyekt uchun umumiy; K_s, β, γ - o'zgarmaslar. Modelda taxmin qilishadiki, ikki obyekt to'qnashganda har ikkalasi ham o'ladi ($-\gamma xy$). Populyatsiyalarning o'sishi s substrat bilan chegaralangan. Obyektlarning biomassasini vaqt birligida o'sish tezligi Mono ko'rinishida yozilgan. Bunday holat triggerli model bo'lib, ikki tur maxsus nuqtalaridan iboratdir. Bunday nuqtalar koordinata o'qlarida joylashgan (2.5-rasm).



2.5 - rasm. Ikki tur maxsus nuqtadan iborat bo'lgan triggerli model grafigi

Bu modelning muhim joyi shundaki, b nuqta egar maxsus nuqta bo'lib turg'unmasdir, ya'ni bir xil miqdordagi x va y obyektlarning aralashmasi turg'unmas bo'lib, x, y larni juda kam o'zgarishi sistemani a nuqtaga yoki c nuqtaga tashlashi mumkin. Modeldan shunday xulosa qilinsa bo'ladiki, ya'ni b nuqtani turg'unmas holati biologik tanlash jarayonini asosiy sabablaridan biri ekanligidir (ikki yoki ko'p teng imkoniyatlardan birini tanlash).

Xulosa qilib aytish mumkinki, biologik obyektlarni atrof - muhit omillarining o'zgarishiga moslanishi bu ularning triggerli xarakteriga ega ekanligidadir. Sistemada turg'un holatlar (maxsus nuqtalar) ko'p va u triggerli xarakterga ega bo'lsa bu sistema juda katta moslanish xususiyatiga ega yoki yashovchanlik darajasi yuqori bo'ladi.

2.6. Biologiyada tebranma jarayonlar

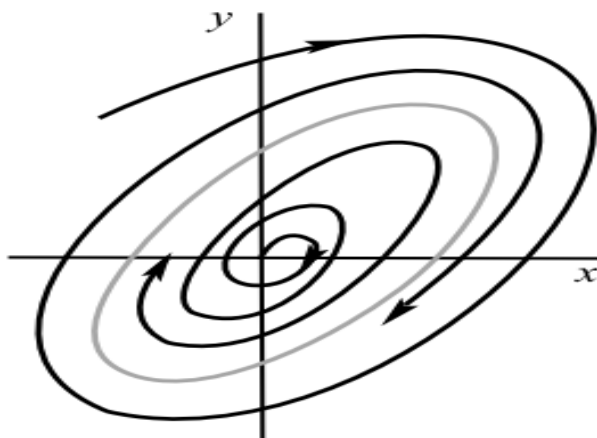
Hozirgi paytda biologiyada juda ko'p tebranish sistemalari eksperimental ravishda o'rganilib chiqilgan: biologik reaksiyalarning davriyligi; glikoliz aralashmasidagi tebranishlar; fotosintezdagi davriy jarayonlar, turlar sonini tebranishi va h.k. Yuqorida tilga olingan barcha jarayonlarda, sistemani xarakterlaydigan kattaliklar sistema tabiatiga bog'liq ravishda davriy o'zgarish xarakteriga ega, hech qandoy tashqi kuchlar ta'siriga bog'lik bo'lmagan holda. Bunday tipdagi sistemalar avtotebranuvchi sistemalar sinfiga mansubdir. Bunday sistemalardagi tebranishlar amplitudasi faqat sistemaning ichki kuchlari orqali aniqlanadi. Avtotebranuvchi sistemalar matematik modellarning

tadqiqoti shuni ko'rsatadiki, holatlar tekisligida sistemaning statsionar yechimi ma'lum biror bir cheklangan davri sikl orqali xarakterlanadi (2.6- rasm).

Avtotebranuvchi sistemalarni ba'zi bir umumiy xarakteristikasini o'rganish uchun quyidagi tenglamalar sistemasini ko'rib chiqamiz:

$$\frac{dx}{dt} = P(x, y); \frac{dy}{dt} = Q(x, y)$$

Agar $T(T > 0)$ - kichik son bo'lib, har qanday t uchun $x(t + T) = x(t); y(t + T) = y(t)$ shart bajarilsa, unda $x = x(t); y = y(t)$ T davrga ega bo'lgan davriy xarakter deyiladi.



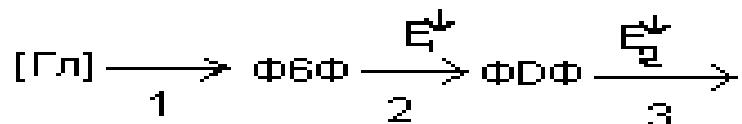
2.6- rasm. Statsionar yechimni ma'lum bir cheklangan davr orqali xarakterlanish grafigi

2.7. Chegaraviy sikllar

Davriy harakatga yopiq trayektoriya muvofiq keladi, teskarisi ham to'g'ri, ya'ni yopiq traektoriyaga davriy harakat to'g'ri keladi. Chegaraviy davriy yechimga ega bo'lgan sistemalarda, $t \rightarrow \infty$ intilishi bilan sistemaning yechimi shu chegaraviy davriy yechimga intiladi. Turg'un statsionar holatli sistemalar ,albatta, chegaralangan davriy tebranishlardan iborat bo'ladi. $t \rightarrow \infty$ da sistemani davriy yechimlari ichkaridan va tashqaridan ajratilgan davriy harakatlar qismiga intilsa bunday davriy xarakterlarning ajratilgan qismiga chekli sikl deb aytiladi (rasm 2.6).

Glikoliz modeli. Glikoliz zanjirini tebranuvchi biokimyoviy sistemalarga misol tariqasida keltirish mumkin. Xigginsning eng sodda modelini ko'rib chiqamiz.

Glikoliz - hujayrani energiya bilan ta'minlovchi eng qadimgi jarayonlardan biri bo'lib, evolyutsion jarayonning dastlabki davri hisoblangan, hali dunyo okeanida oddiy organizmlar eng avvalgi paydo bo'lgan paytlari ediki, fotosintez va nafas olish jarayonlari mavjud emas edi. Xiggins quyidagi sxemani ko'rib chiqadi:



Bu yerda $[G]$ – glyukoza; $F6P$ (fruktoza-6-fosfat) - asosiy reaksiya substrati, E_1 – ferment bilan katalizga kiruvchi (FFK - fosfafruktokinaza); FDP – shu reaksiyaning mahsuloti. Bu mahsulot keyingi reaksiya uchun substrat rolini o'ynaydi, E_2 ferment bilan katalizlanadi.

Belgilash kiritamiz: ϑ_1 - $F6P$ substratini reaksiyaga kelib tushish tezligi, ϑ_2 - $F6P$ ni FDP mahsulotga aylanish tezligi; ϑ_3 - FDP ni keyingi reaksiyaga sarf bo'lish tezligi. Sodda holatni ko'rib chiqamiz, ya'ni reaksiyani qaytmas deb hisoblaymiz. x - $F6P$ ni konsentratsiyasi; y - FDP ni konsentratsiyasi. Sekin o'zgaruvchilar (x, y) uchun quyidagi tenglamalar taklif qilinadi:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \vartheta_1 - \vartheta_2 = P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = \vartheta_2 - \vartheta_3 = Q(x, y) \end{cases} \quad (2.7.1)$$

$F6P$ substratni reaksiyaga kelib tushishi doimiy deb hisoblaymiz $\vartheta_1 = k$, ϑ_2 - quyidagicha aniqlaymiz:

$$\vartheta_2 = \chi \frac{x}{K_{m_x} + x} \cdot \frac{y}{K_{m_y} + y},$$

bu yerda χ - ko'zga tutilgan reaksiyani max tezligi, substrat bilan to'la ta'minlangan holatda, K_{m_x} - Mixaelis o'zgarmasligi; K_{m_y} - asosiy reaksiyani mahsuldorligini xarakterlaydi.

$$\vartheta_3 = q \frac{y}{K'_{m_y} + y},$$

bu yerda K'_{m_y} - y ni kamayish reaksiyasi uchun Mixaelis o'zgarmasligi; q – ko'zga tutilgan reaksiyani maksimal tezligi.

Yuqoridagilardan kelib chiqib (2.7.1) ni quyidagi ko'rinishini yozishimiz mumkin:

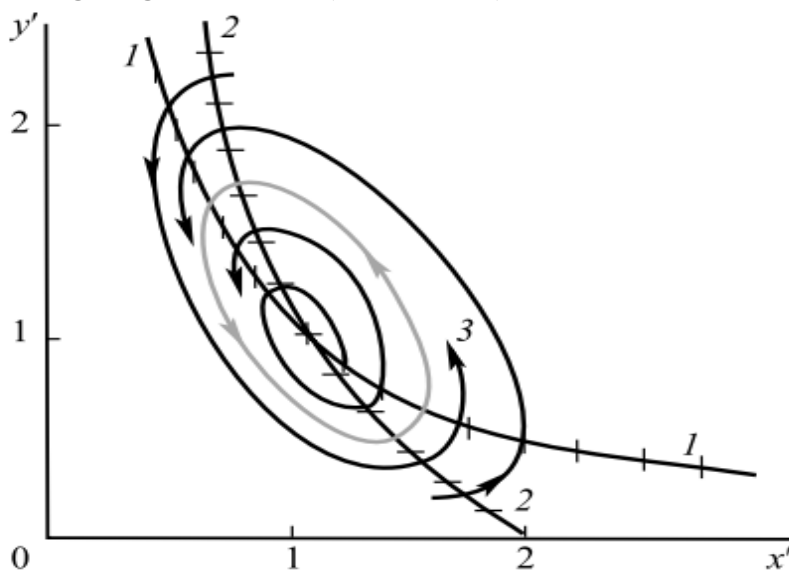
$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = k - \chi \frac{x}{K_{m_x} + x} \frac{y}{K_{m_y} + y}, \\ \frac{dy}{dt} = \chi \frac{x}{K_{m_x} + x} \cdot \frac{y}{K_{m_y} + y} - q \frac{y}{K_{m_y} + y}. \end{cases} \quad (2.7.2)$$

Bu sistemani sodda ko'rinishga olib kelish mumkin, agar $K_{m_x} \gg x$ va $K_{m_y} \gg y$ shart bajarilsa va qo'shimcha belgilashlar kiritib:

$$\begin{cases} \frac{dx'}{dt} = 1 - x'y', \\ \frac{dy'}{dt} = \alpha y' \left(x' - \frac{1+r}{1+ry'} \right). \end{cases} \quad (2.7.3)$$

Bu yerda $\alpha = \frac{(q' - \frac{q_0}{K})^2}{q_0 x'}$, $r = \frac{\bar{Y}}{\bar{K}} = \frac{\frac{q_0}{K}}{q' - \frac{q_0}{K}}$. Bu sistemaning fazoviy holati

quyidagi ko'rinishga ega bo'ladi (2.7- rasm):



2.7- rasm. (2.7.3) tenglamalar sistemasining fazoviy holati grafigi

(2.7.3) sistemani linearizatsiya qilib maxsus nuqtaning turg'unligi xarakterini o'rganish mumkin. Bunda xarakteristik tenglamaning ildizlari quyidagicha bo'ladi.

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2} \left(1 - \frac{\alpha r}{1+r} \right) \pm \frac{1}{2} \sqrt{\left(1 - \frac{\alpha r}{1+r} \right)^2 - \frac{4\alpha}{1+r}}.$$

Agar $\frac{4\alpha}{1+r} > \left(1 - \frac{\alpha r}{1+r} \right)^2$ fokus tipdagi maxsus nuqtaga ega bo'lamiz, agar bunda $\frac{\alpha r}{1+r} < 1$ unda fokus turg'un maxsus nuqta. Bunday nuqta atrofida

chegaraviy sikl mavjud bo'ladi (2.7- rasm). Shunday qilib, $\frac{\alpha\kappa}{1+\kappa} = 1$ - qiymat bifurkasion holat bo'lib, u doimiy amplitudali avtotebranish hududini so'nib boruvchi tebranishlar hududidan ajratib turadi.

O'tkazilgan tahlillardan quyidagi xulosalar keltiriladi:

Birinchidan, (2.7.2) sistema ma'lum sharoitda avtotebranish rejimini paydo bo'lishini yaqqol akslantiradi. α parametrning ko'payishi avtotebranishni paydo bo'lishiga olib keladi. α ning kamayishi so'nib boruvchi tebranishlarga sabab bo'ladi.

Ikkinchidan, x va y o'zgaruvchilar qarama-qarshi fazalarda tebranisharkan. Bunday xulosani rasmdan ko'rish mumkin (fazaviy holatlar tekisligidan).

2.8. Biologik sistemalarda vaqtning tabaqalanishi

Biologik tizimlarda vaqtning tabaqalanishini o'rganishning asosiy sababi bu o'rganilayotgan biologik sistemalarni matematik modelini soddalashtirish hisoblanadi, ya'ni sistemani xarakterlaydigan o'zgaruvchilar sonini qisqartirishi.

Sistema modelini yaratayotganda uni xarakterlaydigan asosiy o'zgaruvchi va ko'rsatkichlarni (sistemadagi hodisalarni asosiy xususiyatlariniyam akslantira oladigan: statsionar holat turg'unligini, tebranuvchanligi, triggerligi, kvazistoxastik xususiyatlarini va hokazo) aniqlashga katta e'tibor beriladi. Agar o'rganilayotgan sistemada boradigan jarayonlardagi davrlari erarxiyasi o'rinli bo'lsa: birgalikda yuz beradigan jarayonlar o'zini yuz berishi davri bilan tubdan farqlansa, o'zgaruvchilarning sonini kamaytirish masalasi nisbatan oson hal bo'lishi mumkin,

Kimyoviy kinetikada bunday usul kvazistatsionar konsentratsiyalarni aniqlash nomi bilan yuritiladi. Differensial tenglamalar sistemasidagi ba'zi bir o'zgaruvchilarni ularning vaqtni tabaqalanishiga muvofiq ravishda soddalashtirish kvazistatsionar konsentratsiyalar usuli nomini oldi. Odatda bunday usul kimyoviy reaksiyalar tizimini o'rganilayotganda qo'llaniladi, ya'ni oraliq mahsulotlari katta reaksiya qobiliyatga ega bo'lgan zarrachalar hosil bo'lganda. Bunday reaksiyalarga birinchi navbatda hamma katalitik, hamda ozod radikalli va zanjir reaksiyalar kiradi.

Aktiv oraliq zarrachalar ishtirokida boruvchi jarayonlarni muhim tomonlaridan bu qisqa vaqt oralig'ida shunday holat o'rnatilishi

mumkin: oraliq birikmalarning shakllanish v_o va sarflanish v_p tezliklar farqi $(v_o - v_p)$ shu tezliklarga nisbatan kichik bo'lsin. Bundan kelib chiqadiki, oraliq moddalarning konsentratsiyasi deyarli o'zgarmaydi. Bunday rejim kvazistatsionar deyiladi, bunga muvofiq oraliq aktiv zarrachalar konsentratsiyalari – kvazistatsionar konsentratsiyalar deb ataladi.

Kvazistatsionar rejimda har bir oraliq birikmalar konsentratsiyasi (R_i) o'zgarishini differensial tenglamalarini

$$dR_i/dt = v_o^i - v_p^{(i)} (i = 1, 2, \dots, l)$$

dR_i/dt kattalikni juda ham kichikligini hisobga olgan holda, quyidagi algebraik tenglamalar bilan o'zgartirish mumkin:

$$v_o^i - v_p^{(i)} = 0 (i = 1, 2, \dots, l)$$

Bu yerda v_o^i va $v_p^{(i)}$ muvofiq ravishda hosil bo'lgan mahsulot va juda ham aktiv oraliq birikmalar konsentratsiyalarining funksiyalari, shuning uchun algebraik tenglamalardan turg'un kimyoviy moddalarni kvazistatsionar konsentratsiyalarini ifodalash mumkin. Bu moddalarning sarflanishi bilan oraliq birikmalarning kvazistatsionar konsentratsiyalari o'zgaradi, agar kvazistatsionar rejim davomiylik vaqti kam bo'lsa, u butun jarayon davomida buzilmaydi. Albatta, jarayonning boshlang'ich holatlarida bunday qarash o'rinsiz, qachonki bu davrda oraliq birikmalar konsentratsiyasi noldan to o'zining kvazistatsionar qiymatigacha o'zgaradi (induksiya davri).

Shunday qilib, tez o'zgaradigan o'zgaruvchilar guruhi uchun differensial tenglamalarni yozish shart emas, ular amalda shunchaki bir lahza boshqalarga nisbatan, ya'ni juda ham sekin kechadiganlarga nisbatan, tezda o'zining statsionar qiymatiga erishadi. Unda tez o'zgaruvchilar uchun differensial tenglamalar o'rniga algebraik tenglamalarni yozish mumkin, ularni statsionar qiymatini aniqlaydigan, qaysiki, o'z navbatida parametr sifatida sekin o'zgaruvchilarni akslantirishi mumkin bo'lgan differensial tenglamalarga qo'yish mumkin. Shunday qilib, sistemani akslantiruvchi differensial tenglamalar sonini kamayishi hisobidan, ya'ni faqat vaqtga bog'liq bo'lgan sekin o'zgaruvchilarni qamrab olishligi bilan qaralayotgan masalani sodalashtirish mumkin.

Misol sifatida ikki differensial tenglamalar bilan yozilishi mumkin bo'lgan holat jarayonini qarab chiqamiz:

$$dx/dt = \varphi(x, y); \quad dy/dt = G(x, y), \quad (2.8.1)$$

bu yerda y – sekin, x – tez o'zgaruvchilar. Bu shundan dalolat beradiki, Δy va Δx orttirmalarning nisbati qisqa Δt vaqt oralig'ida 1 dan juda ham kichik: $\Delta y/\Delta x \ll 1$.

(2.8.1) ni tadqiqot uchun juda qulay ko'rinishda yozish mumkin. x o'zgaruvchini o'zgarish tezligi y o'zgaruvchini o'zgarish tezligidan ancha yuqori bo'lganligini inobatga olamiz, bu esa $\varphi(x, y)$ funktsiyani $A \gg 1$ katta qiymatni $F(x, y)$ ga ko'paytmasi ko'rinishida yozish mumkinligidan dalolat beradi, $G(x, y)$ funksiya kattalik tartibiga muvofiq ravishda.

Shunday qilib, (2.8.1) tenglamalar tizimidagi ikkinchi tenglamani quyidagi ko'rinishda yozish mumkin: $dx/dt = AF(x, y)$. Bu tenglamaning har ikkala tomonini A ga bo'lib va $\varepsilon = 1/A$ ni belgilab olib, (2.8.1) tizimga aynan to'la tenglamalar tizimini yozish mumkin:

$$dy/dt = G(x, y); \quad \varepsilon dx/dt = F(x, y), \quad (2.8.1a)$$

bu yerda $\varepsilon \ll 1$. (2.8.1) sistemani to'la soddalashtirish mumkin, faqat shu shartdagi kichik ko'rsatgich ε ni nolga intilganida sistema yechimining xarakteri o'zgarmaydi. Unda cheklovchi, ya'ni $\varepsilon \rightarrow 0$, (2.8.1a) yondashib sistemaning ikkinchi tenglamasini algebraik ko'rinishda yozish mumkin:

$$dy/dt = G(x, y); \quad F(x, y) = 0. \quad (2.8.2)$$

Xulosa qildib aytish mumkinki, biz kvazistatsionar konsentratsiyalarni aniqlash usulini qo'llab murakkab (2.8.1) sistemadan soddalashtirilgan (2.8.2) tenglamalar sistemasiga o'tdik. Albatta, (2.8.1) ga nisbatan (2.8.2) sistemaning yechimini izlash ancha yengil va ko'p vaqtni talab qilmaydi.

Albatta, bunday usuldan foydalanish biologik sistemalarning tadqiqot maqsadiga va xarakteriga bog'liq. Agar biz o'rganilayotgan sistemani qanday qonunga bo'ysunishi qiziqтира, unda yuqorida bayon qilingan usuldan foydalanish maqsadga muvofiq keladi. Agar bizni o'rganilayotgan sistemaning amaliy ahamiyati qiziqтира unda imitatsion modellashtirish usulidan foydalanish maqsadga muvofiq bo'ladi.

2.9. Taqsimotli biologik sistemalarda o'z-o'zini boshqarish jarayonlari

Biz hozirgi vaqtgacha “nuqtaviy” sistemalarni, ya’ni bir jinsli sistemalarni qarab chiqdik, bu yerda sistemadagi jarayonlarni akslanturuvchi differensial tenglamalar sistemasi o’rganilayotgan arealni hamma nuqtalarida bir xil ko’rinishga ega. Ammo shunday biologik sistemalar mavjudki, unda kechadigan xilma-xil murakkab jarayonlarni yuqori darajadagi bir-biriga muvofiqligi nafaqat ularni vaqt bo’yicha taqsimlanishiga, balki areal (fazo) bo’yicha taqsimlanishiga ham bog’liq.

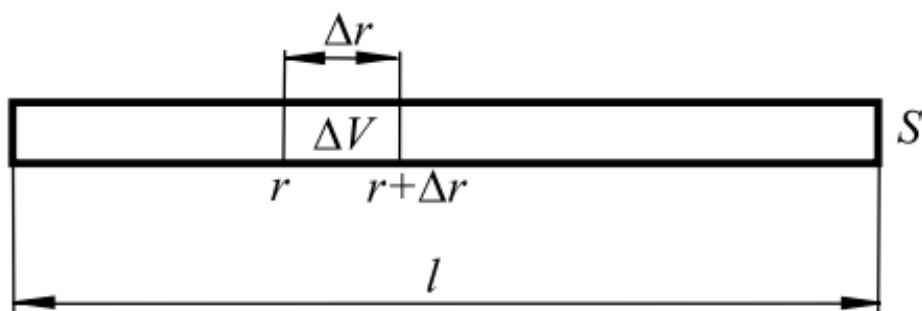
V hajmli fazoda kechayotgan kimyoviy reaksiyalarda n ta modda ishtirok etayapti deb qaraymiz (reaksiya natijasini hisobga olgan holda). Faraz qilamiz, $c_1(t, r), c_2(t, r), \dots, c_n(t, r)$ – vaqtning t momentdagi va fazoning r nuqtasidagi moddalarning tegishli konsentratsiyalari bo’lsin. Vaqtga nisbatan moddalarning konsentratsiyasining o’zgarishi ikki jarayon hisobidan yuz berishi mumkin: reaksiya borishida moddaning o’zgarishi va konsentratsiyasi yuqori bo’lgan joydan konsentratsiyasi kam bo’lgan joyga moddalarning diffuziyalanishi. Alohida nuqtalari orasida “diffuzion bog’liqlik” mavjud sistemalar taqsimotli sistemalar deb yuritiladi.

Kimyoviy moddaning reaksiyada i - konsentratsiyasining o’zgarish tezligi quyidagi ko’rinishda yozilsin:

$$\frac{dc_i}{dt} = f_i(c_1, c_2, \dots, c_n, r, t).$$

Bu tezlik fazoning r nuqtasidagi hamma moddalarning konsentratsiyasiga, shuningdek, bevosita r va t ga ham bog’liq, chunki tashqi ko’rsatgichlar, misol uchun harorat, fazoning har xil nuqtalarda (r) turlicha va vaqt davomida ham o’zgarib turishi mumkin.

r nuqtadagi vaqtning t momentda c_i modda konsentratsiyasini o’zgarishiga $(c_i(t, r))$ diffuziya jarayonining o’rnini ko’rib chiqamiz. Kimyoviy reaksiya boradigan idishni ko’rinishi uzun S yuzali kesimga ega tor naydan iborat bo’lsin (2.8- rasm).



2.8- rasm. Kimyoviy reaksiya boradigan idish sxemasi

r va $r + \Delta r$ koordinatali ΔV elementar hajm ajratamiz, bunda $\Delta V = S\Delta r$. Nayni r nuqta kesimdan o'tayotgan modda massasi $\Delta M_r c_i$ moddaning r nuqta yo'nalishi tomon konsentratsiya gradienti $\Delta c_i / \Delta r$ ga va t dan to $t + \Delta t$ vaqt oralig'i mobaynidagi diffuziya oqimiga proporsional:

$$\Delta M_r = -D \frac{\Delta c_i(r, t)}{\Delta r} S \Delta t.$$

Bu yerda D - diffuziya koeffisienti, erigan modda va erituvchi xususiyatlari orqali aniqlanadi. Ajratilgan hajmning ikkinchi $r + \Delta r$ koordinatali chegarasidan teskari yo'nalishda o'sha vaqt davomida quyi ko'rinishdagi massa diffuziyanadi:

$$\Delta M_{r+\Delta r} = D \frac{\Delta c_i(r + \Delta r, t)}{\Delta r} S \Delta t.$$

Shunday qilib, elementar ajratilgan ΔV hajmda diffuziya hisobidan modda massasini umumiy o'zgarishi yuz berishi mumkin:

$$\Delta M = \Delta M_{r+\Delta r} + \Delta M_r = \frac{DS\Delta t}{\Delta r} [-\Delta c_i(r, t) + \Delta c_i(r + \Delta r, t)],$$

Δc_i konsentratsiyasini diffuziya hisobidan o'zgarishi quyidagicha bo'ladi

$$\Delta c_i = \frac{\Delta M}{\Delta V} = \frac{\Delta M}{S\Delta r} = \frac{1}{\Delta r} \left[\frac{\Delta c_i(r + \Delta r, t)}{\Delta r} - \frac{\Delta c_i(r, t)}{\Delta r} \right] D \Delta t$$

$\Delta r \rightarrow 0$ bilan, Δc_i quyidagini ko'rinishni oladi

$$\Delta c_i = D \Delta t \frac{\partial^2 c_i(r, t)}{\partial r^2}.$$

ΔV hajmda diffuziya jarayoni asosida Δc_i konsentratsiyasining o'zgarishini bu yerdan oson topish mumkin. $\Delta t \rightarrow 0$ da quyidagiga ega bo'lamiz

$$\frac{\partial c_i}{\partial t} = D_i \frac{\partial^2 c_i(r, t)}{\partial r^2}.$$

Shunday qilib, kimyoviy reaksiya tezligi koordinata va vaqtga bog'liq emas va sistemada "gidrodinamik oqim" yo'q deb taxmin qilsak, unda bir o'lchamli holatda taqsimlangan reaksiya sistemasi– diffuziyani xususiy holdagi differensial tenglamalari orqali yozish mumkin:

$$\frac{\partial c_i}{\partial t} = f_i(c_1, c_2, \dots, c_n) + D_i \frac{\partial^2 c_i(r,t)}{\partial r^2} \quad (i = 1, 2, \dots, n), \quad (2.8.1)$$

Bu yerda $f_i(c_1, c_2, \dots, c_n)$ – nuqtaviy modelga taalluqli bo'lib, fazoning har bir nuqtasidagi c_i konsentratsiyasi kimyoviy o'zgarishlar hisobidan o'zgarishi, $D_i \frac{\partial^2 c_i(r,t)}{\partial r^2}$ esa – fazoning qo'shni nuqtalari o'rtasidagi ko'chish jarayoni hisoblanadi.

Bobga doir sinov savollari:

1. Kinetik xulq nima?
2. Kinetik reaksiyalar tezliklarini yozib tushuntiring.
3. Nima uchun kinetik tizimni o'zgaruvchilar va parametrlar to'plamidek xarakterlash mumkin?
4. Biologik sistemalarning kinetik tabiatining umumiy prinsiplari nimadan iborat?
5. Turg'un holatning Lyapunov ta'rifini tushuntiring.
6. Maxsus nuqta atrofidagi chetlanishlar klassifikatsiyasini tushuntiring.
7. Biologik trigger nima?
8. Mixaelis kompleksi statsionar holatining fizik ma'nosi nimadan iborat?

3 BOB. BIOLOGIK JARAYONLAR TERMODINAMIKASI

(Muvozanatga yaqin sistemalar termodinamikasi)

Tirik sistemalarning muhim xususiyatlardan biri bu energiyani yutishi, har xil ko‘rinishlarida transformaesiyalantirishi va uni o‘rish, rivojlanish, ko‘payish jarayonlarini ta‘minlash uchun sarflash qobiliyatidir. Biokimyoviy o‘zgarishlar bilan birgalikda yuz beradigan energiya almashinish jarayonlarining umumiy qonuniyatlarini klassik kimyoviy termodinamika usullari orqali o‘rganiladi, bunda kimyoviy jarayonlardagi energiya transformaesiyalanishlarini foydali ish bajarishga sarflanishi hisoblanadi. Bu yo‘nalishda har xil biyokimyoviy jarayonlarda erkin energiyaning o‘zgarishini (ko‘payishi yoki kamayishi) baholash kabi muhim natijalar qo‘lga kiritilgan.

Metabolistik jarayonlar – oksidlanish-qaytarilish reaksiyalari, sintez va makroergik birikmalar gidrolizi, modda va membrana orqali ionlar transporti, harakat aktivligi, fotosintezda nur energiyasining sarflanishi –bularning barchasi energiyani saqlanish qonuniga, ya’ni termodinamikaning birinchi qonuniga bo‘ysunadi.

Biologik sistemalardagi termodinamik jarayonlarni o‘rganishda, termodinamikaning ikkinchi qonuniga ko‘ra entropiya tushunchasi muhim rol o‘ynaydi. Entropiya qiymati alohidalashgan sistemalarda muvozanat holatiga yaqinlashishi bilan o‘zining maksimal qiymatiga erishguncha o‘sadi. Alohidalashgan sistemalarning oxirgi muvozanat holatiga o‘tishi evolutsiyasining kriteriyasi bu entropiyani maksimal qiymatga erishishi hisoblanadi. Ammo muvozanat holatdagi ochiq sistemalarda hech qanday yo‘naltirilgan jarayonlar yuz bermaydi, faqat muvozanat holat atrofida fluktsiyalar yuz berishi mumkin, qaysiki biologik tizimlarni mavjudligini yo‘qolishiga teng kuchli hisoblanadi.

Ochiq sistemalarda statsionar holat o‘rnatilishi mumkin, bunga erishish mezonini esa katta qiziqish uyg‘otadi. Bunda vaqt omili ahamiyatini hisobga olish zarur, chunki statsionar holat kimyoviy jarayonlarni xarakterlovchi o‘zgaruvchilarini (modda konsentratsiyasi) yo‘naltirilgan o‘zgarishini natijasi hisoblanadi.

Buning uchun energiyani iste‘mol qilishi va yangi qayta ishlatilgan energiyani hosil qilish bilan bog‘liq har xil kinetik jarayonlarning o‘zaro bog‘liqligini analizi o‘tkazilishi zarur. Ozod energiyaning o‘zgarish tezliklarini hisoblashlari kinetik sxemaga asoslangan, bunda kimyoviy

jarayonlardagi reagentlarni muvofiq konsentratsiyalarini o'zgarish xarakteri hisobga olingan. Muvozanatdan uzoqdagi statsionar holatlarning turg'unligi muammolarining mezonlarini o'rnatish muhim ahamiyatga ega. Xuddi shunday avtotebranuvchi jarayonlar termodinamikasi va o'z-o'zidan shakllanish jarayonlari katta biologik ahamiyatga ega. Muvozanatga yaqin sistemalar termodinamikasi chiziqliligi bilan xarakterlansa, muvozanatdan uzoqdagi tizimlar termodinamikasi nochiziqliligi bilan xarakterlanadi va ularni o'rganish muvozanatdan uzoqda statsionar holatlarni turg'unligi va evolutsiyasi mezonlarini o'rganish va o'rnatishga bog'liq.

Issqlik sig'imi (C) deb tashqaridan jismga keltirilgan issqlik qiymatini erishilgan haroratlar farqiga nisbatiga aytiladi:

$$C = \frac{Q}{\Delta t}$$

yoki differensial ko'rinishda $C = \frac{dQ}{dt}$.

Solishtirma issqlik sig'imi deb jism issqlik sig'imini uni massasiga nisbatiga aytiladi: $c = C/m$ (Кухлинг Х., 1985).

Issqlik – energiyaning bir ko'rinishi bo'lib, haroratlar farqi hisobidan u bir joydan ikkinchi joyga oqishi mumkin. Harorat har qanday moddani issqlik o'lchamidir. Har qanday jismdagi issqlik bu jism tarkibidagi zarachalar harakatining ko'rinishidir.

Absolyut harorat daraja ko'rsatgichi Kelvin (K) birliklarida o'lchanadi. Daraja ko'rsatgichi absolyut nol nuqtadan boshlanadi (nol K), bu esa $-273^0 C$ da to'g'ri keladi. Bu shunday harorat ko'rsatgichiki, moddadan energiyaning ajratib bo'lmaydi, ya'ni harakat yo'q yoki materiya mavjud emas (Смит А., Хендерсон К., 2003).

Termodinamikaning asosiy predmeti—bu energiyaning bir turdan ikkinchi turga aylanish umumiy qonunlarini o'rganishdan iborat.

Sistemalarning chegarasida energiya va massa almashtirishlar xarakteriga ko'ra ularni uch guruhga ajratish mumkin. Alohidalashgan sistemalar atrof-muhit bilan hech qanday *energiya va massa* almashtirmaydi, ular atrof-muhitdan ajratilgan holda mavjuddirlar. Agar sistema atrof muhit bilan faqat energiya almashtirsa bunday sistemalar **yopiq** sistemalar deyiladi. Agar sistema tashqi muhit bilan ham energiya va ham massa almashtirsa bunday sistemalarga **ochiq** sistemalar deyiladi.

Har qanday sistema o'zining termodinamik parametrlari bilan xarakterlanadi. Agar biror bir parametr o'zgarsa bunda sistemaning termodinamik holati o'zgaradi. Sistema holatini o'zgaruvchi jarayonlari turg'un va turg'unmas bo'lishi mumkin. Turg'un yoki qaytar jarayonlar sistemada shunday o'tadiki, sistemadagi o'zgarishlar teskari ketma-ketlikda atrof muhitda hech qanday o'zgarishlar ro'y bermasdan yuz berishi mumkin. Teskari, turg'unmas yoki qaytmas jarayonlar (real tabiatdagi o'zgarishlar) bunday xossaga ega emaslar va ular jarayonning teskari oqimi atrof-muhitda qandaydir o'zgarish ro'y berishi orqali o'tadi.

Klassik termodinamikada faqat turg'un holatdagi sistemalar qarab chiqiladi.

3.1. Birinchi va ikkinchi termodinamika qonunlari

Termodinamikaning birinchi qonuni. Bu qonun – insoniyatning ko'p asrlik tajribalarining mahsuli bo'lib, energiyaning saqlanish qonuni deyiladi va issiqlikning o'zgarish qonunlarini o'rganadi.

Termodinamikaning birinchi qonuni odatda quyidagicha yoziladi:

$$\delta Q = dU + \delta A, \quad (3.1.1)$$

Sistemani tashqi muhitdan issiqlikni (δQ) yutishi sistemani ichki energiyasini (dU) ko'paytirishga va sistemani tashqi ta'sir etuvchi kuchga qarshi bajaradigan ishga (δA) sarflanadi.

Umumiy holda δA ikki qismdan iborat, tashqi kuch bosimiga qaratilgan $pd\vartheta$ va maksimal foydali $\delta A'_{\max}$ ishlardan iborat:

$$\delta A = \delta A'_{\max} + pd\vartheta. \quad (3.1.2)$$

Termodinamika birinchi qonunining biologik obyektlarga o'rinnililigini tekshirish ishlari ancha oldin olib borilgan. Masalan, Lavuaze va Laplas (1780) muzlangan kalorimetrda dengiz cho'chqasidan (morskaya svinka) ajralib chiqqan issiklik va CO_2 miqdorini o'lchadilar. Keyinchalik bu natijani ular shu miqdordagi oziqani yondirib CO_2 ga solishtirdilar. Bunda ular quyidagi natijani oldilar, ya'ni 1 litr O_2 istemol qilganda va 1 litr CO_2 chiqarilganda to'g'ridan to'g'ri yondirishda, chirishda 21.2 kJ issiqlik ajralishini aniqladilar.

O'tkazilgan tajribalar shuni ko'rsatdiki, odam organizmi 1 sutkada iste'mol qilgan oziqadagi energiya miqdori, shu vaqt davomida chiqariladigan issiqlik miqdoriga teng ekan.

Bunday natijalar termodinamikaning birinchi qonunining tirik organizmlar uchun mosligini ko'rsatdi.

Termodinamikaning ikkinchi qonuni. Bu qonun ularning tabiatiga bog'liq bo'lmagan holda bir tomonlama yo'nalishdagi jarayonlarni akslantiruvchi kriteriyalarni o'rnatadi.

Termodinamikaning ikkinchi qonuniga binoan sistemani holat funksiyasi orqali, ya'ni entropiya (S) kattaligini o'zgarishi orqali yozish mumkin. Entropiyaning (dS) o'zgarishi sistemani yutilgan (keltirilgan) issiqlik yig'indisi (Q/T) bilan aniqlanadi, bu yerda T sistema harorati. Sistemaning holatini cheksiz kichik o'zgarishida entropiyaning (dS) o'zgarishi sistemani yutgan elementar issiqlik miqdoriga teng yoki katta bo'lishi mumkin (bu albatta jarayonning turg'un ($=$) yoki turg'unmas ($>$) xarakteriga bog'liq bo'ladi):

$$dS \geq \delta Q/T. \quad (3.1.3)$$

Demak, tashqaridan kelgan issiqlik sistema haroratini ($\square(T^{\circ}C)$) ma'lum bir darajada ko'taradi: $\delta Q \rightarrow \square(T-C) \rightarrow (T^{\circ}C + \delta Q)$. Agar sistema harorati atrof- muhit haroratidan farq qilsa, bunda sistemadan atrof-muhitga ma'lum bir issiqlik miqdori qaytariladi. Bu kattalik $\frac{\delta Q}{T}$ nisbat bilan aniqlanadi. Sistemani muvozanat holatiga intilishi, sistemani atrof muhitga ortiqcha energiyani qaytarilishi hisobidan bajariladi. Ammo sistemaga tashqaridan kelayotgan issiqlik sistemada kechayotgan kimyoviy va fizikaviy jarayonlarga ta'sir qilmasdan qolmaydi, u, albatta, ta'sir ko'rsatadi. Ta'sirning sezilarli yoki sezilmasligi sistema tabiatiga bog'liq. Sistemadan atrof- muhitga qaytarilgan issiqlik miqdori sistema ichida kechadigan jarayonlarga bog'liq ravishda bo'lishi mumkin: $\Delta S \geq \frac{\delta Q}{T}$ ya'ni ΔS qiymat $\frac{\delta Q}{T}$ dan katta yoki shu nisbatga teng bo'lishi mumkin. Bundan shunday xulosa chiqarish mumkinki, dS kattalik sistemada kechadigan yo'naltirilgan o'zgarishlarni mezoni hisoblanadi.

Demak, alohidalashgan sistemalarda undagi borayotgan jarayonlarni muvozanatlashganligi yoki muvozanatlashmaganligiga muvofiq ravishda entropiya o'zgarmasligi yoki o'sishi mumkin. Bunda entropiya (dS) alohidalashgan sistemalarda yo'naltirigan o'zgarishlarni mezoni bo'lib hisoblanishi mumkin. Shunday qilib, alohidalashgan

sistemalarda o‘z-o‘zidan kechadigan muvozanatlashmagan jarayonlarni oxiriga kelib entropiya o‘zini maksimal qiymatiga ega bo‘ladi va termodinamik muvozanat o‘rnatiladi.

Tashqi muhit bilan issiqlik almashtirmaydigan sistema uchun $\delta Q = 0$ va (3.1.3) tenglama quyidagi ko‘rinishni oladi:

$$dS \geq 0. \quad (3.1.4)$$

$\Delta S = 0$ - qaytar jarayonlarda, ya’ni to‘g‘ri va teskari yo‘nalishda energiyani sarflanish qiymati bir xil.

$\Delta S > 0$ - qaytmas jarayonda, ya’ni hech qanday energiya sarflanmasdan ishni o‘z-o‘zidan bajarilishi.

$\Delta S < 0$ - ishni bajarish uchun tashqaridan energiya oqimi zarur.

Xulosa qilib shuni aytish mumkinki, alohidalashgan sistemalarda entropiya turg‘un jarayonda o‘zgarmaydi va turg‘unmas jarayonlarda ko‘payadi.

Bu esa alohidalashgan sistemalarda yo‘naltirilgan o‘zgarishni mezonidir. Shunday qilib alohidalashgan sistemada o‘z-o‘zidan yuz beradigan turg‘unmas jarayonlar hamma vaqt entropiyani ko‘payishiga sabab bo‘ladi. Jarayonni oxirida *max* bo‘lishi mumkin va termodinamik turg‘un holat o‘rnatiladi.

Termodinamikaning ikkinchi qonuni: $\Delta S \geq 0$. Yopiq sistemaning entropiyasi kamayishi mumkin emas! Sistema entropiyasini ko‘payishi uni katta ehtimolikka ega bo‘lgan holatga o‘tishini bildiradi.

Agar S – entropiya, W – termodinamik holat ehtimolligi va $K = 1.38 \cdot 10^{-23} \text{ Dj/K}$ - Bolsman doimiysi bo‘lsa, unda $S = K \ln W$.

Qaytmas jarayon sistema o‘zini eng katta ehtimolikka ega bo‘lgan termodinamik holatiga erishguncha o‘z-o‘zidan yuz beraveradi, bunda entropiya maksimum qiymatga ega bo‘ladi.

Entropiya xaotik va qaytmas jarayonlarning o‘lchami hisoblanadi.

3.1.1. Maksimal foydali ish $\delta A'_{max}$

$\delta A'_{max}$ erkin energiyani termodinamik funksiyalari - erkin energiya $F = U - TS$ va to‘la termodinamik potensial $G = U + pv - TS$ dan bog‘liq bo‘lib birinchi va ikkinchi termodinamik qonun asosida kiritilgan $F = F(T, v)$, $G = G(T, p)$ o‘zgaruvchilarga bog‘liq.

$T, v - \text{const}$ bo'lganda

$$\delta A'_{\max} \leq -d(U - TS) = TdS - dU = -d(F)_{T,v}, \quad (3.1.5)$$

$T, p - \text{const}$ da esa

$$\delta A'_{\max} \leq -d(U + pv - TS) = TdS - dU - pdv = d(G)_{T,p}, \quad (3.1.6)$$

bu yerda “<” belgi qaytmas jarayonlarga tegishli.

Xarakteristik funksiya F va G ni qiymatlaridan o‘z-o‘zidan yuz beradigan jarayonlarni yo‘nalishi va sistemada muvozanatni o‘rnatilishi bo‘yicha xulosa qilish mumkin.

Agar foydali ish sodir bo‘lmaganda

$$(dF)_{T,v} \leq 0, \quad (dG)_{T,p} \leq 0, \quad (3.1.7)$$

F va G kattaliklar muvozanatsiz jarayonlarda kamayadi, muvozanatli holatlarda doimiy va minimal qiymatda bo‘ladi. Turg‘un muvozanatli holatni shartlari:

$$(dF)_{T,v} = 0; \quad (d^2F)_{T,v} > 0; \quad (3.1.7a)$$

$$(dG)_{T,p} = 0; \quad (d^2G)_{T,p} > 0.$$

Ko‘pchilik hollarda hajm va bosim o‘zgarishi biologik jarayonlarda sezilarli emas, shuning uchun

$$\begin{aligned} dF &= -SdT - pdv \\ dG &= -SdT + vdp = dF + pdv + vdp \end{aligned} \quad (3.1.8)$$

kattaliklar bir-biriga mos keladi:

$$\Delta F \approx \Delta G$$

Kimyoviy fizikada ma’lum, termodinamikaning ikkinchi qonuni asosida yozilgan, ifodalanishlardan foydalanib erkin energiya F o‘zgarishlarini yoki to‘la termodinamik potensial G ni hisoblash mumkin, bular biokimyoviy jarayonlarni borishini ta’minlaydi.

Agar reaksiyalarni muvozanat konstansiyasining qiymati K ma’lum bo‘lsa

$$v_1 c_1 + v_2 c_2 + \dots \rightleftharpoons v'_1 c'_1 + v'_2 c'_2 + \dots, \quad (3.1.9)$$

unda quyidagi formuladan foydalanish mumkin

$$\Delta G_0 = -RT \ln K + RT \ln \frac{c_1^{v'_1} c_2^{v'_2} \dots}{c_1^{v_1} c_2^{v_2} \dots} \quad (3.1.10)$$

bu yerda $-RT \ln K = \Delta G_0$ ni standart qiymati; T - harorat; R – gaz doimiysi; $c_1, c_2, \dots, c'_1, c'_2, \dots$ - aralashmadagi reagentlar

konsentratsiyasi. Agar hamma $c_j = 1$, (3.1.10) ni o'ng tomonidagi ikkinchi hadi nolga aylanadi va $\Delta G = \Delta G_0$.

Misol $pH=7$ uchun glyukoza-1-fosfat $\rightleftharpoons$ glyukoza-6-fosfat reaksiyasidagi muvozanat o'zgarishini qiymati $k = 17$, bunda:

$$\Delta G_0 = -1.987 \cdot 298.15 \cdot 2.303 \ln 17 = -7140 \frac{kJ}{mol}.$$

Berilgan termodinamik natija ($\Delta G_0 < 0$) ko'rsatadiki, standart sharoitlarda strukturaviy o'zgarish reaksiyasi o'z-o'zidan yuz beradi. ΔG_0 ni standart oksidlanish-qaytarilish potentsiali qiymatidan termodinamikada juda ham ma'lum bo'lgan ifodadan aniqlash mumkin:

$$\Delta G_0 = -nF\Delta E_0 \quad (3.1.11)$$

bu yerda n – ko'chuvchi elektron soni; F – Faradey soni (96.864 kJ/mol); ΔE_0 – ta'sirga javob beruvchi moddalarni standart oksidlanish-qaytarilish potentsiallar farqi. Masalan, qahrabo kislotalarni fumarliygacha qaytar oksidlanish reaksiyalari uchun $\Delta E_0 = 0.437 B$, ya'ni $n = 2$ uchun $\Delta G_0 = -84.659 kJ/mol$ qiymatini beradi va bu jarayonni standart sharoitlarda o'z-o'zidan yuz berish xarakteriga ishora qiladi.

Bularni hammasi klassik termodinamikani oddiy tasavvur tushunchalariga asoslangan bo'lib, sistemadagi erkin energiyani to'laligicha o'zgarishi biokimyoviy reaksiyalarda oxirgi muvozanat holatini o'rnatilishiga taqqoslanadi.

3.2. Ochiq sistemalarda termodinamikaning ikkinchi qonuni

Klassik termodinamikaning ikkinchi qonunini to'g'ridan to'g'ri ochiq sistemalarda qo'llanishi, qayerda muvozanatsiz jarayonlar yuz beradi, ancha qiyinchiliklarga duch kelish mumkin. Demak, alohidalashgan sistemalardagi o'z-o'zidan yuz berish yo'nalishlarining mezonini undagi entropiyaning (S) o'sishi hisoblanadi va oxirgi holat – termodinamik muvozanat bilan tugallanadi. Xuddi shunday ochiq sistemalarda ham, birinchi navbatda biologik sistemalarda o'zining faoliyatini termodinamik muvozanat holatda tugatadi, ya'ni o'lim bilan tugallanadi.

Termodinamik munosabatda ochiq (biologik) sistemalar o'zini o'zgarish jarayonlarida bir necha xil muvozanatsiz holatlardan o'tishadi,

o'z navbatida, ulardagi termodinamik ko'rsatgichlarni muvofiq ravishda o'zgarishi yuz berishini ko'rsatadi.

Umuman olganda, ochiq sistemalardagi muvozanatsiz holatlarning mavjudligi faqatgina ularda muvofiq ravishda energiya va modda oqimini yaratish hisobidan ta'minlab turishi mumkin.

Shunday qilib, ochiq sistemalarda xos muvozanatsiz holat, ularning parametrlari va xususiyatlari, umumiy qilib aytganda, vaqt funksiyasi bo'lib hisoblanadi. Bu degani termodinamik potensial G va erkin energiya F uchun quyidagi munosabat o'rinalidir:

$$G = G(T, p, t) \text{ va } F = F(T, v, t).$$

Ochiq sistemalarda entropiyaning o'zgarishi. Entropiyaning o'zgarishi sistemani tashqi muhit bilan modda va energiya almashinishida ($d_e S$) yoki ichki qaytmas o'zgarishlar natijasida entropiyani hosil bo'lish hisobidan ($d_i S$) yuz berishi mumkin.

Ochiq sistema entropiyasini (dS) umumiy o'zgarishi ikki o'zaro bog'liq bo'lmagan qismlardan iborat deb qabul qilamiz:

$$dS = d_e S + d_i S. \quad (3.2.1)$$

Bu qaytmas jarayonlar termodinamikasini boshlang'ich holati hisoblanadi.

Agar sistemada qaytar jarayonlar yuz bersa, sistemada entropiya paydo bo'lmaydi va $d_i S = 0$. Qaytmas o'zgarishlarni barcha hollarida $d_i S > 0$ bo'ladi. Unda alohidalashgan sistemalar uchun $d_e S = 0$ da (3.2.1) ifoda quyidagi ko'rinishni oladi:

$$dS = d_i S > 0, \quad (3.2.2)$$

ya'ni alohidalashgan tizimlar uchun termodinamikani ikkinchi qonuni klassik ta'rifiga muvofiq keladi.

Agar ochiq sistemaning biror-bir qismida bir vaqtning o'zida har xil qaytmas jarayonlar yuz bersa va ularning o'zaro ta'siri natijasida $d_i S > 0$ kattalik entropiyaning o'sishini ifodalaydi.

Ochiq sistemalardagi entropiyaning o'zgarishi $d_e S$ va $d_i S$ tashkil qiluvchi kattaliklarga bo'lish ochiq va alohidalashgan sistemalarning termodinamik xossalariining farqini o'rganishga imkon beradi.

(3.2.1.) differensiyalaymiz:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} \quad (3.2.3)$$

Bu tenglama shundan dalolat beradiki, sistema entropiyasining o'zgarish tezligi dS/dt sistema va uni atrof-muhiti orasidagi entropiya almashinuv tezligi musbat sistema ichidagi entropiya hosil bo'lish tezligiga teng.

Sistemani o'z atrof-muhiti bilan entropiya almashinishni ifodalovchi had $d_e S/dt$ musbat yoki manfiy bo'lishi mumkin. $d_i S/dt > 0$ shartni inobatga olib sistemaning umumiy entropiyasi o'suvchi yoki kamayuvchi bo'lishi mumkin.

$d_e S/dt > 0$ kattalikning musbat bo'lishi, sistemani tashqi muhit bilan modda va energiya almashinishi natijasida entropiyani o'sishi bilan bog'liq. Manfiy $d_i S/dt < 0$ kattalik sistemadan tashqi muhitga musbat entropiyaning oqimi tashqaridan sistemaga musbat entropiyani oqimidan kattaligi natijasi hisoblanadi, natijada sistema va tashqi muhitni umumiy entropiyaning almashinish kattalik balansi manfiy bo'ladi.

Shuhbasiz $d_i S/dt > 0$ shartda 3 holat bo'lishi mumkin:

1. $dS/dt > 0$, agar $d_e S/dt > 0$ yoki agar $d_e S/dt < 0$, ammo $|d_e S/dt| < d_i S/dt$;
2. $dS/dt < 0$, agar $d_e S/dt < 0$ va $|d_e S/dt| > d_i S/dt$;
3. $dS/dt = 0$, agar $d_e S/dt < 0$ va $|d_e S/dt| = d_i S/dt$.

Uchinchi holat sistemada statsionar holat o'rnatilganligini bildiradi, ya'ni sistemada hosil bo'lgan entropiya $d_i S/dt$ sistemadan tashqi muhitga chiqqan entropiya $d_e S/dt$ bilan kompensatsiyalanadi, shunday qilib sistemadagi entropiya nolga teng.

$$dS = d_e S + d_i S = 0; \quad \frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} = 0 \quad (3.2.4)$$

Biologik sistemalarning umumiy holatini (3.2.3) tenglama asosida qilingan tahlili organizm xulqi va klassik termodinamikaning ikkinchi qonuni orasidagi tashqi qarama-qarshilikni tushuntirishda yordam beradi. Demak, organizmlarning rivojlanishi va o'sishi ular tuzilishining murakkablanishi bilan olib boriladi va klassik termodinamika nuqtayi nazaridan tirik obyektlarda energiyaning o'z-o'zidan kamayishini ko'rsatadi. Bunday qarama-qarshilik yuzaki, chunki o'z-o'zidan yuz beradigan jarayonlarni entropiyaning ko'payishiga olib kelish yo'nalishida faqat alohidalashgan sistemalarga taalluqli bo'lib, ochiq

sistemalarga tegishli emas. Real sharoitda organizmlarning rivojlanishi ulardagi umumiy entropiya kattaligini kamayishi bilan quyidagi shartda olib boriladi:

$$d_e S/dt < 0; \quad |d_e S/dT| > d_i S/dt ,$$

ya'ni tashqi muhitning boshqa qismlariga o'zaro bog'liq jarayonlarni musbat entropiyani hosil bo'lishi hisoblanadi.

Tirik sistemalarda entropiyaning kamayishi tashqaridan oziqlanish va quyosh energiyasidan foydalanish hisobidan yuz berib bir vaqtning o'zida ularda erkin energiyaning oshishiga olib keladi.

Tashqaridan "manfiy" energiya oqimini to'g'ridan to'g'ri tirik strukturalardagi tartiblanish va oziqa moddalaridagi "tartiblanishni" yo'qotish bilan bog'lamaslik kerak. Oziq moddalarning parchalanishi tufayli organizmda zarur erkin energiya ajralib chiqadi. Shunday qilib, manfiy entropiya oqimi asosida musbat entropiyani hosil bo'lishi hujayrada o'z-o'zidan ro'y beradigan metabolistik jarayonlarida erkin energiyaning sarflanishini qoplash uchun zarur hisoblanadi. Umuman olganda, gap erkin energiyaning o'zgarishi va uning aylanma harakati ustida ketyapti, bunday jarayon tirik sistemalarning yashovchanligini ta'minlaydi.

3.3. Harakatlantiruvchi kuchlar va jarayonlar tezliklari qiymatlari orasidagi munosabatlar

Harakatlantiruvchi kuchlar va jarayonlar tezliklari qiymatlari orasidagi munosabatlar biologik sistemalar termodinamikasida muhim rol o'ynaydi. Nafaqat kimyoviy jarayonlar bilan chegaralanib qolish kerak, balki membranalardan issiqlik, modda va zaryadlangan zarrachalarni o'tkazilishini ham qarab chiqish zarur. Harakatlantiruvchi kuch qiymatini X , oqim qiymatini yoki muvofiq oqim tezliklarini yig'indisini J bilan belgilaymiz.

Entropiyaning o'sishi hamma holatlarda quyidagi ko'rinishga ega bo'lishi bizga ma'lum

$$\frac{d_i S}{dt} = \left(\frac{1}{T}\right) XJ > 0 \quad (3.3.1)$$

Onzager munosabatlari. Agar ochiq sistema termodinamik muvozanatga yaqin bo'lsa, harakatlantiruvchi kuch qiymati juda ham kichik ($A/(RT) \ll 1$) va jarayon kerakli darajada sekin yuz bersa ($J \approx 0$), unda X va J quyidagi munosabatda bog'langan bo'ladi:

$$J = LX, \quad (3.3.2)$$

bunda L – doimiy, yoki chiziqli, koeffitsiyent.

(3.3.2) munosabatning chiziqligini, Om qonuni tasdiqlashi mumkin. Bunda elektr oqimi I ni qiymati harakatlantiruvchi kuch – potentsiallar farqi U ga proporsional, $L = 1/R$ – chiziqli koeffitsient esa $I = U/R$ ga proporsional.

Analogik munosabat oddiy modda diffuziyasida yoki membranadan issiqlikning o'tkazilishida, membrananing har ikkala tomonda jarayon tezligi va muvofiq parametrning gradiyenti orasidagi jarayonlarda o'rinli bo'lishi mumkin:

$$\begin{aligned} dc/dt &\sim \text{grad } c \text{ (Fika qonuni);} \\ dQ/dt &\sim \text{grad } T \text{ (Fure qonuni),} \end{aligned}$$

bu yerda c – konsentratsiya, Q – issiqlik miqdori, T – harorat.

Muvozanatga yaqin kimyoviy jarayonlarda to'g'ri va teskari reaksiya tezliklari taxminan bir xil, quyidagi ifoda ham o'rinli hisoblanadi

$$v = LA, \quad (3.3.3)$$

bu yerda, v – jarayon tezliklarini yig'indisi, to'g'ri va teskari reaksiyalar tezliklarini farqiga teng.

Eng e'tiborga loyiq holat — bu, qachonki sistemada bir vaqtning o'zida bir necha jarayon yuz beradi, bunda har bir jarayon o'z harakatlantiruvchi kuchi va tezligi bilan xarakterlanadi. Bunday jarayonlar bir-biri bilan shunday o'zaro ta'sirda bo'ladiki, har bir jarayonning borish tezligi boshqa jarayonlarni harakatlantiruvchi kuchiga bog'liq bo'lib qoladi, ya'ni har bir oqim nafaqat "o'z kuchiga" bog'liq, balki boshqa barcha kuchlarga ham bog'liq bo'ladi.

Ikkita o'zaro ta'sir qiluvchi jarayonlar (J_1, X_1) va (J_2, X_2) uchun bunday munosabatni quyidagicha ifodalash mumkin:

$$\begin{aligned} J_1 &= L_{11}X_1 + L_{12}X_2; \\ J_2 &= L_{21}X_1 + L_{22}X_2, \end{aligned} \quad (3.3.4)$$

bu yerda, L_{12} , L_{21} koeffitsiyentlar bo'lishi mumkin bo'lgan ikki oqimning o'zaro bog'liqlikni xarakterlaydi va Onzagerni o'zaro bog'liqlik koeffitsiyenti deyiladi. ..

(3.3.4) tipidagi munosabat o'rinli hisoblanadi, misol uchun, bir vaqtning o'zida modda diffuziyasi va issiqlikning ko'chirilishi yoki elektr toki oqimi va ionlarni diffuziyasi.

O‘zaro bog‘liqlik koeffitsiyenti L_{12} va L_{21} har xil belgili bo‘lishidan qat’i nazar ular orasida quyidagi muhim munosabat mavjud:

$$L_{12} = L_{21} \quad (3.3.5)$$

Onzagerning o‘zaro bog‘liqlik munosabati shuni ko‘rsatadiki, agar 1-qaytmas jarayon oqimi L_{12} koeffitsiyent vositasida 2-qaytmas jarayon X_2 bilan o‘xshashlik ta’sirini sezsa, unda 2-jarayon oqimi ham xuddi shunday X_1 bilan o‘xshashlik ta’sirini $L_{21} = L_{12}$ sezadi.

Ikkinchi jarayon hodisasida entropiyaning hosil bo‘lish tezligi ko‘rinishi quyidagicha bo‘ladi:

$$\begin{aligned} B = T \frac{d_i S}{dt} &= J_1 X_1 + J_2 X_2 = (L_{11} X_1 + L_{12} X_2) X_1 + (L_{21} X_1 + \\ &L_{22} X_2) X_2 = L_{11} X_1^2 + (L_{12} + L_{21}) X_1 X_2 + L_{22} X_2^2 = L_{12} X_1^2 + \\ &2L_{12} X_1 X_2 + L_{22} X_2^2 > 0. \end{aligned} \quad (3.3.6)$$

Umumiy holda olganda, qachonki sistemada k jarayon yuz beradi β quyidagi ko‘rinishni qabul qiladi:

$$B = T \frac{d_i S}{dt} = \sum_k J_k X_k > 0, \quad (3.3.7)$$

bu yerda $J_k = \sum_j L_{kj} X_j, L_{kj} = L_{jk}$ holda keldib chiqadi

$$B = T \frac{d_i S}{dt} = \sum_k \sum_j L_{kj} X_j X_k. \quad (3.3.8)$$

(3.3.8) ifodada kuchlar shunday tanlanib olinadiki, chap va o‘ng qismlar birliklari (o‘lchami) $[Dj \cdot s^{-1}]$ bir xil bo‘lsin.

Onzager munosabatlari (3.3.4), (3.3.5) qaytmas termodinamik jarayonlarda muhim rol o‘ynaydi va biologik sistemalarning tahlili to‘g‘ridan to‘g‘ri foydalaniladi. Bu munosabatlarni ishlatib, L_{jk} koeffitsiyent qiymatini aniqlagan holda, hujayrada bir vaqtning o‘zida yuz beradigan jarayonlar orasidagi miqdoriy bog‘liqlikni aniqlash mumkin.

Misol uchun, faraz qilamiz membranadan J_1 suv va unda erigan biror bir J_2 modda oqimi o‘tyapti. J_1 suv oqimini harakatlanuvchi kuchi, odatda bo‘lishi mumkin, fazalar orasidagi bosim farqi $X_1 = \Delta p$, J_2 eritmaga nisbatan eritma oqimini harakatga keltiruvchi kuchi bu membrananing har ikkala tomonidagi osmotik bosim farqlari $X_2 = \Delta p_s$.

(3.3.4), (3.3.5) ifodalarga muvofiq har qaysi suv va modda eritmasi oqimlari Δp va Δp_s kuchlardan bog‘liq, deb hisoblaymiz. Unda

$$J_1 = L_{11} X_1 + L_{12} X_2 = L_{11} \Delta p + L_{12} \Delta p_s;$$

$$J_2 = L_{21}X_1 + L_{22}X_2 = L_{21}\Delta p + L_{22}\Delta p_s. \quad (3.3.9)$$

(3.3.9) formuladan ko‘rinib turibdiki, suvni J_1 oqimini nafaqat gidrostatistik bosim ($X_1 = \Delta p$) farqining bir qiymatli funksiyasiga, balki boshqa modda oqimiga ham bog‘liq. (3.3.9) formuladan foydalanish bunday jarayonlarni o‘zaro bog‘liqligini tushinishga yordam beradi va membranalarni tanlash koeffitsiyentini kiritishni imkonini yaratdi

$$y = -L_{21}/L_{11}, \quad (3.3.10)$$

qaysiki ma’lum bir modda uchun membranani o‘tkazuvchanlik darajasini ko‘rsatadi.

(3.3.10) ifodadagi y kattalik bir vaqtning o‘zida modda eritmasini o‘tkazuvchanlik mexanizmiga ham ishora qiladi. Demak, agar $y \rightarrow 0$, unda $L_{11} \neq 0$ shartda $L_{21} \rightarrow 0$. Bundan kelib chiqadiki, membranadan moddaning qo‘pol o‘tkazuvchanligi suv harakatiga bog‘liq emas. Agar $y = 1$ $L_{11} = -L_{21}$, bu holat membranalarning yarim o‘tkazuvchanligida modda va suv oqimlarining o‘zaro bog‘liqligidan darak beradi. Eksperemental yo‘l orqali suv oqimi kattaligini aniqlab va gidrostatistik bosim bo‘lmaganda ($\Delta p = 0$) y koeffitsiyent qiymatini faqat osmotik bosim farqi $\Delta p_s \neq 0$ ta’siri asosida aniqlash mumkin. Xuddi shunday modda va elektrik zaryadlangan zarrachalar transportini qarab chiqish mumkin.

3.4. Statsionar holatlarning turg‘unligi va unga erishish termodinamik mezonlari

Statsionar holatda oraliq mahsulot konsentratsiyalari vaqt o‘tishi bilan o‘zgarmasdan qolishi, har xil kimyoviy jarayonlar tezliklari orasidagi ma’lum bir munosabatlaridagina sodir bo‘lishi mumkin, qaysiki oraliq birikmalarning hosil bo‘lishi va parchalanishi uchun javob berishadi. Ochiq sistemalarda entropiya o‘zgarishlarni yig‘indisi statsionar holatda nolga teng: $dS = d_s S + d_i S = 0$. Ammo bu ifodadagi $d_s S$ va $d_i S$ hadlar muvofiq ravishda noldan farqli holatda sistemaning tashqi muhit bilan almashinish jarayonlarida va ichki qaytmas jarayonlardagi entropiyaning o‘zgarishini akslantiradi. Savol tug‘iladi: qanday qilib ochiq sistemadagi o‘z-o‘zidan yuz beradigan qaytmas jarayonlar hisobidan entropiyaning o‘zgarishi unda o‘rnatilgan statsionar muvozanatsiz holatga bog‘liq? Boshqacha qilib aytganda, $d_i S/dt$

ifodani vaqtga nisbatan o'zgarish xarakteriga ko'ra ochiq sistemada statsionar holat o'rnatilgan deb oldindan aytish mumkinmi? Masalaning bunday qo'yilishiga ko'ra bu muammo klassik termodinamikadagi o'z-o'zidan yuz beradigan qaytmas jarayonlarning yo'nalishini undagi entropiya o'zgarishlar xarakteriga qarab aytish muammosiga o'xshaydi. Oxirgi hodisada qaytmas o'zgarishlar hamma vaqt entropiyani ko'payishi yo'nalishida boradi, bunda o'zini maksimum qiymatini oxirgi muvozanat holatda qabul qiladi ($dS \geq 0$).

Boshqa muhim savol-bu sistemaning tashqi qo'zg'atuvchilarga va undagi o'z-o'zidan yuz beradigan fluktatsiyalarga (keskin o'zgarishlar, misol uchun portlash yoki nolga tushib qolish va hokazo) nisbatan muvozanatsiz statsionar holatlarning turg'unligi va bu xususiyatlarning entropiyaning hosil bo'lish kattaligini o'zgarishiga bog'liq ravishda o'rganish hisoblanadi.

Prigojin teoremasi. Ochiq sistemani qarab chiqamiz, qayerda qaytmas jarayonlar oqimi (termodinamik muvozanat holat yaqinida, chiziqli munosabat tezliklar qiymatlari orasidagi, o'xshashlik va Onzager o'zaro bog'liqligi (3.3.4); (3.3.5)) mavjud deb hisoblashadi, (3.3.8) ga muvofiq yozish mumkin:

$$\beta = J_1 X_1 + J_2 X_2 > 0, \quad (3.4.1)$$

bunda hodisa tenglamasi quyidagicha yoziladi

$$\begin{aligned} J_1 &= L_{11}X_1 + L_{12}X_2; \\ J_2 &= L_{21}X_1 + L_{22}X_2. \end{aligned} \quad (3.4.2)$$

Faraz qilamiz, statsionar holatda $\bar{J}_1 = 0$. Kimyoviy reksiya holatida, ya'ni oraliq modda konsentratsiyasining o'zgarishi yuz bermaganda, statsionar holat - $dc_k/dt = 0$ o'rnatiladi. Membranalarda issiqlik o'tkazuvchanlik va moddalar diffuziyasi jarayonlari uchun $\bar{J}_1 = 0$ tenglik o'zgarmas statsionar tezliklarga muvofiq keladi, bunda membrana orqali vaqt birligida o'tkaziladigan modda va issiqlik miqdori doimiy. Entropiyani hosil bo'lish tezligi qiymatini (3.3.6) ifoda bilan yoziladi va quyidagi ko'rinishga ega bo'ladi:

$$Td_iS/dt = \beta(X_1, X_2) = L_{11}X_1^2 + 2L_{12}X_1X_2 + L_{22}X_2^2. \quad (3.4.3)$$

Bizni β ni X_1 ga bog'liqlik xarakteri qiziqtiradi, chunki taxminga ko'ra X_1 kattalik bunday o'zgarishlarga uchraydi, bora-bora statsionar holatni o'rnatishga olib keladi - $\bar{J}_1 = 0$. (3.4.3) dan xususiy hosila $\partial\beta/\partial X_1$ olamiz X_2 ni o'zgarmas deb va quyidagini hosil qilamiz

$$\frac{\partial \beta}{\partial X_1} = 2(L_{11}X_1 + L_{12}X_2) = 2J_1. \quad (3.4.4)$$

Ko‘rinib turibdki, quyidagi shartlar

$$\bar{J}_1 = 0 \text{ va } (\partial \beta / \partial X_1)_{X_2 = \text{const}} = 0 \quad (3.4.5)$$

chiziqli termodinamika sohasida ekvivalent, ya’ni bunda (3.3.4), (3.3.5) chiziqli munosabatlar ma’nosiga ega. $\partial \beta / \partial X_1 = 0$ tenglama $B(X_1, X_2)$ funksiyaning ekstrimumining mavjudligini aniqlaydi. Erkin o‘zgaruvchi $X_1 \geq 0$ hamma o‘zgarish sohalarida β kattalikni musbat kvadratik ifodalanishi muhim bo‘lganligi uchun unda $\partial \beta / \partial X_1 = 0$ minimum sharti hisoblanadi.

Analogik, xuddi shu yo‘l orqali boshqa oqim uchun ham statsionar holat shartini qo‘lga kiritish mumkin:

$$\bar{J}_2 = 0; (\partial \beta / \partial X_2)_{X_1 = \text{const}} = 0. \quad (3.4.6)$$

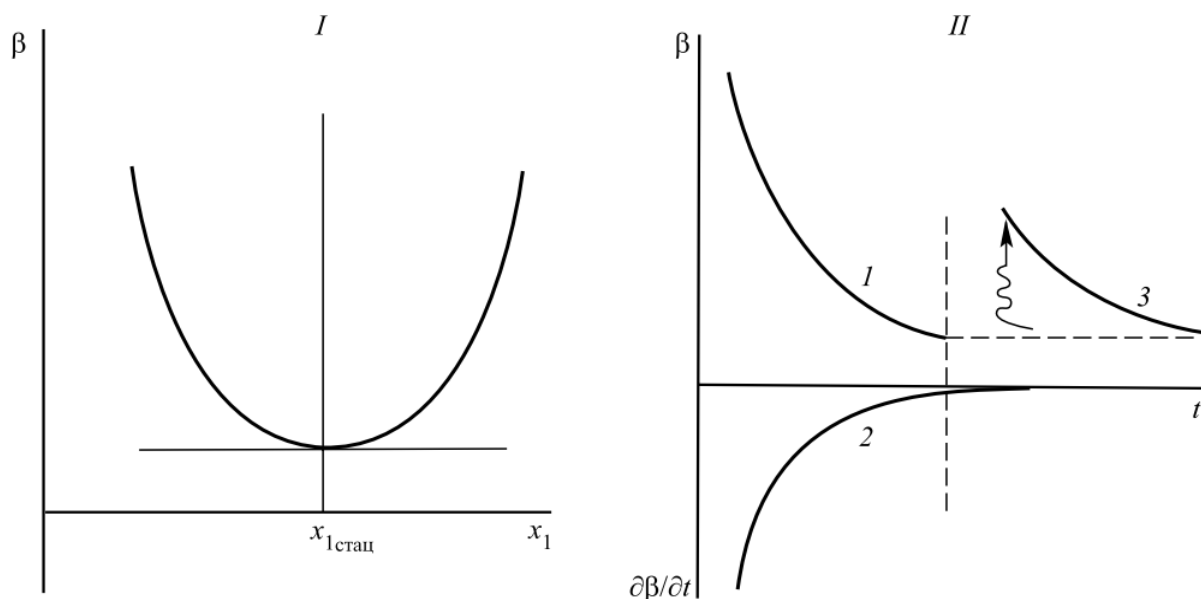
Agar sistemada bir-biri bilan Onzager tenglamasi orqali bog‘langan bir necha jarayonlar oqsa, unda (3.4.6) xulosa umumiy holat uchun ham o‘rinli hisoblanadi. Muvozanat holati atrofida yaqin bo‘lgan ochiq sistemalarda qaytmas jarayonlar termodinamikasi analizidan kelib chiqadigan (3.4.5) va (3.4.6) formulalar quyidagi muhim natijani ifodalashi mumkin.

Termodinamik muvozanatga yaqin statsionar holatda, qisman muvozanatli ochiq sistemada, o‘zgarmas atrof-muhit sharoitida, sistemada, ichki qaytmas jarayonlar hisobidan entropiyaning o‘shish tezligini qiymati noldan farqli o‘zgarmas musbat qiymatga ega bo‘ladi.

Entropiyaning minimal o‘shish prinsipi yoki Prigojin teoremasi, ochiq sistemlarda o‘z-o‘zidan yuz beradigan jarayonlar o‘zgarishining umumiy yo‘nalishini sonli mezoni, boshqa so‘zlar bilan aytganda, sistema evolutsiyasining mezoni hisoblanadi. Agar hamma jarayonlar muvozanat holat yaqinida oqsa, unda har sekundagi entropiyaning o‘shish qiymatining o‘zgarishi asosida sistemani oxirgi statsionar holatiga o‘tishini aytish mumkin.

Aslida muvozanat yaqinida β kattalik monoton kamayadi, $d\beta < 0$ yoki $\partial \beta / \partial t < 0$, (3.4.7)

oz-oz kamayib borib oxirgi statsionar holatiga yaqinlashishi bilan o‘zining doimiy musbat minimal qiymatiga erishadi. Bu degani (3.4.7) muvozanat yaqinidagi statsionar holatda ifoda sistema evolutsiyasining mezoni hisoblanadi.



3.1- rasm. Statsionar nuqta atrofida entropiyaning hosil bo‘lishi.

I - $\mathbf{B} = T d_i S / dt$ kattalikning statsionar nuqta x_1 atrofidagi harakatlanuvchi kuchlardan bog‘liqligi; II – β (1,3) va $\partial \mathbf{B} / \partial t$ (2) vaqtdan bog‘liq kattaliklarni muvozanat yaqini atrofida statsionar holatga yaqinlashuvi (vertikal punktir chizig‘i sistemaning statsionar holatga o‘tish momentiga to‘g‘ri keladi).

3.1- rasmda chiqarilgan xulosalarning grafik shaklda tasvirlanishi. (3.4.7) tengsizlik bir vaqtni o‘zida statsionar holatlarning turg‘unligi haqida xulosa chiqarishga olib keladi. Agar sistema statsionar holatda bo‘lsa, unda u o‘z-o‘zidan bu holatdan ichki qaytmas jarayonlar hisobidan chiqqa olmaydi. Agar fluktatsiya natijasida sistema statsionar holatdan sezilmas chetlashsa, unda (3.4.7) sharti natijasida sistema ichida shunday ichki o‘zgarishlar yuz beradiki, sistema yana o‘zining avvalgi statsionar holatiga qaytadi. Shundan ko‘rinadiki, bunday holat turg‘un holat hisoblanadi, unchalik sezilmas jarayonlarda Le-Shatele prinsipining namoyon bo‘lishi bilan analogik hisoblanadi. Aniqrog‘i, statsionar holatning turg‘unlik sharti quyidagicha bo‘ladi

$$d\beta > 0. \quad (3.4.8)$$

Tengsizlikning musbat alomati shundan dalolat beradiki, statsionar holatdan har qanday og‘ish entropiyaning hosil bo‘lish tezligining oshishiga olib keladi.

Biologik qo‘llanishi. Yuqorida yoritilgan keng rivojlangan qaytmas jarayonlar termodinamika nazariyasi asosida har xil biologik sistemalarning analiziga bag‘ishlangan juda ko‘pgina ishlar mavjud. Asosan ular tirik sistemalarning umumiy xususiyatlarini, ya‘ni o‘rish,

rivojlanish, tashqi muhitga moslanish yoki hujayra metabolizmi alohida konkret jarayonlari tadqiqotiga bag'ishlangan.

Avvalgi guruh ilmiy ishlar orasida hammadan oldin alohida aytib o'tishga loyig'i I.R.Prigojin va Dj.M.Viam (1946-1947) taklif qilgan o'sishni umumiy termodinamik nazariyasini yaratishga urinishlarini (Рубин А.Б., 1987).

Bu nazariyaga ko'ra organizmlarning rivojlanishi va o'sishi o'z-o'zidan uzluksiz oxirgi statsionar holatga erishish yo'nalishida yuz beradi . Bunday jarayon entropiyaning hosil bo'lish tezligining kamayishi (statsionar holatdagi minimal qiymatigacha) hamrohligida yuz beradi, obyektning massa birligiga nisbatan. Bunda entropiyaning hosil bo'lish tezligi minimal va doimiy bo'lib qolishi shart.

(3.2.2) dan kelib chiqib aytish mumkinki, ba'zi hollarda issiqlik oqimining ajralishi asosida entropiyaning hosil bo'lish tezligi haqida fikr yuritish mumkin. Xuddi shu hol organizmning solishtirma issiqlik mahsuldorligini o'lchashi asosida yotadi.

Shunday qilib, mavjud eksperimental berilganlar Prigojin-Viam nazariyasiga zid emas. Ammo yuqorida yoritilgan har xil biologik jarayonlarda solishtirma issiqlik mahsuldorligi o'z-o'zidan o'zgarib turishi zarur. Biroq sistemaning chiziqli termodinamik holatda bo'lishining bu yetarli sharti hisoblanmaydi. Bunday ma'lumotlar Prigojin-Viam nazariyasidan kelib chiqadigan oldindan ayta olish haqiqatini to'g'riligini tasdiqlay olmaydi. Balkim bunday sohalarda termodinamik qaytmas jarayonlar nazariyasining qat'iy qo'llanishi uchun harakatlantiruvchi kuchlar tabiatini aniqlanishi, ular orasida proporsional munosabatlar, o'sish tezliklari va organizmning rivojlanishi mavjudligini isbotlashi zarurdir.

Bobga doir sinov savollari:

1. Qanday sistemalarga muvozanatga yaqin sistemalar deyiladi?
2. Entropiya tushunchasini tushuntiring.
3. Termodinamikaning birinchi qonunini tushuntiring?
4. Termodinamikaning ikkinchi qonunini tushuntiring?
5. Ochiq sistemalarda termodinamikaning ikkinchi qonunini mohiyati nimadan iborat?
6. Onzager munosabati nimadan iborat?
7. Prigojin teoremasining mohiyati nimadan iborat?

4 BOB. MUVOZANATDAN UZOQ SISTEMALAR TERMODINAMIKASI (chiziqsiz termodinamika)

4.1. Turg'un statsionar holatlarning umumiy mezonlari

Masalaning qo'yilishi. Bundan oldingi bo'limlarda ochiq sistemalarda entropiyaning hosil bo'lish tezligini hisoblash usullarini ko'rib chiqdik va ularning biologik obyektlar xususiyatlarini o'rganishga, qo'llashga urindik. Bunday holat termodinamik muvozanatdan uzoqda joylashgan biologik sistemalarning xususiyatlarini analiz qilishda qaytmas jarayonlar termodinamika sohasining qo'llanishini jiddiy qisqartiradi.

Shunday sistemalar borki, ularni o'rganishda statistik qonunlar o'rinli hisoblanadi. Boshqa bir guruh sistemalar mavjudki, ular uchun kinetik qonunlar ancha qulay hisoblanadi. Biologik sistemalar ana shunday guruh sistemalardan hisoblanadi.

Muvozanatsiz kinetik sistemalar kimyoviy mashinaga xos qurilgan, ular uchun entropiya tushunchasi muvozanatli sistemalarga nisbatan farqli, ularning tabiatini vaqtga nisbatan ayta olishda hal qiluvchi rol o'ynamaydi.

Muvozanatsiz sistemalarning trayektoriyasi ko'rinishini boshlang'ich tenglamalarni tahlilidan, xuddi shunday maxsus statsionar nuqtalarning xarakteridan kelib chiqib aniqlash mumkin.

Keng tarqalgan termodinamik g'oyalarni muvozanatsiz termodinamik sistemalarni analizida qo'llash quyidagi asosiy muammolarni hal qilish bilan bog'liq: 1) kinetik parametrlarni javob reaksiyasi sistemasini bilgan holda termodinamik tushunchalardan kelib chiqib, statsionar holatni xarakterlay ola bilish; 2) turg'unligini yoki unchalik katta bo'lmagan qo'zg'alishlarda o'z-o'zidan boshqa statsionar holatga o'tishini va 3) statsionar tebranma holat shartlarini topish mumkinmi?

Chiziqsiz termodinamika ochiq sistemalar uchun juda muhim bo'lib, sistemani muvozanatli statsionar holatdan uzoq termodinamik xarakteristikalariga bog'liq bo'lgan savollarga javob berishga mo'ljallangan.

Turg'unlik mezonlari. Muvozanatdan uzoqdagi statsionar holatlar turg'unligini termodinamik mezonlarini aniqlash haqida fikr yuritishni

asosiy ma'nosi shundan iboratki, sistemaning turg'un statsionar holatdan chetlanishida unda shunday kuchlar paydo bo'ladiki, ular sistemani boshlang'ich vaziyatiga qaytaradilar. Faraz qilamizki, turg'un statsionar holatda tezliklar va kimyoviy o'xshashlik qiymatlari teng bo'lsin

$$v = \bar{v}; \quad A = \bar{A}. \quad (4.1.1)$$

Unchalik katta bo'lmagan qo'zg'alishdagi v va A qiymatlar teng bo'lib qoladi

$$v^* = \bar{v} + \delta v; \quad A^* = \bar{A} + \delta A, \quad (4.1.2)$$

bunda v^*, A^* – qo'zg'algan holat qiymatlari; $\delta v, \delta A$ – statsionar nuqtadan og'ish kattaligi v va A o'zgaruvchilar bo'yicha.

Tahlillar shuni ko'rsatadiki, agar boshlang'ich statsionar holat turg'un bo'lsa, unda δv va δA kattaliklarning ko'paytmasi musbat bo'lishi shart. Bu quyidagicha belgilanadi:

$$\beta[\delta S] = \delta v \delta A > 0. \quad (4.1.3)$$

$\beta[\delta S]$ kattalik qo'zg'algan holatdagi keragidan ortiqcha hosil bo'lgan entropiyani kattaligi hisoblanadi. Bunday kattalikning musbat xarakteri shundan dalolat beradiki, sistema qo'zg'algan holatidan o'z-o'zidan avvalgi turg'un statsionar holatiga qaytadi.

(4.1.3) mezoni buzilishi shundan dalolat beradiki, boshlang'ich holat turg'unmas bo'lgan. Shuning uchun undan og'ishganda orqaga qaytib kelmaydi. Boshqacha qilib aytganda, agar ortiqcha hosil bo'lgan entropiyani kattaligi manfiy bo'lsa

$$\beta[\delta S] = \delta v \delta A < 0, \quad (4.1.4)$$

unda statsionar holatda paydo bo'lgan fluktusiya (tasodifiy chetlanish) sistemani undan uzoqqa "ergashtirib" ketadi, qaysiki turg'unmas xarakterga ega ekanligini anglatadi.

Evolutsiya mezoni. Agar sistema muvozanatdan uzoqda joylashgan bo'lganda, sistemaning statsionar holatga yo'naltiradigan mezonlarni umumiy holda hech qanday miqdoriy ifodalashning iloji bo'lmaydi (evolutsiyaning ma'nosi ham shunda).

Oldingi mulohazalarimizda ko'rsatganimizdek, chiziqli termodinamika sohasida entropiyaning hosil bo'lish tezligi monoton kamayishini ichki qaytmas jarayonlardagi (qaralsin 3.4.7) $d\beta \leq 0$ sharti sistemaning statsionar nuqtaga qarab intilishini bildiradi.

Evolutsiyaning yo'nalishi bu yerda potensial β funksiyaning o'zgarish xarakteri bilan aniqlanadi (ikkinchi qonundagidek). Fazoviy

tekislik nuqtasidagi β funksiyani qiymati boshlang'ich berilganlardan va ko'chish yo'llariga bog'liq emas. Bu degani, sistemaning oxirgi statsionar holatga o'tishi ekvipotensial yuzalarga normal trayektoriyalar bo'ylab harakatiga ekvivalent hisoblanadi.

$$\beta(X_1, X_2, \dots, X_n) = \text{const.}$$

To'la differensial $d\beta = d(\sum_k J_k X_k)$ quyidagi ko'rinishga ega bo'ladi

$$d\beta = d_X\beta + d_J\beta, \quad (4.1.5)$$

bunda qo'shuvchilar

$$d_X\beta = \sum_k J_k X_k; \quad (4.1.6)$$

$$d_J\beta = \sum_k X_k dJ_k, \quad (4.1.7)$$

muvofig ravishda kuch va oqimni o'zgarishlari orqali o'zaro bog'liqdir. Qachonki sistema muvozanatga yaqin joylashgan bo'lsa, unda (3.3.4) va (3.3.5) $\frac{1}{2}d\beta = d_X\beta = d_J\beta$, ya'ni har bir tarkibiy qism ham xuddi shunday to'liq differensialdan iborat. Bu degani $2d_X\beta = d\beta$ kattalikni vaqt biriligi ichida sistemani boshqa bir holatga o'tishidagi elementar ish ma'nosida qarash mumkin. Biroq muvozanatdan uzoqda, Onzager munosabatlari bajarilmaydi. $d_X\beta$ to'liq differensial hisoblanmaydi va bu kattalik qiymatining o'zgarishi o'tish yo'liga bog'liq bo'lib qoladi hamda sistema evolutsiyasining bir qiymatli mezon bo'lib xizmat qilolmaydi. Shunday bo'lsa-da, muvozanatdan uzoqda $d_X\beta$ ni o'zgarishining umumiy xarakteri bu kattalikning kamayishidan iborat bo'ladi. U quyidagicha yozilishi mumkin:

$$d_X\beta \leq 0, \quad (4.1.8)$$

bunda tenglik sharti statsionar holatga erilishganligini bildiradi, undan keyin hech qanday o'zgarishlar yuz bermaydi ($d_X\beta_{stas} = 0$).

Agar $d_X\beta$ ikkitadan ortiq bo'lmagan o'zgaruvchilarga (A_1, A_2) bog'liq bo'lsa, unda integral ko'paytma λ kiritish mumkin, bu o'z navbatida $Td_X\beta$ ni A_1, A_2 o'zgaruvchilarni to'liq differensialga $dD(A_1, A_2)$ aylantiradi:

$$dD = Td_X\beta.$$

Kimyoviy jarayonlar hodisasida muvofiq ifodalash dD bo'yicha quyidagi ko'rinishni oladi:

$$dD = vdA = Td_X\beta \leq 0, \quad (4.1.9)$$

$D = D(A)$, $v(A) = dD/dA$, A –kimyoviy yaqinlik.

(4.1.9) ifoda shuni bildiradiki, $D(A)$ bu potensial funksiya bo‘lib qiymati hamma vaqt kamayadi: $dD/dt \leq 0$, statsionar holatda

$$\bar{v}(A) = \frac{dD}{dA} = 0.$$

Shubhasiz, turg‘un statsionar holatda D minimal, ya‘ni $d^2D/dA^2 > 0$.

Funksiya $D(A)$ kinetik potensial deb ataladi yoki tezliklar potentsiali ham deyish mumkin. Muvozanat yaqinida (4.1.9) ifoda (3.4.7) ifoda bilan mos tushadi, D esa entropiyaning hosil bo‘lish tezligi β bilan mos keladi. Ko‘rinib turibdiki, evolutsion mezon (4.1.8) ni faqat bitta, ikkita o‘zgaruvchi (v_1, A_1, v_2, A_2) bo‘lgandagina muvozanatdan uzoqda qo‘llash mumkin. Bundan tashqari, xuddi shunday muvozanatga yaqinida ham, davriy hodisalarni statsionar nuqtaga yaqinida tasvirlash mumkin emas. Jumladan (4.1.9) ifoda tebranma jarayonlarni, chegaraviy sikllarni, “markaz” tipidagi nuqtalarni va sistemani “foks” tipidagi nuqta yaqinida harakatini tasvirlay olmaydi.

4.2. Entropiya, informatsiya va biologik tartiblanish

Oldingi va shu bobda qaytmas jarayonlar fenomenologik termodinamikasining asosiy qonun- qoidalari kerakli darajada yoritildi, asosan, kimyoviy reaksiyalar yoki ochiq sistemalarning shunga o‘xshash o‘zgarishlarining analiziga bag‘ishlangan holda. Aytib o‘tish muhimki, bunday usulni alohida metabolistik jarayonlarning analizi uchun emas, balki bir butun biologik sistemalarning umumiy xossalarini o‘rganishga yo‘naltirish prinsipial qiyinchiliklarga duch keltiradi.

Biroq mavjud biologik sistemalarning differensial tenglamalar asosida yaratilgan matematik modellari hujayra metabolizmining ayrim tomonlarini yoritishi mumkin. Ammo muhim biologik jarayonlar ko‘payish, rivojlanish, tashqi ta’sirlarga moslashish, evolutsiya asosida yotgan hamma murakkab reaksiyalar to‘plamini akslantira olmaydi.

Yuqorida statsionar holat turg‘unligi mezonlari qarab chiqildi, sistemaning unchalik katta bo‘lmagan qo‘zg‘alishlaridagi musbat xarakterli ortiqcha entropiya mahsuloti kattaligi ko‘rinishida

$$\beta[\delta S] = \delta v \delta A > 0.$$

Bunday kattalikni manfiy xarakteri statsionar (maxsus) nuqtani turg‘unmasligidan dalolat beradi. Muvozanatga yaqin holatda turg‘unlik

mezoni $\beta[\delta S] > 0$ entropiyaning minimal ishlab chiqish teoremasi bilan mos keladi. Ochiq sistemalar evolutsiyasining termodinamik mezonlari masalasiga kelganda, bugungi kunda bu faqat muvozanatga yaqin holatlar uchun yechimga ega. Bu sohada entropiyaning ishlab chiqish tezligini monoton kamayish mezoni $d\beta/dt < 0$ sistemaning turg'un statsionar holatga yaqinlashish mezoni bo'lib xizmat qiladi.

Bu sohada mezonlar yoki biologik sistemalarning optimal ishlab turishini ularning ichki tuzilishi va hayot faoliyatini tushunishga asoslangan yangi yo'nalishni aniqlash zaruriyati – biofizikaning muhim muammosi hisoblanadi. Ana shunday urinishlardan biri— bu metabolistik jarayonlarning optimal o'z-o'zidan sozlanishi, undagi borayotgan biokimyoviy jarayonlarni berilgan sharoitda maksimal mumkin bo'lgan, energetik nuqtayi nazardan o'zaro bir-biriga ulanib borishi - minimum energiya sarflanish prinsipiga bog'liqligi hisoblanadi. Bu metabolistik jarayonlarning ma'lum ma'noda o'zaro muvofiqligi hisobidan erkin energiyaning kamayish tezligini (dF/dt) minimal qiymatida ifodalanishini bildiradi, nainki Prigojin teoremasiga ko'ra entropiyaning ishlab chiqish tezligini kamayishi hisobidan. Boshqa so'zlar bilan aytganda, taxmin qilish mumkin, evolutsiya jarayonida shunday biologik sistemalar tanlanadiki, ularda metabolistik jarayonlarning borishi berilgan sharoitda sistemani mumkin bo'lgan maksimum erkin energiya (F) qiymati bilan ta'minlay ola bilishi mumkin bo'lsin. Biroq bu xildagi xulosa, umuman olganda, bugungi kunda o'zi isbotini topgani yo'q.

Turg'unlik muammosi. Yuqorida ko'rsatib o'tilgan biologik tuzilishning o'ziga xos xususiyatlari termodinamikaning biologik jarayonlarini tushuntirishda foydalanishi ancha qiyinchiliklarni tug'diradi va turg'unlik tushunchasining o'zini biologik sistemalarga qo'llash bir qancha murakkabliklarga bog'liq ekanligiga ishora qiladi. Bu muammolarning yechimi ushbu darslik chegarasidan tashqarida yotadi.

Turg'unmaslik darajalari, mumkin bo'lgan har xil holatlarning sonini aniqlaydi, qaysiki berilgan makroskopik holatni amalga oshirishi mumkin. Aynan ana shunday mikroholatlar soni yoki statistik og'irlik (W) bilan sistema entropiyasi bog'liq. Bolsman formulasiga binoan entropiya xuddi statistik og'irlikning logarifmi singari aniqlanadi:

$$S = k_B \ln W \quad (4.2.1)$$

bu yerda k_B - Bolsman doimiysi ($k_B = 1.38 \cdot 10^{-16} \text{ erg} \cdot \text{grad}^{-1}$ va $3,31 \cdot 10^{-24}$ entropiya birligi ($1 \text{ e. b.} = 1 \text{ kal} \cdot \text{grad}^{-1} = 4.2 \text{ Dj/K}$) yoki $1.36 \cdot 10^{-23} \text{ Dj/K}$).

To'la turg'un sistemalarda faqat yagona dinamik yechim amalga oshadi. Shuning uchun ham sistemaning makroholatini amalga oshiradigan usullar yoki mikroholatlar soni birga teng ($W=1$), demak, entropiya nolga teng bo'ladi. Bundan kelib chiqadiki, har qanday yagona natija noaniqliklardan xoli, aniqlik 99.99%. Aniqlik va noaniqlik – informatsiyaning mavjudlik darajasi bilan aniqlanadi. Real sistemalarda entropiya turg'unmas erkinlik darajasini xarakterlaydi. Aynan shunday sistemalar bu tushuncha taalluqlidir. Shuning uchun real sistemalarning turg'unmas erkin darajalarga nisbatan termodinamik muvozanati haqida gap yuritiladi. Bunday mulohaza yuritganda biologik informatsiya haqida fikr yuritish mantiqan to'g'ri.

Entropiya va biologik informatsiyaning bog'liqligi. Bu bog'liqlik informatsiya va noaniqlik orasidagi bog'liqlikdir. Biz qanchalik ko'p informatsiyaga ega bo'lsak, shunchalik noaniqlik kamayadi. Bunday holatda noaniqlik qancha ko'p bo'lsa, qo'lga kiritilgan informatsiya shunchalik ko'p bo'ladi. Faraz qilamiz, biror bir sistemalarda mikroholat W ga teng va bularning har birini amalga oshish ehtimoli $1/W$ ga teng bo'lsin. Bunday ma'lumotdagi informatsiya (I) ni miqdori, informatsiya nazariyasiga asosan quyidagicha aniqlanadi:

$$I = -\log_2 p = \log_2 p^{-1} = \log_2 \frac{1}{p} = \log_2 \frac{1}{\frac{1}{W}} = \log_2 W. \quad (4.2.2)$$

Informatsiya miqdorining birligi (bit) sifatida aniq ma'lumotdagi shunday informatsiya tushuniladiki, qayerda mavjud bo'lishi mumkin bo'lgan mikroholatlar $W=2$ (ehtimoli $p=1/2$), ya'ni

$$I = \log_2 2 = 1 \text{ bit}. \quad (4.2.3)$$

Bunday miqdordagi informatsiya masalan tangani chertib tashlangandagi holatda bo'lishi mumkin. Shunga o'xshash shaxmat doskasidagi 64 xonadan qaysi biri band ekanligining informatsiya miqdorini hisoblash bo'lsin:

$$I = \log_2 64 = 6 \text{ bit}.$$

(4.2.1) va (4.2.2) formulalar entropiya va informatsiyani bog‘laydi:

$$I = \log_2 W \quad \text{dan} \quad W = 2^I, \text{ buni } S = K_B \ln W \Rightarrow S = K_B \ln 2^I = K_B I \ln 2$$

$$K_B \ln 2 = 2.3 \cdot 10^{-24} \text{ Djk/K } S = 2.3 \cdot 10^{-24} I \text{ } \delta um.$$

Entropiya va informatsiya ifodalarining o‘xshashligi bu chuqur ma’noga ega va bir-biri bilan chambarchas bog‘liq tushunchalar. Taxmin qilinadiki, entropiya— bu sistemani to‘liq akslantirish uchun yetarli bo‘lmagan informatsiya miqdoridir.

(4.2.1) va (4.2.2) formulalardan kelib chiqadiki, I va S bir-biriga o‘xshash. I (bit) va S (Dj/K) ekvivalentligi ma’lum ma’noda Eynshteyn qonuni $E = mc^2$ dan kelib chiqadigan massa va energiyani ekvivalentligiga o‘xshashligi qabul qilingan.

Entropiya va informatsiya orasidagi bunday munosabat Brillyuen tomonidan aniqlangan va negeentropiya prinsipi shaklida ifodalangan. Biroq aytilganlar mikroinformatsiyalarga nisbatan ma’noga ega, ya’ni shunday informatsiyaki berilgan vaqtda faqat bitta mikroholatning amalga oshishini aniqlaydi. Mikroinformatsiyani prinsipal jihatdan “eslab qolish mumkin emas”, chunki har qanday mikroholat tezda boshqa holatga o‘tishi mikroskopik harakatlarni juda katta turg‘unmasligi (issiqlik fluktatsiyalari) hisobidan yuz beradi. Real sharoitda biologiyada, xuddi shunday texnikada ham, sistema makroinformatsiyani eslab qoladi. Bu yerda shuni ham takidlash lozimki, ya’ni makroinformatsiya fizik entropiya bilan Brillyuen munosabatlarida bog‘lanmagan.

(4.2.2) formula sodda holat uchun yozilgan, qachonki W teng ehtimolli hodisa yuz berishi mumkin. Umumiy holda boshlang‘ich N ta hodisa muvofiq ravishda $p_1, p_2, \dots, p_N$ ehtimolliklar to‘plami bilan berilgan, bunday hol uchun informatsiya miqdori teng bo‘ladi

$$I = - \sum_{j=1}^N p_j \log_2 p_j. \quad (4.2.4)$$

(4.2.1) va (4.2.4) ifodalar K.Shennon tomonidan yozilgan bo‘lib, hodisalar haqida xabar uzatishda informatsiya miqdori absolyut baholashda ishlatilgan, qaysiki oldindan ma’lum bir ehtimollik bilan yuz berishi mumkin.

Biologik informatsiya miqdori. Informatsion nazariya formulalaridan foydalanib, sistemaning tarkibiy elementi hujayra bo‘lganda organizmda qancha miqdorda informatsiya saqlanishini

baholash mumkin (L.A.Blyumenfeld, 1974). Odam organizmi $\sim 10^{13}$ ta hujayradan iborat. Faraz qilamizki, ularning hammasi noyob va ularning bir butunligini buzmasdan bir-biri bilan joyini almashib bo'lmaydi. Oldindan bunday strukturani shakllantirish usullari soni $W = 10^{13}!$ ni tashkil qiladi, uni qurishda zarur bo'lgan informatsiya miqdori

$$I = \log_2(10^{13}!) \sim 10^{13} \log_2 10^{13} \sim 4 \cdot 10^{14} \text{ bit}.$$

Tartiblashgan odam organizmini xaotik joylashgan $10^{13}!$ ta hujayra sistemasidan qurishda entropiyaning kamayishi bo'lishi mumkin:

$$\Delta S = 2.3 \cdot 10^{-24} \cdot 4 \cdot 10^{14} \sim 10^{-9} \text{ e. e. } \sim 4 \cdot 10^{-9} \text{ Dj/K}.$$

Shunday qilib, (4.2.2) ifodani formal qo'llashi ko'rsatadiki, biologik sistemalardagi tartiblanish darajasidagi informatsiya miqdori kam va shu massaga teng qattiq jismdagidan ortiq emas.

Informatsiyaning ahamiyatlighi. Yuqorida fikr yuritishimizda tiriklikning strukturaviy tuzilish xarakterini inobatga olmasdan, faqatgina elementlarning tartiblanishi sistemani qurishda yetarli deb hisoblagandik. Ammo hayotiy tuzilishini har xil darajalaridagi biologik strukturalarda informatsiyani ahamiyati har xil bo'lishi mumkin.

Biologik sistemalardagi murakkablikning oshishi sistemani tashkil qiluvchi elementlarning va ular orasidagi bog'liqliklarni har xilligi hisobidan kelib chiqadi. Agar berilgan darajadagi almashtirib bo'lmaydigan elementlarning soni oshsa, bu holatda undagi informatsiyaning ahamiyati ham oshishidan darak beradi. M.V.Volkenshteyn fikriga ko'ra, berilgan muhimlik darajasida faqat almashtirib bo'lmaydigan elementlar soni bilan bog'liq informatsiyaning keragidan ortiq emasligi ahamiyatga ega. Keragidan ortiq informatsiya – informatsiyaning takrorlanishi, qaysiki ahamiyatli informatsiyani uzatilayotganda uni shovqin orqali buzilish ehtimolini kamaytirishda rol o'ynaydi. Bu nuqtayi nazardan davriy bo'lmagan sistema ko'p miqdorda almashtirib bo'lmaydigan o'zaro bog'liqmas elementlarni o'z ichiga oladi, davriy sistemaga nisbatan.

Ma'lumotdagi informatsiyaning ahamiyati uni kerakligidan ortiq emaslik, yoki almashina olmaslik darajasidan aniqlash mumkin. Misol uchun, DNK zanjiridagi umumiy tipdagi ketma-ketlikda n ta nukleotidlardan (adenin, guanin, timin, sitozin) iborat kodlashtirilishdagi informatsiya miqdori teng bo'ladi

$$I_1 = \log_2 4^n = 2n \text{ bit.}$$

Biroq keyingi oqsil zanjiri sathi tarkibidagi informatsiya miqdori DNK sathidagidan kamaygan bo'ladi. Aslida har bir 20 ta aminokislotali qoldiq uchta nukleotidlar orqali kodlanadi, demak n ta nukleotiddan iborat sintezlangan oqsil zanjiridagi informatsiya miqdori teng bo'ladi

$$I_2 = \log_2 20^{n/3} = 1.44n \text{ bit.}$$

Shunday qilib, quyi sathdagi (DNK) boshlang'ich informatsiya miqdori juda ham yuqori sathlarda (oqsil) kamayadi. Berilgan holda bunday holatning yuz berishi triplet kodni buzilishi sharti hisobidan, qachonki bitta aminokislotali qoldiq har xil kodonlar orqali kodlanishi mumkin: kodonlarning umumiy soni $4^3 = 64$ ta, bu aminokislotalar (20) sonidan ko'p. Keyingi sathda ba'zi bir aminokislotalar boshqa yo'llar bilan almashinishi mumkin, oqsil xususiyati o'zgarmagan holda. Shu bilan birga haqiqiy almashinib bo'lmaydigan aminokislotalar soni kamayadi ($N < 20$) va informatsiya miqdori I_3 ham bu sathda muvofiq ravishda tushadi:

$$I_3 = \log_2 n^{n/3} < \log_2 20^{n/3}, \quad I_3 < I_2.$$

Shunday qilib, 600 nukleotidlardan iborat DNKdagi informatsiya miqdori $I_{DNK} = \log_2 4^{600} = 1200 \text{ bit}$, dastlabki ketma-ketligidagi sintezlangan 200 ta aminokislotalardan iborat bo'lgan oqsil tarkibidagi informatsiya miqdori (I_{Oq}) DNK nikidan kam, ya'ni $I_{Oq} = \log_2 20^{200} = 860 \text{ bit}$.

Farq $N = I_{DNK} - I_{Oq} = 340 \text{ bit}$ ortiqcha hisoblanadi va mustaqil ravishda hech qanday ahamiyatga ega emas. Shunday qilib, har qanday keyingi sathdagi zaruriy informatsiya miqdori kamaya boradi. Bundan kelib chiqadiki, juda yuqori strukturaviy sath elementlardagi saqlanayotgan informatsiya ahamiyati quyi sathdagi informatsiyaga nisbatan yana ham oshadi. Quyi 1 - sathdagi informatsiya ahamiyatini bu xildagi kamayishini keyingi sathlardagi elementlarni kamayishi bilan almashish mumkin. Shunday qilib, yuqori sathlardagi informasion xabar elementining ahamiyati quyi sathlardagiga nisbatan oshadi, ya'ni bunday elementni almashtira olmaslik darajasini o'sishidek aniqlash mumkin.

Retsepsiya (lot. qabul qilish va o'zgartirish) **va informatsiyaning vujudga kelishi.** Informasion nazariya tushunchalari asosida o'tkazilgan hisob-kitoblar yuqorida qilingan xulosalarni tasdiqlaydi, ya'ni biologiyada informatsion jarayonlarning o'ziga xos xususiyatlari

molekulyar strukturalarning informasion sig‘imini o‘lishi bilan emas, balki informatsion jarayonlarning o‘ziga xos xususiyatlari bilan aniqlanadi. Gap organizmning boshqa akseptorlar sistemasini retsepsiya, xotirada saqlash va informatsiyani uzatish jarayonlarining xarakteristikasi ustida ketyapti.

Informatsiyani qabul qilgandan keyin reseptorli sistemalarni ma’lum bir turg‘un holatga o‘tish qobiliyati informatsiyani qabul qilishni asosiy sharti hisobalanadi. Boshqa so‘zlar bilan aytilganda, informatsion sistema multistatsionar bo‘lishi shart, turg‘un statsionar holatlarning soni N sistemani informasion sig‘imi orqali aniqlanadi, ya’ni maksimal informatsiya miqdori I_{max} , qaysiki sistema akseptirlashi:

$$I_{max} = \log_2 N \quad (4.2.5)$$

(4.2.5) va (4.2.3) formulalarni prinsipial farqi shundaki, (4.2.3)-chi mikroholat W xarakteristikasi bo‘lib sistemani hamma atomlarining koordinata va impulsini lahzadagi qiymatini o‘z ichiga oladi. W bilan bog‘langan informatsiya, mikroinformatsiya I^{mic} deyiladi, ana shu informatsiya turi uchun prinsip Brillyuen – informatsiya va fizik entropiya ekvivalentligi bajariladi:

$$\bar{S}_{max} = I_{max}^{mic} = \log_2 W; \quad \bar{S} + I^{mic} = \bar{S}_{max} = I_{max}^{mic}, \quad (4.2.6)$$

Bu yerda $\bar{S} = S(k_B \ln 2)^{-1}$ – bitlarga ifodalangan entropiya. Biroq, bunday sistemada informatsiyani uzoq mudatda eslab va saqlab qolish mumkin bo‘lmasdan qoladi, chunki sistema har qanday bu xildagi mikroholatga tushishi bilan o‘sha zahoti undan chiqib ketadi, turg‘unmaslik sababdan.

Shu asosda biologiyada mikroskopik o‘lchamlarga ega bo‘lgan, qayerda normal haroratlarda issiqlik fluktatsiyalari turg‘unmas mikroskopik harakatlarni qo‘zg‘atishi mumkin bo‘lgan molekulyar sistemalarda informatsiyani eslab va xotirada saqlab qolishga erishish juda muhim hisoblanadi. Xuddi shunday retsepsiya uchun informatsiyani eslab va xotirada saqlab qolishda ma’lum bir ishning bajarilishi zarur, bu hisobdan sistema biror-bir turg‘un holatga o‘tib qoladi, bunda dissipatsiya jarayonida energiyaning bir qismi yo‘qoladi. Energiyaning sarflanishi hisobidan butun bir sistemaning entropiyasi bir hissa ko‘payadi. Shunday qilib, informatsion sistemalar dissipativ xossaga ega bo‘lishadi, shu hisobdan ajratilgan determinik erkinlik darajasiga o‘tish yuz beradi, o‘z qiymatini saqlagan holda. Xuddi shu yerda mikro

informatsiyalar (I^{mic}) makro informatsiyalarga (I^{mac}) aylanishi amalga oshadi, qaysiki sistema eslab qoladi va boshqa akseptor sistemalarga uzatadi. Real informasion sistemalarda xarakterli eslash vaqti uning konstruksiyasi, harorati va erkin energiyasiga bog'liq bo'ladi.

Shunday qilib, nukleotidlarning ma'lum bir ketma-ketligini (I^{max}) saqlab qolinishi DNK molekulasini kimyoviy turg'unligiga bog'liq. Informatsion sig'im DNK zanjiridagi hamma atomlarning tebranishini o'z ichiga oluvchi mikroholatlarni soni bilan emas, balki nukleotidlarning ma'lum bir kombinatsiyalar soni bilan aniqlanadi. Makroinformatsiyaning shakllanishi DNK molekulasining biosintezi jarayonida energiyaning sarflanishi va bajaradigan ish bilan bog'liq. Xuddi shunday, bunday informatsiyani amalga oshishi mumkin oqsil zanjirini sintezi va translyatsiyasiga energiya sarflanish shartida.

Shunday qilib, informasion sistema statistik va dinamik sistemaostilarini o'z ichiga olishi kerak. Bular bilan muvofiq ravishda bog'liq bo'lgan fizik entropiya (sistema eslab qolmagan mikroholatlar o'lchovi) va makroinformatsiya (shunday holatlar to'plamining o'lchoviki, sistema eslab qolishi zarur bo'lgan holatlar hisoblanadi).

Informatsiyaning hosil bo'lishining o'zi tasodifiy xarakterga ega. Biroq sistemada tasodifiy informatsiya hosil bo'lib eslab qolishi mumkin va shu tariqa ahamiyatga hamda ma'noga ega bo'lishi mumkin. "Tasodifiy tanlash" ni eslab qolish prinsipi biologik informatsiyani hosil bo'lish asosida yotadi. Aynan resepsiya va biopolimerlardagi informatsiyadan foydalanish real biologik jarayonlarga biologik ahamiyat bag'ishlaydi va biologik tartiblanish va shakllanishni rolini aniqlaydi. O'z navbatida organizm hayot-faoliyati uchun muhim bo'lgan informatsiyani tashqi muhitdan olishi mumkin. Bu reseptor sistemalari orqali erishiladi, muhim informatsiyani qabul qilib, muhim bo'lmaganini qabul qilmaslik.

Bobga doir sinov savollari:

1. Qanday sistemalarga muvozanatdan uzoq sistemalar deyiladi?
2. Turg'unlik mezon nimadan iborat.
3. Evolutsion mezon nimadan iborat.
4. Entropiya, informatsiya va biologik tartiblanish tushunchalarining o'zaro munosabatini tushuntiring.

II QISM. MOLEKULAR BIOFIZIKA

5 Bob. Quyi tartibli biologik sistemalar biofizikasi

Bugungi kun fan, texnika va meditsina taraqqiyoti biologiyada molekulyar darajadagi ilmiy ishlarning rivojlanishiga bevosita bog'liq. Bunga misol sifatida hozirgi kunda insoniyatni oziqa, dori-darmonga va kasalliklarni davolashga bo'lgan zaruriyatini qondirishdagi biotexnologiya, gen injenerligi va bioinformatika yo'nalishlari o'rnini keltirish mumkin. Bu yo'nalishlarning asosida molekulyar biofizik tadqiqotlar yotadi.

Hujayraviy tuzilishning strukturaviy asosini makromolekulalar, birinchi navbatda oqsillar va nuklein kislotalar tashkil etib, ular ko'p sonli atomlar va atom guruhlarini o'z ichiga olgan. Ularda issiqlik harakati, yakka bog'lar atrofida amalga oshadigan aylanma va burilma harakatlar uchun katta darajadagi molekulyar ichki erkinlikka imkon yaratadi. Shu asosda makromolekulalarning o'lchami, shakli va egilishi singari parametrlarning o'rtacha qiymatlari bilan xarakterlanadigan *makroskopik statik sistema* sifatida tasavvur etish mumkin.

Ammo makromolekuladagi atomlararo mavjud kimyoviy bog'lar, hamda uzoq va yaqindan ta'sirlanishlar, molekulada yuzaga kelishi mumkin bo'lgan konformatsiyalar sonini ma'lum darajada cheklaydi. Demak, biomakromolekula, bu – statistik va determenistik aloqadorlik va erkinlik darajalarining o'zaro ta'sirlanishlari bilan shartlangan o'ziga xos noyob strukturadir.

Ma'lumki, oddiy kimyoviy reaksiyalarda, mahsulot, reagentlarining faol ta'sirlanishlari tufayli paydo bo'lsa, biokimyoviy reaksiyalarda, mahsulot, makromolekula faoliyati davomida, uning ayrim bir sohasida yuzaga keladi. Oddiy kimyoviy reaksiyalarda reaksiya muhiti haroratning oshishi, faol molekulalar nisbiy sonini oshirish orqali reaksiya tezligining oshishiga olib kelsa, makromolekula holida, bu omil, uning tuzilishini o'zgartirish orqali, molekulyar ichki ta'sirlanishlar mexanizmiga ta'sir ko'rsatadi. Demak, bunday sistemalarda kechadigan jarayon tezligini kimyoviy reaksiyalardagidek, reagentlar konsentratsiyasi hamda reaksiyani harakatga kelturuvchi kuch kimyoviy potensial tushunchasi yordamida tavsiflab bo'lmaydi. Bunday hollarda, jarayon tezligi makromolekula kompleksi tarkibiga kirgan har bir tashkillovchida sodir bo'ladigan molekulyar ichki ta'sirlar bilan belgilanadi. Bunda fermentativ katalizni misol qilish mumkin.

Biomakromolekulalarning fizikaviy obyekt sifatida o'ziga xosligi, bir tomondan, ularda katta sondagi atomlar hamda katta darajadagi molekulyar ichki erkinlik tufali yuzaga kelishi mumkin bo'lgan behisob konformatsiyalar imkonining mavjudligi bo'lsa, ikkinchi tomondan, kimyoviy faoliyat davomida biopolimerlarning muayyan bir konformatsion o'zgarishiga uchrashi paytida, statistik va determenistik alohidaliklarning ajralmagan holda birgalikda namoyon bo'lishidir.

Biomolekulalarga xos konformatsion alohidaliklar va molekulyar ichki dinamikani belgilovchi atom guruhlarining ta'sirlanish tabiati hamda elektron-konformatsion o'tishlar (ta'sirlanishlar) mexanizmlarini oshkor etish asosida tirik sistemalarga xos biopolimerlar faoliyat mexanizmlarini tushunib yetish bu molekulyar biofizikaning mazmunini tashkil etadi.

Makromolekulalarda elektron qo'zg'alish energiyasining migratsiyalanishi hamda elektron transportini o'z ichiga olgan energiyaning transformatsiyalanishidan iborat o'ta murakkab jarayonlar amalga oshadi. Mazkur jarayonlar va sodir bo'ladigan konformatsion o'zgarishlar muayyanlik xarakteriga ega bo'lib, biopolimer dinamik tashkillangaligining molekulyar ichki ta'sirlashishlarini o'zida aks ettiradi.

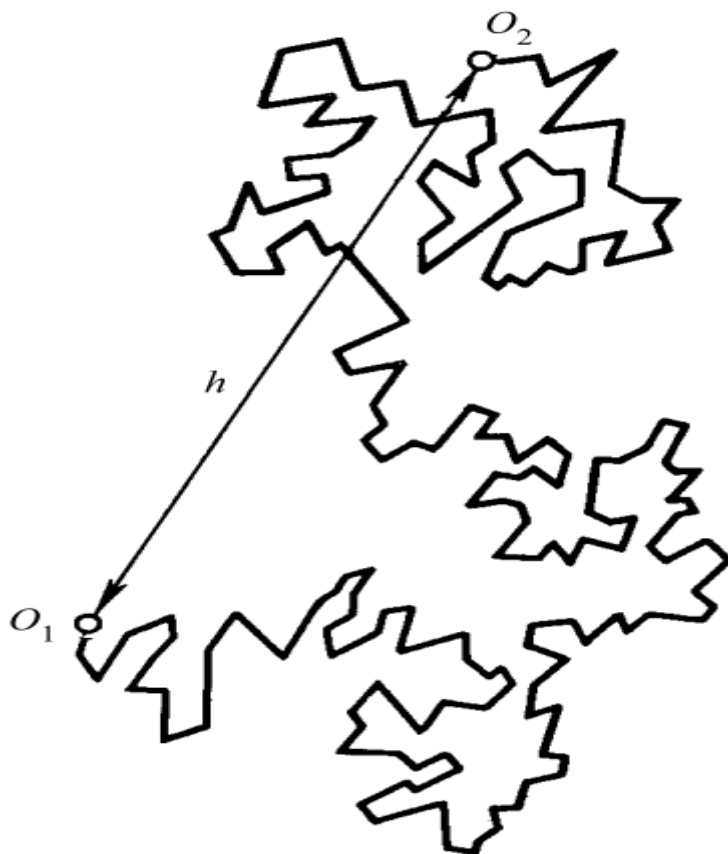
Xullas, makromolekulalar faoliyati asosida, faol makromolekulalarida amalga oshadigan xilma-xil jarayonlarda namoyon bo'ladigan *elektron-konformatsion ta'sirlash* (EKT) mexanizmi yotadi.

5.1. Polimerlar tuzilishining statistik xarakteri

Polimerning har qanday makroholati molekulyar parametrlarning ma'lum bir qiymatlari orqali xarakterlanadi va ko'p sonli mikroholat yoki konformatsiyalar orqali amalga oshishi mumkin. Atomlarning polimer zanjirini tashkil qiluvchi, issiqlik harakati va bog'lanish o'lchov birligi atrofidagi burilishlari, yetarli darajadagi burilishlarga va o'ramalarni tashkil qilishiga olib kelishi lozim. Bunday o'ramalar mikrobroun harakatlari jarayonida polimer zanjir qismlari qabul qiladigan ko'p sonli konformatsiyalarga (lot. conformatio - shakl - joylanish) ega bo'lgan bir butun to'plamni tashkil qilishi mumkin. Bu yerda "konformatsiya" va "mikroma'no" terminlari ishlatilyapti. Bu polimerda joylashgan atomlarning valent tebranishlarni amplituda aniqligi darajasida hisolashini bildiradi. Ma'lumki, zvenolardagi issiqlik harakatlarini bir-biridan bog'liqligi qo'shni zvenolarda kuchli namoyon

bo'lishi mumkin va ular orasidagi masofaning uzoqlashishi bilan bunday ta'sir ham kamayib boradi.

Erkin-bo'g'imli zanjir. Qabul qilamizki, polimer zanjir qator to'g'ri chiziqli segmentlardan iborat, har qaysisi ma'lum sonli alohida zvenolarni o'z ichiga oladi. Har qaysi segmentni ichida zvenolarni oriyentatsiyasiga (fazoda o'z holatini aniqlash) absolyut korrelyatsiya (hodisalar orasidagi bog'liqlik, muvofiqlik) saqlanadi, ammo segmentlar orasida bunday korrelyatsiya umuman mavjud emas. Bunday tipdagi zanjir modeli erkin-bo'g'imli model deb nomlanadi (5.1-rasm).



5.1- rasm. Erkin-bo'g'imli zanjir ($O_1 - O_2$). h – zanjir oxirlari orasidagi masofa.

Real zanjirning statistik segmentlarga bo'linishi quyidagicha bo'lishi shart, ya'ni segmentlarning o'zaro bog'liq bo'lmagan orientatsiyaga ega bo'lishi uchun segment ichida bo'lgan zvenolar soni m yetarli darajada katta bo'lishi lozim. Boshqa tomondan, segmentlar soni $N = n/m$, bu yerda n – zanjirdagi to'liq zvenolar soni $N \gg 10$ dan kichik bo'lmasligi kerak, aks holda erkin-bo'g'imli zanjir xulqini statistik qarash mumkin emas. Statistik xossalari deganda, asosan, zanjirning boshi va oxiri orasidagi masofa h , ma'lum bir segmentning boshqa bir segmentga nisbatan biror bir joylanish ehtimolligi W_a (zanjir

segmentlari orasidagi vektor masofani taqsimot funksiyasi) parametrlari tushuniladi.

Polimer plastikligi (egiluvchanlik). Plastik zanjirning o'ramaga (klubok) o'ralishi uning termodinamik plastikligi bilan aniqlanadi: plastiklik qancha katta bo'lsa, $\bar{h}^2 \left(\bar{h}^2 = Nl^2 \frac{1+\cos\theta}{1-\cos\theta} \right)$ o'rtacha kvadratik masofa N va l berilganlar bo'yicha shuncha kam bo'ladi. Sistema entropiyasi maksimum bo'lganda eritmada polimer konformatsiyasi katta ehtimollik bilan o'rama ko'rinishida bo'lishi mumkin. Polimerni cho'zganda o'rama yoyila boshlaydi va mumkin bo'lgan konformatsiyalar soni kamayadi, bu esa entropiyani kamayishi bilan olib boriladi.

5.2. Hajmli o'zaro ta'sir va polimerli makromolekulalarda globula-o'rama o'tishlar

Har xil makromolekulali strukturalarning shakllanishida va ular orasidagi o'tishlarda atomlar orasidagi hamma o'zaro ta'sirlar ularning konkret fizik tabiatiga bog'liq bo'lmagan holda ikki tipga ajratish mumkin: qo'shni zvenolardagi atomlar orasidagi yaqin tartibli o'zaro ta'sirlar va uzoq o'zaro ta'sirlar yoki atomlar orasidagi hajmli effektlar, qaysiki zanjirda bir-biridan uzoqda joylashgan bo'lsa ham, ammo zanjirning egilishi oqibatida fazoda to'satdan yaqinlashgan holatlari.

O'rama va globula. Bir zanjir bo'ylab joylashgan zvenolarni bir jinsli ketma-ketligi yoki boshqacha aytganda, gomopolimerni qarab chiqamiz. Zvenolar va ularning o'zaro ta'sirining fizik tabiatini konkretlashtirmasdan, gomopolimerni uchlari orasidagi o'rtacha kvadratik masofaning $\bar{h}^2$ geometrik o'lchamlarini va ichki fazoviy strukturasini zvenolarning zichligini fazoviy taqsimoti $n(x)$ bo'yicha beramiz. Molekula egallagan fazoda hajmli o'zaro ta'sirlar natijasida zvenolarning zichligi nuqtadan nuqtaga o'zgarishi mumkin. Polimer ipda zvenolarning o'zaro bog'liqligi oqibatida yoki chiziqli xotirada fazoning bir nuqtasidagi zichligining o'zgarishi fazoni boshqa bir nuqtasidagi zichlikni o'zgarishiga bog'liq. Ya'ni zichlikning fazoviy korrelyatsiyasi mavjud. Agar makromolekula zichligida har qanday hajmli o'zaro ta'sirlar bo'lmasa, unda u aniq bir fazoviy strukturaga ega bo'lmas edi. Bunday holda zichlik fluktatsiyasi - zichlikning o'zining tartibi hisoblanadi. Bunday holat *o'rama* deb ataladi. Bu yerda

korrelyatsiya radiusi (ξ) o'sha tartib darajasida, ya'ni makromolekula o'lchamlaridek $\left[R = (\bar{h}^2)^{1/2} \right]$: $\xi \sim R$ bunda $R \sim lN^{1/2}$, (R – o'rama radiusi).

Zichlik fluktuatsiyasi zichlikni o'ziga nisbatan kichik hajmli o'zaro ta'sirlar shunday holatni tug'dirishi mumkin.. Bunday hosil bo'lgan zichlik holatga *globula* deyiladi. Bunda zichlik fluktuatsiyasining korrelyatsiya radiusi juda ham kichik makromolekula o'lchamiga nisbatan: $\xi \ll R$, bunda $R \sim N^{1/3}$. Globula o'ramadan farqli ravishda ma'lum ixcham fazoviy strukturaga ega. Katta globulaning markazi fazoviy bir jinsli doimiy zvenolar konsentratsiyasidan n_0 iborat.

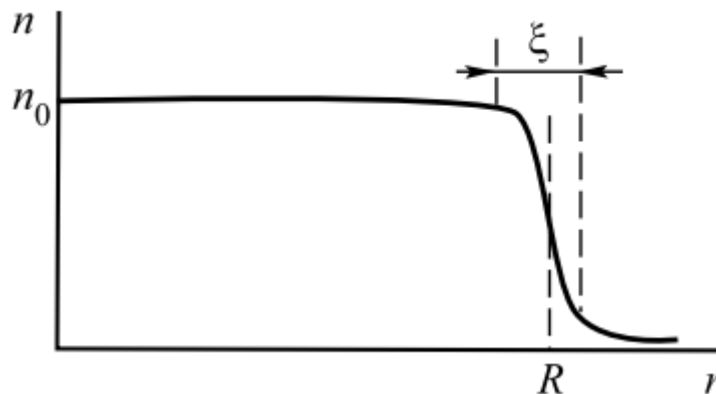
O'rama va globulalarni mavjudlik shartlari. Qanday sharoitlarda o'rama va globula tashkil topishi mumkin? Hajmli ta'sirlar natijasida yaqinlashgan qismlar bir-biriga tortilishi yoki uzoqlashishi mumkin. Haroratning oshishi monomerlarni bir-biridan uzoqlashishiga, haroratning pasayishi esa ularni o'zaro tortilishiga olib keladi. Shunday harorat ham mavjudki, monomerlarning o'zaro itarishi ularni o'zaro tortilishi bilan to'laligicha kompensatsiyalanishi mumkin. Bunday harorat nuqtasi θ – nuqta yoki θ – harorat deyiladi. θ – nuqtada hajmli o'zaro ta'sirlar mavjud bo'lmaydi va makromolekula $R \sim lN^{1/2}$ o'lchamli o'ramani ifodalaydi, qaysiki harorat oshganda ham ($T > \theta$) o'z holatini yo'qotmaydi. Ammo $T > \theta$ sohada o'zaro itarish kuchini oshishi bilan o'rama o'lchamlari o'sadi: $R > lN^{1/2}$. Shunday qilib,

$$\bar{R}^2 = \alpha(\bar{R}^2)_0, \quad (5.2.1)$$

bu yerda $(\bar{R}^2)_0$ uzoq hajmli o'zaro ta'sirlarni hisobga olmagan holdagi hisoblangan holat; α – makromolekulaning bo'rtish koeffitsienti; $T > \theta$ sohada $\alpha > 1$, $T = \theta$ bo'lganda $\alpha = 1$ bo'ladi.

Yaxshi eritmalarida zanjir atomlarining o'zaro tortilishiga nisbatan zanjir atomlari va eritmaning tortilishi yuqori bo'ladi, bu esa bunday eritmalarida ($T > \theta$, $\alpha > 1$ hududlarda) zanjir atomlari o'zaro itarishining kuchayishiga teng kuchli hisoblanadi. Teskari holda yaxshi bo'lmagan eritmalarida polimer zvenolarining o'zaro tortilishi nisbatan ularning eritma molekulalariga tortilishiga ko'ra ($T < \theta$, $\alpha < 1$ hududlarda) yuqori hisoblanadi. $T < \theta$ hududlardagi hajmli o'zaro ta'sirlar tortishish kuchiga nisbatan ustun keladi, o'rama polimerni zich

kuchsiz fluktatsiyalanuvchi globulaga kondensatsiyalanishiga olib kelishi mumkin. Bunday globula o'zaro muvofiqlashgan, monomerlararo o'zaro tortish kuchlari ta'sirida shartlashilgan, siqiluvchi maydon tufayli barqarorlanadi (Rasm 5.2).



5.2- rasm. Globula zvenolarning zichlik taqsimoti. $R_i \sim N^{1/3}$ – globula radiusi, $R \ll lN^{1/2}$; N – zvenolar soni, l – zveno uzunligi, ξ – globulada zvenolar korrelyatsiyasining radiusi $\xi \ll R$. Katta globula zichligining kesimi “yuvilgan zina” ko’rinishiga ega, markazida esa bir xil doimiy zvenolar konsentratsiyasi n_0 mavjud (И.М.Лифшиц, А.Ю.Гросберг ва А.Р.Хохлов bo’yicha, 1979) (Рубин А.Б., 1987).

Zvenolarning o’zaro ta’sir energiyasi. Shunday qilib, haroratning o’zgarishi makromolekulalar o’lchamlarining o’zgarishiga olib keladi, bu monomer zvenolar sonining o’rtacha zichligiga muvofiq o’zgarishida ifodalanadi, natijada ularning o’zaro ta’sir energiyasi ham o’zgaradi. Bundan kelib chiqadiki, tortishish va itarish kuchlarining zvenolarning erkin o’zaro ta’sir energiyasiga (F) qo’shgan hissasi n soniga bog’liq bo’ladi. n kichik bo’lganda n ning darajalarida erkin o’zaro ta’sir energiyasini qatorga yoyish mumkin:

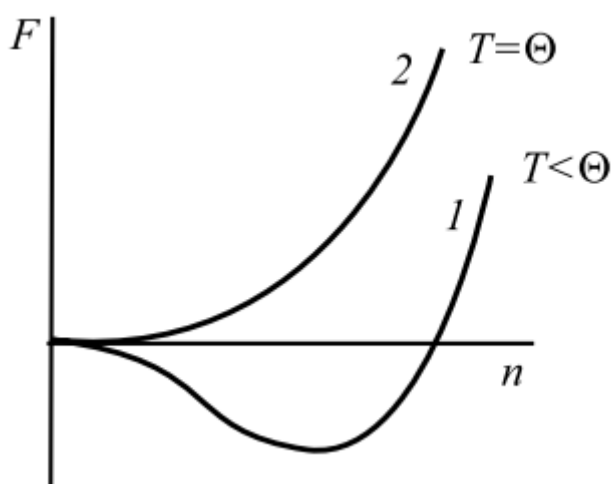
$$F = V k_B T (B n^2 + C n^3 + \dots), \quad (5.2.2)$$

bu yerda V – sistema hajmi, B, C – yoyilish koefitsiyentlari. Ma’lumki, (5.2.2) tenglamani o’ng tomonidagi birinchi qo’shiluvchi $\sim n^2$ ga proporsional bo’lib zvenolarning juft to’qnashishlarini qo’shgan hissasi tasvirlaydi, ikkinchisi – uchlamchi hissani va hokazo. Agar to’qnashishdagi tortishish energiyasi katta bo’lsa, $k_B T$ ga nisbatan, unda to’qnashayotgan zarrachalarning tortishish kuchi sistemaning umumiy energiyasiga manfiy hissa qo’shgan holda ($B < 0$) juda ham muhim rol

o'ynaydi. Natijada ideal o'rama o'lchamlariga nisbatan makromolekula kamayadi. Tortishish energiyasi $k_B T$ dan kam, itarish kuchi erkin energiyaga musbat hissa qo'shib o'ramani bo'rtishiga olib kelganda ($B > 0$) tezkari manzarani ko'rish mumkin. Hajmli o'zaro ta'sirlar mavjud emas va Θ – haroratda

$$B(\Theta) = 0 \quad (5.2.3)$$

bo'lgan holatda, yaxshi bo'lmagan eritmada $B < 0$ shartga muvofiq keladi, yaxshi eritmada polimer zvenolari o'zaro bir-birini itarishi $B > 0$ shartga muvofiq. Erkin energiyani (o'ramani) n ga bog'liqligining tipik ko'rinishi 5.3 - rasmda keltirilgan (1 egrilik).



5.3- rasm. Globula (1) va o'rama (2) erkin energiyalarini zvenolar zichligiga bog'liqligi (И.М.Лифшиц, А.Ю.Гросберг и А.Р.Хохлов bo'yicha, 1979) (Рубин А.Б., 1987).

Bu grafikka muvofiq ravishda (1 egrilik) manfiy qiymatli ikkinchi ($B < 0$) va musbat qiymatli uchinchi ($C > 0$) yoyilish ko'effitsiyentlariga mos keladi. Shunday qilib, oddiy holat uchun $B < 0$, itarish ($C > 0$) hissasi uchta zarracha uchrashishida dominantlik qiladi. Haroratni va boshqa shartlarni eritmada o'zgarishi bilan yoyilish ko'effitsientlari o'zgaradi va natijada F kattalik ham o'zgaradi.

O'zaro o'rama–globula o'tishlar. F kattalik minimumga ega bo'lmasdan qolganda n ni noldan farqli qiymatlarida (rasm 5.3,2 - egrilik) globula parchalanadi va globula-o'rama o'tish yuz beradi. O'tish nuqtasi bo'lib $F = 0$ sharti hisoblanadi.

Globula va o'rama holatlari orasidagi o'tish – har xil fazalar orasidagi o'tishlar, makromolekulalarni agregat holatlarini o'zgarishi

orqali yuz beradi. Ma'lumki, birinchi turdagi fazaviy o'tishlar ikkita holat orasida yuz berishi mumkin. Har qaysi o'tish nuqtasining bir tomonida turg'un, boshqa tomonida metaturg'un bo'lishadi. Tashqi parametrning (harorat) o'zgarishi tufayli bular orasidagi o'tishlar issiqlik effektining o'zgarishi bilan birgalikda olib boriladi (misol uchun, muzning erishi va suyuq suv fazasining hosi bo'lishi).

Ikkinchi turdagi fazaviy o'tishlarda issiqlik effekti rol o'ynamaydi, o'tish sohasida faqat birgina minimum erkin energiya mavjud bo'ladi. Birinchi tur fazaviy o'tishlarda oxirgi issiqlikning sarflanishi bilan va sistemani oxirgi solishtirma hajmining o'zgarishi natijasida entropiya va ichki energiyaning o'zgarishlari keskin yuz beradi. Ikkinchi tur o'tish nuqtasida issiqlik sig'imi keskin o'zgaradi, entropiya va ichki energiya – uzluksiz, sistemaning solishtirma hajmi keskin o'zgarishlarni sezmaydi. Ikkinchi tur fazaviy o'zgarishlarga bu geliyning o'ta tez oqimli holatiga va metallarning Kyuri nuqtasida o'ta o'tkazuvchanlik ferromagnit holatidan paramagnit holatiga o'tish jarayonlari misol bo'lishi mumkin.

5.3. Van-der-Vaals o'zaro ta'sirlar

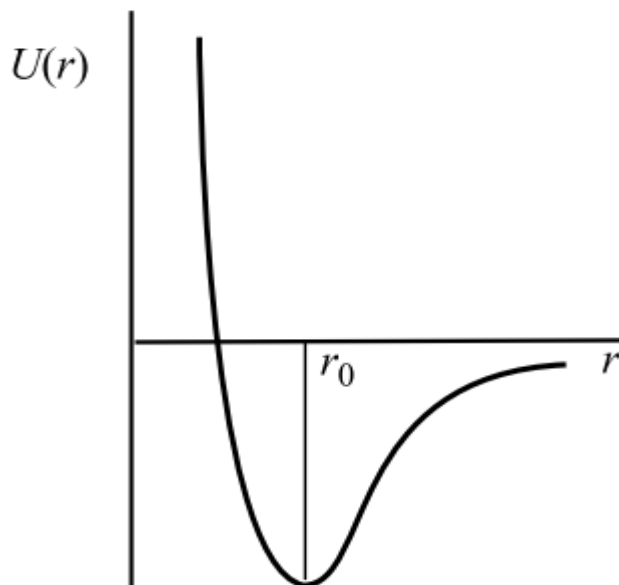
Boshlang'ich struktura yoki polimer zvenolarining asosiy ketma-ketligi (oqsildagi aminokislotalar zanjiri, nuklein kislotalar zanjiridagi nukleotidlar) kimyoviy yoki valent o'zaro ta'sirlar orqali aniqlanadi. Bundan tashqari, molekulalar orasida valentli bo'lmagan kuchsiz kuchlarning ham ta'siri mavjud, qaysiki katta masofalarda tortishishga va kichik masofalarda itarishga olib keladi. 5.4-rasmda molekulyar tabiatli ikkita zarracha o'zaro ta'sirning potensial energiyasini ($U(r)$) masofaga (r) bog'liqligi keltirilgan. O'zaro ta'sir energiyasi $U(r)$ yoki o'zaro ta'sir potentsiali, o'zaro ta'sir kuchi $F(r)$ bilan quyidagicha bog'langan:

$$F(r) = -dU(r)/dr. \quad (5.3.1)$$

Kichik masofalarda molekulalarni itarishi natijasida ularning elektron qobiqlarini bir-biriga singishi tufayli itarish kuchlari ustunlik qiladi: $dU_{itar}(r)/dr < 0$, katta masofalarda tortishish ustunlik qiladi: $dU_{tor}(r)/dr > 0$. O'zaro ta'sirni umumiy potentsiali algebraik yig'indi shaklida ifodalanadi:

$$U(r) = U_{itar}(r) - U_{tor}(r). \quad (5.3.2)$$

$U(r)$ egrilikdagi minimum $r = r_0$ bo'lganda (5.4- rasm) muvozanat holatga muvofiq keladi, tortilish va itarish kuchlari muvozanatlashgan.



5.4- rasm. O'zaro ta'sir energiyasi masofadan bog'liqligining tipik ko'rinishi.

O'zaro ta'sirlarning har xil tiplari mavjud, bularga, asosan, makromolekulalarni qayta shakllangan strukturasi bog'liq bo'ladi. O'zaro ta'sirlarni va ular biomakromolekulalar strukturasi muvozanatlashtirishdagi hissasini quyida qisqacha qarab chiqamiz.

Van-der-Vaals o'zaro ta'sir. *Van-der-Vaals kuchlari fazalar yuzasi bo'linishlardagi o'zaro ta'sirlarda kondensirlangan suyuq va qattiq holatlarni yaratilishida katta rol o'ynaydi. Ular orqali gazlarda o'zaro ta'sirlar va ideal gazlar uchun yuzaga keladigan qonunidan chetlanishlar aniqlanadi. Birinchi yaqinlashishda bunday chetlanishlar Van-der-Vaalsni gazlar uchun ma'lum bo'lgan tenglamasiga bo'ysunadi*

$$\left(p + \frac{a}{v^2}\right)(v - b) = nRT, \quad (5.3.3)$$

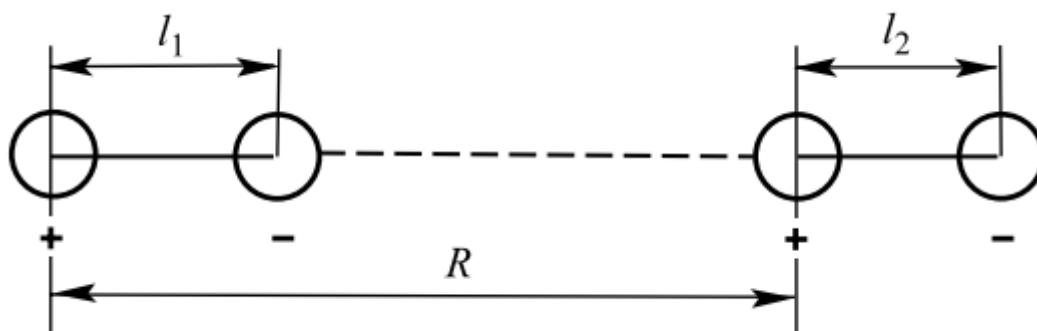
bu yerda a, b – o'zgarmaslar bo'lib, molekulalarni o'zaro tortilish va itarilishini aniqlovchilar hisoblanadi. Bosim (p) va hajm (v) orasidagi munosabatlarga bog'liq ravishda suyuqlik va gazlarning hamda ular orasidagi o'tishlarni har xil agregat holatlarini amalga oshirishi mumkin. Xususiyl holda, suyuqliklar uchun molekulalararo o'zaro ta'sirlanishlardagi energiya bug'lanishi issiqlik holatini aniqlaydi.

Biologik makromolekulalarni xuddi kondensirlangan sistemalar turidek qarash mumkin, qayerda bunday holat sust valentsiz o'zaro

ta'sir orqali aniqlangan. Aynan ana shunday kuch muvozanatlangan konformatsion (har xil fazoviy ko'rinishlarni, joylanishlarni qabul qilish) holatlarni va ularning faoliyati jarayonida o'zgarishida asosiy hissa qo'shadi.

Van-der-Vaals o'zaro ta'sirlar energiyasining xarakterli qiymati odatda 4-8 kJ/mol va undan yuqori diapazonlarda bo'ladi. Van-der-Vaals kuchlari elektromagnit tabiatiga ega va qo'shni molekulalardagi elektr dipollarni (bir-biridan ma'lum bir masofada joylashgan, kattaliklari o'zaro teng bo'lgan ikkita har xil jisimli elektrik zaryadlar to'plami) o'zaro ta'siri bilan aniqlanadi. O'zaro ta'sir qiluvchi molekulalarning doimiy elektrik dipol momentlariga ega ekanligidan yoki bunday tabiatni elektron qobiqlarini qutblanishidan hosil bo'lishiga qarab Van-der-Vaals kuchlarini har xil tipi mavjud – yo'naltirilgan, induksion va dispersion o'zaro ta'sirlar.

Yo'naltirilgan o'zaro ta'sirlar. Ikki dipolning o'zaro ta'sirini ko'rib chiqamiz. Bunday ta'sir 5.5-rasmda keltirilgandek yo'naltirilgan.



5.5.-rasm To'g'ri chiziq bo'ylab joylashgan ikkita dipolning o'zaro ta'siri

($|R| \gg l_1, l_2$). Dipol momentlar P_1 va P_2 muvofiq ravishda teng

$P_1 = el_1$, $P_2 = el_2$, bu yerda e –elektron zaryadi, l_1, l_2 – bir-biriga qarama-qarshi zaryadlar orasidagi masofa. *SGSE* sistemasi bo'yicha $e = 4.8 \cdot 10^{-10}$ va $l \simeq 10^{-8}$ da (kimyoviy bog' uzunligi) $P \simeq 10^{-18}$ *SGSE* birliklarida yoki 1 *D* (debey).

Kulon qonuniga ko'ra yo'naltirilgan o'zaro ta'sir energiyasi $U_{yo'n}$ dipol momentlari P_1 va P_2 ga teng bo'ladi

$$U_{yo'n}(R) = -\frac{e^2}{R-l_1} - \frac{e^2}{R+l_2} - \frac{e^2}{R+l_2-l_1} + \frac{e^2}{R} \quad (5.3.4)$$

va $R \gg l_1, l_2$

$$U_{yo'n}(R) = -\frac{2e^2 l_1 l_2}{R^3} = -\frac{2P_1 P_2}{R^3}. \quad (5.3.5)$$

Agar dipollar erkin va issiqlik harakatida bo'lsa, unda tortilish kuchiga muvofiq ular o'rtacha shunday oriyentirni (yo'nalishlarni) qabul

qilishadiki, bunda ularning xususiy energiyasi E kamayadi. Dipollarning o'zaro joylashish ehtimoli ularning energiyasiga bog'liq bo'ladi va Bolsman omili $\exp(-E/(k_B T))$ orqali aniqlanadi. Hamma yo'nalishlar bo'yicha $E \exp\left(-\frac{E}{k_B T}\right)$ kattalikni $E \ll k_B T$ shartda o'rtachasini olib aniqlash mumkin, ya'ni

$$U_{yo'n} = -\frac{2P_1^2 P_2^2}{3k_B T R^6}. \quad (5.3.6)$$

Induksion o'zaro ta'sirlar. Qachonki bitta molekula doimiy dipol P_1 momentiga ega bo'lsa, unda u boshqa molekulaga P_2 dipolni yetkazishi mumkin, agar ikkinchi molekula ma'lum α qutblanishga ega bo'lsa:

$$P_2 = \epsilon E_1, \quad (5.3.7)$$

bunda P_2 – yetkazilgan dipol; ϵ – ikkinchi molekulaning qutblanish koeffitsiyenti; E_1 – birinchi molekulani doimiy P_1 dipoli tomonidan yaratilishi mumkin bo'lgan qutblangan molekula markazidagi elektr maydoning mahalliy kuchlanishi. Agar P_1 va R parallel joylashgan bo'lsa, P_1 dipolning E_1 maydoni doimiy dipoldan R masofada $E_1 = 2P_1/R^3$ ga teng bo'ladi. Bundan kelib chiqadiki, doimiy dipol P_1 ni hamma yo'naltirishlarida o'rtachalashgan, induksion o'zaro ta'siri (U_{ind}) teng bo'ladi

$$U_{ind} = -\frac{1}{2} E_1^2 = -2\epsilon P_1^2 / R^6. \quad (5.3.8)$$

Ma'lumki, molekulaning qo'shni doimiy dipol orqali qutblanishi natijasida elektronlarning bir tomonlama siljishi ularni qarama-qarshi tomonga siljishi bilan qoplanadi, o'sha doimiy dipolning teskari yo'nalishdagi momenti hisobidan, qaysiki molekulani boshqa tomonida joylashgan. Modomiki, suyuq va qattiq jismlarda qutblanadigan molekula ko'p miqdorli qo'shni molekulalarning simmetrik ta'sirini o'zida sinaydi, ularning natijaviy ta'siri yetarli darajada kompensatsiyalangan bo'ladi.

Dispersion (yoyilish) o'zaro ta'sirlar. Dispersion yoki qutblanganli keng ko'p tarqalgan valentsiz turdagi o'zaro ta'sirlardan hisoblanadi. Bunda o'zaro ta'sirlarni doimiy dipol momentiga ega bo'lmagan molekulalar orasida ko'rish mumkin. Bunday tipdagi o'zaro ta'sirlarning asosiy qismi tashqi juda ham sust bog'langan elektronlar orqali shartlashilgan. Dispersion o'zaro ta'sirlar tabiati kvanto-mexanik

xarakterga ega va “lahzada” paydo bo’lgan dipollar natijasi hisoblanadi, qaysiki elektronlarni molekuladagi harakati natijasida paydo bo’lib doimiy dipol momentiga ega emas.

Shunday qilib, zaryadlarni taqsimlanishidagi lahzali assimetriyani paydo bo’lishi bilan energiya darajasining o’zgarishi molekular orasidagi o’zaro ta’sir kuchining fizik sababi hisoblanadi. Dispersion o’zaro ta’sirning hisobi quyidagi ifoda asosida hisoblanadi

$$U_{disp} = - \frac{3I_1 I_2}{2(I_1 + I_2)} \frac{\epsilon_1 \epsilon_2}{R^6},$$

bu yerda I_1, I_2 – ionlashgan potentsiallar; ϵ_1, ϵ_2 – molekularni qutblanganligi.

Alohida moddalar uchun har xil ko’rinishdagi Van-der-Vaals kuchlarini nisbiy roli 5.1-jadvalga keltirilgan.

5.1-jadval

Qutblanish, dipol momenti, ionizatsiya potentsiali va ba’zi atomlar va molekular orasidagi har xil sust o’zaro ta’sirlar energiyalarining qiymati

Moddalar	$\epsilon, \text{sm}^3 \cdot 10^{24}$	$P, \text{e.e} \times 10^{18}$	I, eV	$U_{yo'n}, U_{ind}, U_{disp}$		
				$(\times 10^5 \text{ Dj})$		
<i>H</i>	0,667	0	13,6	0	0	6,1
<i>O₂</i>	1,57	0	13,6	0	0	39,8
<i>N₂</i>	1,74	0	15,8	0	0	57,2
<i>H₂O</i>	1,48	1,84	18,0	190	10	47
<i>NH₃</i>	2,24	1,5	11,7	84	10	70

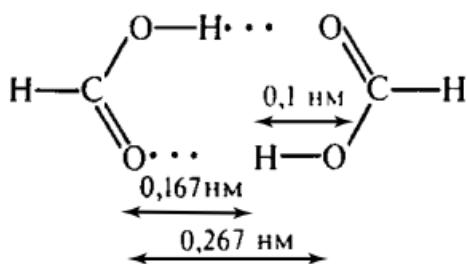
Ikki molekulaning yig’indi Van-der-Vaals o’zaro ta’sirlari (5.3.6), (5.3.8) va (5.3.7) ifodalarning yig’indisi bilan aniqlanadi va 0.4 dan to bir necha o’nlik *kJ/mol* larni tashkil qiladi. Juda ko’p biologik muhim makromolekular uchun Van-der-Vaals energetik minimumi chuqurligi 4-13 *Dj/mol* diapazonda bo’lib, o’zaro ta’sir qiluvchi juftlik guruhlari uchun hisoblaganda, uy haroratida molekulaning issiqlik energiyasiga baravar (2.5 *kJ/mol*) diapozon tartibda bo’lishi mumkin. Dispersion kuchlarni yo’naltirilgan va induksion kuchlardan jiddiy farqi ularni additivlik (to’planish) xususiyatiga ega ekanligida.

5.4. Vodorod bog’lar. Zaryad-dipol o’zaro ta’sirlar

Odatdagi Van-der-Vaals kuchlari bilan birgalikda biostrukturalarni muvozanatini ta’minlashda vodorod bog’lar va

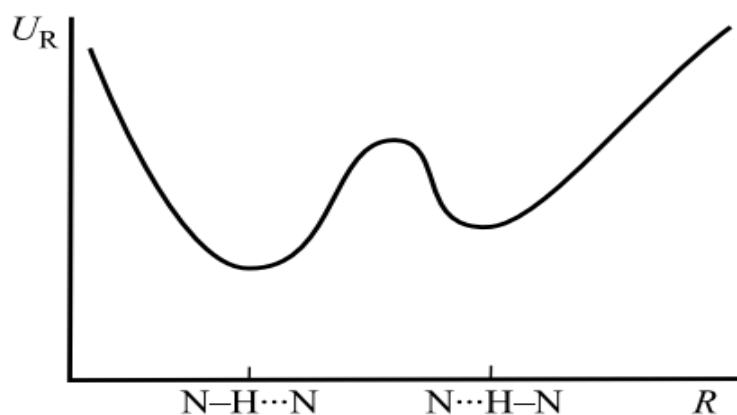
zaryadlangan hamda qutbli guruhlar orasidagi elektrostistik o'zaro ta'sirlar muhim rol o'ynaydi. Jumladan, ma'lumki, polipeptid zanjirlarni ikkilamchi strukturalarini muvozanatlantiruvchisi - vodorod bog'lardir.

Vodorod bog'. Bunday bog' vodorod atomini bitta molekula bilan kimyoviy va boshqa molekulaga tegishli bo'lgan *O, N, F, Cl* larni elektromanfiy atomlari orqali bog'langanligi ko'rinishida namoyon bo'ladi. Vodorod bog'ini tabiati murakkab, uni nafaqat elektrostistik tortishish bilan tushuntirish mumkin, qanchalik u vodorod bog'i energiyasini asosi bo'lib hisoblanmasin. Kristallarni strukturaviy analizi berilganlariga, asosan, elektromanfiy atomlar orasidagi masofa, vodorod bog'ga bog'langanligiga qaramasdan, odatda muvofiq atomlarning Van-der-Vaals radiuslaridan kichik bo'lib taxminan 0.02–0.05 nm tashkil qiladi. Misol, Van-der-vaals radiuslari yig'indisi *O ... O* juft atomlar uchun 0.28 nm tashkil qiladi, *O-H ... O* vodorod bog'ini tashkil qilishida bu masofa 0.27-0.25 nm gacha qisqarishi mumkin. Haqiqatan ham chumoli kislotasining dimerida



bunda *O – H* masofa gidroksilda 0.1 nm teng, vodorod bog'ini uzunligi, har vaqtdagiday 0.167 nm tashkil qiladi. Chumoli kislotasi dimerizatsiyasini issiqligi 59.22 kDj/mol ; bundan kelib chiqadiki bitta N-bog' energiyasiga 29.61 kDj/mol to'g'ri keladi.

Eksperimental va kvant-mexanik tadqiqotlar ko'rsatadiki, vodorod bog'ini potensial funksiyasi ularni tutashtiruvchi to'g'ri chiziq bo'ylab asimmetrik egrilik ko'rinishiga ega. Biroq har xil nuqtalarda protonda, molekula atomlarining yadrolari va taqsimlangan elektronlar tomonidan vujudga keltirilgan elektr maydoni har xil zo'riqishining ta'siri mavjud bo'ladi. Eksperimental va kvant-mexanik tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, vodorod bog'ini potensial funksiyasi ikki minimumli asimmetrik egrilik ko'rinishiga ega (5.6- rasm). Minimum nuqtalar - elektromanfiy atomlar yaqinida (*N*) vodorodni mahalliydashishi bo'lib, ular orasida protonni tunel o'tishlari sodir bo'ladi.



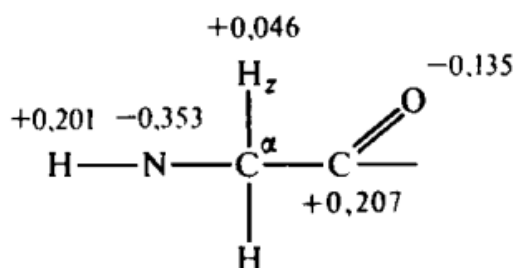
5.6-rasm. Vodorod bog'ining ikki minimumli potensial funksiyasi (H ni ikki har xil azot atomlari yaqinida mahalliy lashining sxemasi)
(YA.Ladik bo'yicha, 1975).

Elektrostatistik o'zaro ta'sirlar. Bu ko'rinishdagi o'zaro ta'sirlar nafaqat vodorod bog'i energiyasining shakllanishiga o'z hissasini qo'shadi, balki biostrukturalarning muvozanatlashishida ham muhim rol o'ynaydi. Peptid zanjiri atomlar zaryadlarning taqsimlanishi bo'yicha bir-biridan katta farqlanadi. Qisman zaryadlangan atomlar o'zini elektrostatistik potentsiali bilan xarakterlanadiki, bunday ko'rinishni quyidagi tenglama orqali ifodalash mumkin.

$$U_{el.stat} = \sum \frac{q_i q_j}{e R_{ij}}, \quad (5.4.1)$$

bu yerda $q_i, q_j - (i, j)$ atomlardagi parsial zaryadlar kattaligi; R – atomlar orasidagi masofa; e – dielektrik doimiy, atomlarning qutblanishi va ularni o'zaro joylanishiga bog'liq, oqsillar uchun odatda ~ 3.5 qabul qilingan. Parsial zaryadlar kattaligi y va p atom zaryadlarning yig'indisi sifatida aniqlanadi. Misol uchun, glitsin atomlarida parsial zaryadlar taqsimotini xarakteri quyidagicha:

Атом	Заряд
H	+0,201
N	-0,353
C	+0,207
O	-0,135
H _z	+0,046



Elektrostatistik o'zaro ta'sirlarni Van-der-vaals kuchlari bilan bir qatorda e'tiborga olish, juda kam bo'lsa ham, atomlar orasidagi

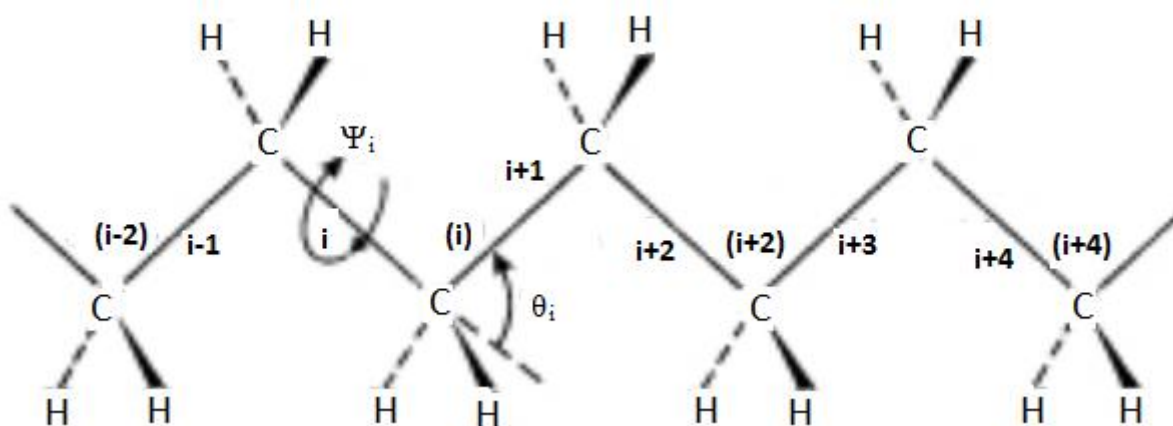
masofani o'zgartirishga olib keladi, natijada ularni biopolimerlar strukturasidagi umumiy strategik joylanishini ham o'zgartiradi.

5.5. Ichki aylanishlar va burilish izomeriyasi

Chiziqli polimer zanjiri strukturasini guruh atomlarining o'zaro ta'sir xarakteriga bog'liqligini qarab chiqamiz. Atomlarni o'zaro ta'sirini tabiati oldingi paragraflarda muhokama qilingandi.

Ichki aylanish energiyasi. Normal sharoitda bog'lar uzunligi va valent burchaklar (qo'shni bog'lar orasidagi burchak) amalan doimiy saqlanadi, chunki odatiy haroratlarda sezilarli bo'lmagan issiqlik fluktatsiyalarining ta'sirida bo'ladi (bog' uzunligini ($\pm 0.005 \text{ nm}$) 3% gacha va valent burchaklar bo'yicha $\pm(3 \div 5)^\circ$). Polimer molekulasi konformatsiyasini aniqlaydigan qolgan o'zgaruvchilar, bog' atrofidagi burilish burchagi (θ_i) yoki ichki aylanish burchagi (φ_i) hisoblanadi. Ikki tekislik orasidagi bu ikki qirrali burchaklar, juft qo'sh bog'lar $i-1$, i va $i, i+1$ tufayli shakllangan.

5.7-rasmda da misol sifatida polimetilin zanjirini transkonformatsiyali (strukturali kesimda) ko'rinishi akslantirilgan, bunda CH guruhidagi vodorod atomining ichki aylanishlar burchagi φ_i i -bog' birligi atrofida nolga teng. 5.7.-rasmda φ_i o'ng burilish bo'yicha musbat olingan va transformaga (ko'rinishlarni o'zgarishlari kesimida) nisbatan o'lchanadi. Xuddi shunday hamma bog'lar uzunligi



5.7- rasm. Polimetilin janjirini bir qismi (P.Flori bo'yicha, 1971): φ_i – valent burchak, Ψ_i – ichki burilish burchagi.

va valent burchaklar doimiy qolib, bosh zanjirni konfiguratsiyasi $n - 2$ ta $\varphi_2, \varphi_3, \dots, \varphi_{n-1}$ kattaliklar yoki $\{\varphi\}$ bilan aniqlanadi. Shunday qilib, har xil konfiguratsiyalar atom guruhlarining alohida bilik bog'lar atrofidagi aylanishi natijasida hosil bo'ladi. Prinsipial holat shundan iboratki, bog'larning ichki aylanishi har doim bir-biriga bog'liq bo'ladi. Bundan kelib chiqadiki, konformatsion o'zgarishlar energiyasi $E\{\varphi\}$ qo'shni zvenolarning o'zaro ta'sir energiyasidan yoki qo'shni burchaklarni aylanma harakatiga bog'liq:

$$E\{\varphi\} = \sum_{i=2}^{n-1} E_i(\varphi_{i-1}, \varphi_1), \quad (5.5.1)$$

bu yerda yig'indi E_i har bir hadi umumiy konformatsion energiyaga $E\{\varphi\}$, $i, i - 1$ bog'larni holatidan kelib chiqqan holda, o'z hissasini qo'shadi.

Burilish izomeriyasi (bir xil tarkibga va molekulyar massaga ega, ammo tuzilishi bilan farqlanadi). Birlik bog' atrofida burilishdan hosil bo'ladigan bir-biridan farqlanadigan turg'un konformatsiyalarga burilish izomerlari deyiladi. Uy haroratida to'siqlar balandliklari 12.5 kDj/mol bo'lgan burilish izomeriyalari orasidagi sakrashlar chastotasi 10^{10} s^{-1} tashkil qiladi, bu holatdagi burilish izomerlarni farqlab bo'lmaydi. Biroq ular da spektral chiziqlar birmuncha farqlanadi, juda ham kichik vaqt davomida (burilish izomeriyasini yashash vaqtidan ham kichik vaqtda) ko'rinadi. Birinchi marta bu hodisa F. Kolraush (1932) tomonidan kombinatsion yorug'lik yoyilish spekrlari yordamida aniqlangan.

1951-yida M.V. Volkenshteyn tomonidan biopolimerlarni burilish-izomeriyalari nazariyasi taklif qilindi. U uzluksiz funksiya $E(\varphi)$ ni diskret burilish holatlari to'plamiga muvofiq uzlukli ko'rinishi bilan almashishni taklif qildi. Bunday burilish-izomeriyali yaqinlashish, Π bo'yicha uzluksiz taqsimlangan bir necha diskret holatlar, o'zini oqlagan, qachonki energiya minimumlari to'siqlar bilan bo'lingan, bunday kattaliklar $k_B T$ dan anchagina oshadi (Рубин А.Б., 1987).

Burilish-izomerli nazariya asosida har xil burilish izomerlari energiyalarini bilgan holda, molekulani ma'lum bir konformatsiyasi ehtimolligini hisoblash mumkin. i – bog'ni aylanma statistik yig'indisi quyidagi ko'rinishli integral orqali aniqlanadi:

$$Z_i = \int_0^{2\pi} \exp \left[-\frac{E_i(\varphi)}{RT} \right] d\varphi, \quad (5.5.2)$$

burilish-izomeriyali yaqinlashishda H hadlar yig'indisi bilan almashtiriladi, H berilgan i – bog'ni burilish izomerlari;

$$Z_i = g_1 + g_2 + \dots + g_H, \quad (5.5.3)$$

bu yerda g_1, g_2 va hokazolar – statistik og'irliklarga muvofiq i – bog' izomerlarini xarakterlaydi. Ular teng bo'ladi:

$$\varphi_i(\varphi_{i-1}, \varphi_i) = \exp[-E_i(\varphi_{i-1}, \varphi_i)/(RT)]. \quad (5.5.4)$$

Zanjir konfiguratsiyasini statistik og'irligini umumiy ifodalanishi quyidagicha

$$\Omega\{\varphi\} = \prod_{i=2}^{n-1} g_i(\varphi_{i-1}, \varphi_i), \quad (5.5.5)$$

bu yerda zanjirni hamma N – bog'larini izomerlari hisobga olingan. Butun zanjir uchun to'la statistik yig'indi formal ko'rinishi quyidagicha bo'ladi:

$$Z = \sum_{\{\varphi\}} \Omega\{\varphi\} = \sum_{\{\varphi\}} \prod_{i=2}^{n-1} g_i(\varphi_{i-1}, \varphi_i), \quad (5.5.6)$$

bu yerda hamma konfiguratsiyalar bo'yicha yig'indi olib boriladi.

$\{\varphi\}$ konfiguratsiyaning $\Omega\{\varphi\}$ statistik og'irligi uning muvozanatli statistik molekular ansabilidagi chastotasini (zudligini) aniqlaydi. Ana shunday konfiguratsiyali molekulani uchratish ehtimolligi $p\{\varphi\}$ teng bo'ladi statistik og'irligi (5.5.5) hamma mumkin bo'lgan konfiguratsiyalarni statistik og'irliklarini yig'indisiga (5.5.6) nisbati bilan aniqlanadi

$$p\{\varphi\} = Z^{-1} \prod_{i=2}^{n-1} g_i(\varphi_{i-1}, \varphi_i) \quad (5.5.7)$$

Bobga doir sinov savollari:

1. Quyi tartibli biologik sistemalarga misollar keltiring.
2. Quyi tartibli biologik sistemalar o'zgarishining mexanizmi nimadan iborat?
3. Polimer tuzilishini statistik xarakterini tushuntiring.
4. O'rama va globula tushunchalarini va ularni bir-biridan farqini tushuntiring.
5. O'rama va globula o'tishlar sharti nimadan iborat?
6. Van-der-Vals o'zaro ta'sirni tushuntiring.
7. Vodorod bog'larni molekulyar tuzilishlardagi roli nimadan iborat?
8. Qo'yi tartibli biologik sistemalardagi ichki aylanishlar va burilish izomeriyasini tushuntiring.

6-BOB. MEMBRANALAR BIOFIZIKASI

6.1. Biologik membrana

Membranalar – hujayra strukturasiining asosiy qismi bo'lib, hujayra tuzilishini tushuntirishda katta ahamiyatga ega. Hayotiy jarayonlarning ko'pgina qismi biologik membranalarda yuz beradi. Membrana tirik organizmlar hayot faoliyatining asosi hisoblanadi. Membranalardagi jarayonlarning buzilishi ko'pgina patologik hodisalarning sababi bo'lishi mumkin. Shuning uchun davolash, asosan, biologik membranalardagi jarayonlarga ta'sir qilish orqali olib borilishi mumkin.

6.2. Biologik membranalarining asosiy funksiyalari

Hujayra – tirik materiyaning universal strukturaviy birligi (Levatina T.P., Levatin M.G., 2002). Bundan kelib chiqadiki, hujayra elementar hayotiy sistema bo'lib, mustaqil rivojlanishga va ko'payish xususiyatiga ega. Tirik hujayralar mustaqilligining asosiy shartlaridan biri – atrof-muhitga nisbatan avtonomlik (hujayradagi moddalarning hujayra atrofidagi moddalar bilan aralashmasligi, kimyoviy reaksiyalarning avtonom rejimda yuz berishi) bo'lsa, yana biri atrof-muhit bilan doimiy aloqada bo'lishi (moddalar boshqaruvi va energiya almashinuvi) hisoblanadi, chunki tirik hujayra – ochiq sistemadir (Гуламов М.И., 2006).

Tirik organizmlarning rivojlanishi, barcha pog'onalardagi yashovchanligining zaruriy sharti – tashqi muhitga nisbatan avtonomlik va shu vaqtning o'zida yaqin aloqada bo'lishidir. Bu funksiyalar hujayra membranasi orqali amalga oshadi.

Hujayra membranasining vazifalari:

To'sqinlik – atrof-muhit bilan: tanlab o'tkazish, boshqaruvli, passiv va aktiv modda almashuvlarining ta'minlashi (tanlab o'tkazish – ya'ni ba'zi moddalarni o'tkazadi, ba'zisini yo'q; boshqaruvli – ba'zi moddalar uchun hujayra genomlaridan va funksional holatga bog'liq ravishda membranalarining o'tkazuvchanligi).

Jadvallik (Matrisalik) – oqsillarning membranada ma'lum bir o'zaro joylashishi va oriyentatsiyasini (o'z joyini aniqlashini), ularning o'zaro optimal ta'sirini ta'minlashi.

Mexanik – hujayra avtonomligini, ichki strukturasi va mustahkamligini ta'minlashi.

Bundan tashqari biologik membranalar boshqa funksiyalarni ham bajaradi:

energetik – mitoxondriya ichki membranalarida ATFni sintezlash va xloroplast membranalarida fotosintez jarayonining borishini ta'minlash;

generasiya va biopotensiallarning o'tkazilishi;

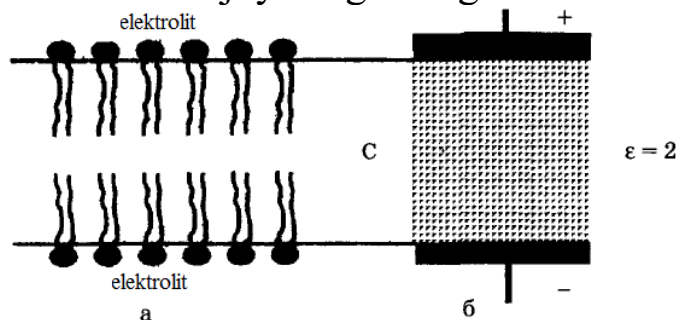
reseptorlik (membranadagi jarayonlarni – mexanik, akustik, ta'm bilish, ko'rish, kimyoviy va termoresepsiya) va boshqalar.

Odam organizmidagi biologik membranalarning umumiy maydoni o'n minglab kv.m. tashkil qiladi.

6.3. Biologik membranalar strukturasi

Biologik membranalar tuzilishining birinchi modeli 1902-yilda taklif qilingan. Bu modelga ko'ra lipidlarda yaxshi eruvchi moddalargina membranalaridan o'tishi mumkin. Bunday gipoteza biologik membranalar yupqa fosfolipid qavatdan iborat, degan taxminni keltirib chiqaradi. Qutbli va qutbsiz muhit yuzasida (misol uchun, suv va havo) fosfolipid molekullari monomolekulyar (bir molekulali) qavat tashkil qiladi. Ularning qutbli «boshlari» qutb muhitiga botgan, qutbsiz «dumlari» qutbsiz muhitga qaratilgan. Bunday gipotezalardan biologik membranalar ko'p qavatli lipidlardan tuzilgan, deb taxmin qilish mumkin.

1925-yilda Gorter va Grendellar ko'rsatishicha, eritrositlardan ajratib olingan membranalarning bir butun lipid maydoni eritrositlar maydonlarining yig'indisidan ikki marta ko'p. Gorter va Grendel gemolizirlangan eritrositlardan aseton yordamida lipidlarni ajratganlar. Bunday eritmani suv yuzasida bug'latib, hosil bo'lgan monomolekulyar lipid pardasining maydonini o'lchaganlar. O'tkazilgan tadqiqotlar asosida olingan natijalardan kelib chiqib, lipidlar membranada biomolekulyar qavat shaklida joylashgan degan fikrni bildirganlar.



6.1-rasm. a) Lipidlarning biomolekulyar qavati; b) Membrana kondensatordek, (C – elektrik sig'im, ϵ – dielektrik o'tuvchanlik)

Bu gipotezani biologik membranalarda o'tkazilgan elektrik tadqiqotlar tasdiqladi (Koul va Kertis, 1935): yuqori elektrik qarshilik 105gik membranani elektrik kondensatorga o'xshatish mumkin (6.1-rasm), bunda plastinkalar rolini eritmadagi (hujayra va sitoplazmadan tashqari) botirilgan lipid molekulalarning boshlaridan iborat ichki va tashqi elektrolitlar tashkil qiladi. O'tkazgichlar lipid molekulalarining qutbsiz qismi – ikki qavatli dumlardan tashkil topgan dielektrik qavat orqali bo'lingan.

Lipidlar – dielektrik o'tkazuvchanligi $\varepsilon = 2$ dielektrlardan iborat. Tekis yuzli kondensator sig'imi

$$C = \frac{\varepsilon \varepsilon_0 S}{d},$$

bu yerda elektrik doimiylik $\varepsilon_0 = 8,85 \cdot 10^{12} \text{ } \Phi / \text{ } \mathcal{M}$, d – kondensator plastinkalari orasidagi masofa, S – plastinkalar yuzasi.

Solishtirma sig'im (yuza birligida)

$$C_{y\phi} = \frac{\varepsilon \varepsilon_0}{d}.$$

Bu yerda kondensator plastinkalari orasidagi masofani aniqlash mumkin, bu o'z navbatida lipid qavatlari orasidagi qalinlikni bildiradi,

$$d = \frac{\varepsilon \varepsilon_0}{C_{y\phi}} = \frac{8,85 \cdot 10^{-12} \cdot 2}{0,5 \cdot 10^2} \mathcal{M} \approx 3,5 \text{ } \mu\text{M}$$

Bu esa eksperimental yo'l bilan yig'ilgan biomolekulyar lipid qavatlarini qalinligiga to'g'ri keladi.

Membrana - nafaqat lipid molekulalaridan iborat biqatlam. Eksperimental tadqiqotlar natijalari shuni ko'rsatadiki, biologik membranalarida oqsil molekulalari ham mavjud.

Biologik membranalarining tuzilishini o'rganishda fizik tadqiqotlar katta rol o'ynaydi. Membranalar strukturasi (ya'ni membrana molekula atomlarining strukturaviy tuzilishi) haqida juda ko'p informatsiyalarni rentgenostrukturali analiz orqali olish mumkin. Bunda rentgen nurlarining difraksiyasi bo'yicha membranalarida o'tkazilgan tadqiqotlar lipid molekulalarining membranaga nisbatan tartiblangan joylanishini, ya'ni ikkilangan molekulyar qavati yog'li-kislotali dumlari bilan u yoki bu ko'rinishdagi parallel joylanishi; keyinchalik lipid molekulasini qutbli boshi va uglevodorod zanjiri oxiridagi metil guruhlari orasidagi masofani aniq o'lchash mumkinligini ko'rsatdi.

Biologik membranalarining strukturasi o'rganishda elektron–mikroskopik tadqiqotlarni qo'llash yana ham katta natijalarga erishishga

asos bo'ldi. Elektron mikroskop yordamida membranalarining uch qavatli tuzilishini o'rganishga muvaffaq bo'lishdi.

Membranalar tuzilishi bo'yicha eng oxirgi ma'lumotlar «zamorajivaniye – skol – travleniye» («muzlatish – bo'laklash – iz qoldirish») usuli asosida olingan. Bu usul bo'yicha hujayra suyuq azotda juda past temperaturada sovutiladi. Sovutilish katta tezlikda olib boriladi (1 sekundda 1000 gradusgacha). Bunda preparatdagi suv qattiq amorf holatga o'tadi. Undan so'ng hujayra maxsus pichoq yordamida mayda bo'laklarga bo'linib, vakuumga joylashtiriladi. Muzlagan suv tezda ajralib (bug'lanib), bo'lak yuzasini bo'shatadi (bu jarayon iz qoldirish (travleniye) deyiladi). Keyinchalik elektron mikroskop yordamida qoldirilgan izni (bo'lak yuzasidagi izni) suratga olishadi. Muzlagan membrana yorilayotganda hamma yo'nalishda bo'laklanishi mumkin, shu jumladan, ikki lipid monoqavat bo'yicha ham. Ana shunday bo'lakchalarning tadqiqoti membrana ichki tuzilishini ko'rish va tushunishga asos bo'lgan.

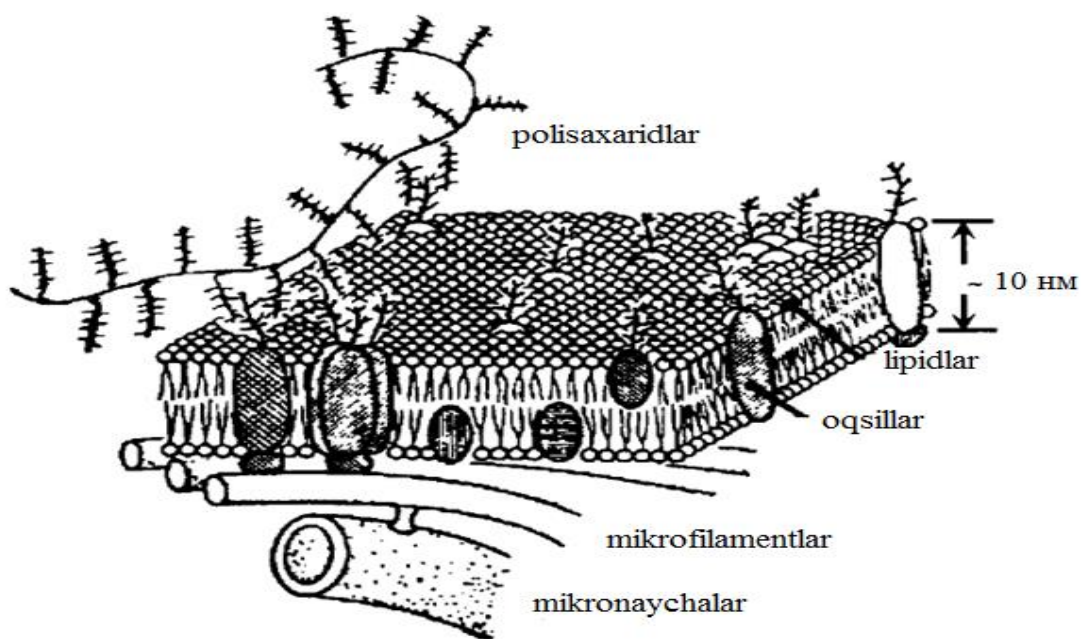
Bunday tadqiqotlar natijasida lipid biqatlamga botgan oqsil molekulalarining borligi aniqlandi. Bu esa membrana strukturasi tuzilishi to'g'risidagi tushunchani yana ham boyitdi.

6.4. Membrana strukturasi bo'yicha hozirgi zamon tasavvuri

Fizik va kimyoviy usullar yordamida to'plangan natijalar biologik membranalar tuzilishini yangi suyuq-mozaik modelini yaratishga asos bo'ldi (Singer va Nikolson, 1972). Singer va Nikolson fikriga ko'ra, biologik membrananing tuzilishini ikki qavatli fosfolipidlar (oqsil bilan) tashkil qiladi (6.2-rasm).

Lipidlar fiziologik sharoitda quyuq agregatli holatda bo'ladi. Bunday holatdagi membranani fosforli dengizda oqsil «aysberg»larining suzib yurganiga o'xshatish mumkin. Bunda fosfolipid va oqsillar nisbati barcha membranalarda bir bo'lmaydi, ammo umumiy holda, taxminan, bir xil, deb hisoblash mumkin.

Biologik membranalarda fosfolipid va oqsillardan tashqari boshqa kimyoviy birikmalar ham bo'ladi. Hayvon hujayrasi membranasida xolostrin (fosfolipid va oqsilga nisbatan) ko'proq bo'ladi. Bundan tashqari glikolipidlar va glikoprotoidlar ham bo'lishi mumkin.



6.2-rasm. Plazmatik membrananing suyuq mozaik modeli

Hozirgi vaqtda membrananing suyuq-mozaik modeli qabul qilingan.

Membranalar va uning oqsillarining murakkab kimyoviy tarkibini biokimyo fani o'rganadi. Membrana strukturasi asosini esa biofizika fani o'rganadi. Fosfolipid molekulalarining qutbli boshi – gidrofil, qutbsiz dumi esa – gidrofob deb nomlanadi. Bunday tuzilish boshqa xil tuzilishlarga nisbatan Gibbs energiyasining min miqdoriga to'g'ri keladi..

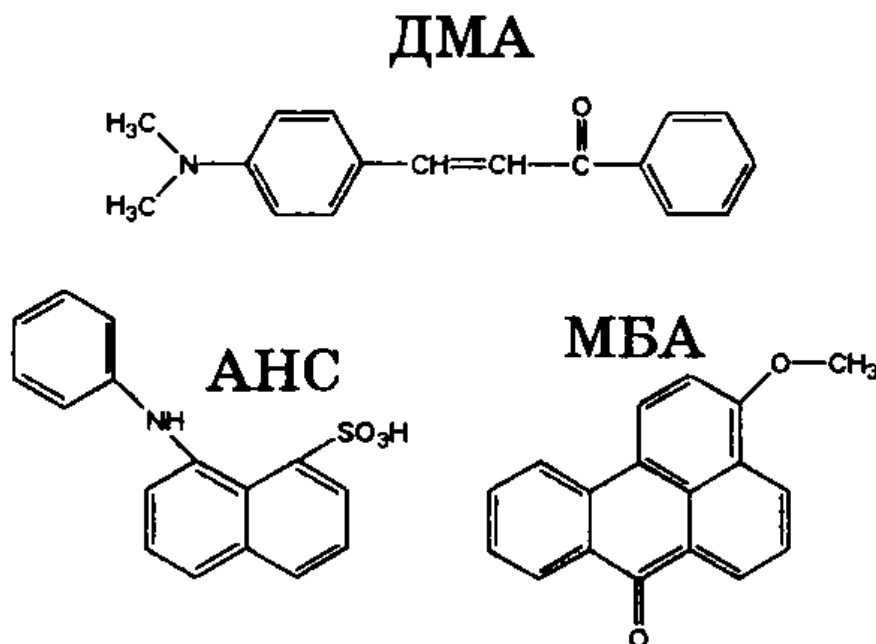
Membrana qavatlari orasida oqsil molekulalari qavatlarga perpendikulyar yo'nalishda harakat qilib, goh ustki va goh quyi qavatga qalqib chiqadi. Bunday harakat ko'pincha “Flip-flop hodisasi” deb ham yuritiladi.

6.5. Membranalar dinamikasi. Membranalarda fosfolipid molekulalarning harakati

Membrananing ishlash tartibi lipid biqavatning mikroyopishqoqligiga, fosfolipid molekulalarining membranadagi harakatchanligiga, membranali lipidlarning fazaviy holatiga bog'liq bo'ladi. Lipid biqavatning biofizik xarakteristikalarining me'yordan chetlanishi har xil turdagi patologiyalarga bog'liq. Hujayra fiziologiyasida biologik membranadagi fazaviy o'tishlar muhim rol o'ynaydi (Антонов В.Ф. и др. 2008).

Biologik membranalarining lipid fazasi fiziologik sharoitlarda (temperatura, bosim, atrof-muhitning kimyoviy tarkibi) quyuq agregat holatda bo'ladi. Bu holat flyuoessent analiz (flyuoessent zond va nishonlashlardan foydalangan holda), elektron paramagnit rezonans (EPR), spin zondlari va nishonlashlaridan foydalangan holda va yadro magnitli rezonans (YAMR) usullaridan foydalangan holda isbotlangan.

Normal holatda membrana flyuoessentlanmaydi. Membranada flyuoessent usuli orqali tadqiqot o'tkazish uchun flyuoessentziyalash qobiliyatiga ega membranaga molekula yoki molekularlar guruhini kiritish lozim, . DMX – dimetilaminoxalkon; MBA – 3-metoksibenzantron; ANS – I-anilin-naftalin-sulfonat va boshqalardan flyuoessent zondlari sifatida foydalanish mumkin (6.3-rasm).



6.3-rasm. Biologik membranalarni o'rganish uchun qo'llaniladigan ba'zi bir flyuoessentli zondlarning strukturasi

Flyuoessentli analiz fosfolipid molekularlarning membranada harakatchanligini, membranada lipid fazasining yopishqoqligini (membranalarining mikroyopishqoqligi) baholashni o'rganishga imkoniyat beradi. Flyuoessentsiya spektrlarini o'zgarishi orqali membranalarining mikroyopishqoqligini baholash mumkin, xuddi shunday membranani qutblangan nurlanish orqali nurlaganda *P* flyuoessentli nurlanishni qutblanish darajasi bo'yicha o'rganish mumkin. Qutblanish darajasi - *P* va membrananing mikroyopishqoqligi – η orasidagi bog'liqlik Perren va Yablonskiy formulasi orqali quyidagicha yoziladi:

$$\frac{1}{P} - \frac{1}{3} = \left(\frac{1}{P_0} - \frac{1}{3} \right) \left(1 + \frac{RT}{V\eta} \tau \right),$$

bu erda P_0 –siljimas molekulalarda nurni qutblanish darajasi, $R = 8.31 \text{ Dj/K} \cdot \text{mol}$ – universal gaz doimiysi, $T[K]$ – temperatura, V – flyuoressensiyali molekulani molyar hajmi, τ – qo'zg'atilgan holatni yashash vaqti.

Biqavatli lipidlarning agregat holati bo'yicha to'liq ma'lumotni EPR va YaMR radiospektroskopik usullar orqali olish mumkin.

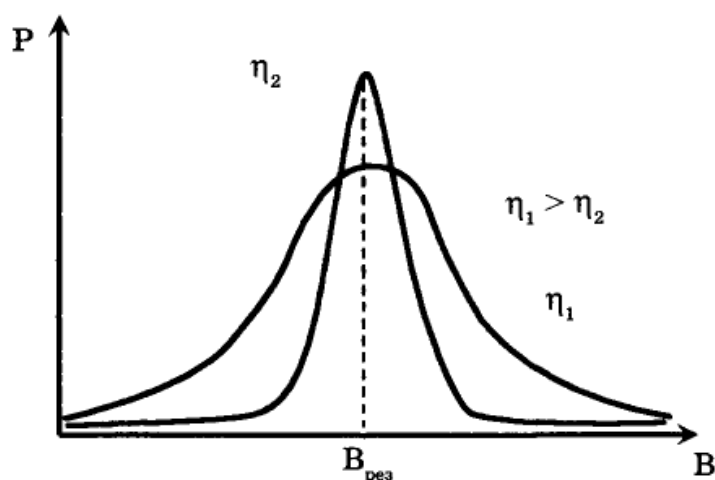
Elektron paramagnitli rezonans – bu tashqi magnit maydoniga joylashtirilgan, ν_{rez} rezonans to'lqin chastotasida paramagnit zarrachalar (kompensirlanmagan spinli elektronlar) sistemasini, elektromagnit to'lqin energiyasini yutishining to'satdan ortib ketishi.

Chastotaning rezonasli qiymati

$$\nu_{rez} = \frac{g\beta B}{h},$$

bu yerda B – magnit maydon induksiyasi, h –Plank doimiysi, g –gidromagnitli munosabat, yoki g –omil paramagnit zarrachalar tabiatiga bog'liq. Erkin elektron uchun $g = 0.927 \cdot 10^{-23} \text{ Dj/Tl}$ elektromagnit to'lqin chastotasini o'zgartirmasdan saqlash va B magnit maydon induksiyasini sekin-asta o'zgartirish amalda qulay hisoblanadi. Quyidagi munosabatda energiya yutilish rezonansni kuzatish mumkin:

$$B_{rez} = \frac{h\nu}{g\beta}.$$



6.4-rasm. Mikroyopishqoqlikning η (molekulalar harakatchanliklarining ko'payishi) kamayishida EPR spektrlari o'zgarishining sxematik tasvirlanishi

EPR spektri deb P elektromagnit to'liqini yutish quvvatini magnit induksiyasi kattaligi B dan bog'liqligiga aytiladi.

Atomlarning namuna uchun tanlangan molekulalari bilan o'zaro ta'siri qanchalik kuchli bo'lsa, EPR spektri keng bo'ladi. Zarrachalar orasida o'zaro ta'sir qanchalik kuchsiz (molekulalar harakatchanligi katta) bo'lsa, EPR spektri tor bo'ladi (6.4-rasm). EPR usuli bilan biologik obyektlarning tadqiqoti davomida olingan ma'lumotlar qanchalik qimmatli bo'lmasin, bu usul kamchiliklardan xoli emas. Biologik obyektga begona tur molekula-zondlari kiritilganda u obyektning strukturasi o'zgartiradi.

Yadroviy magnitli rezonans (YaMR) – magnit momentiga ega va tashqi magnit maydoniga joylashgan, ν_{rez} rezonans chastotali to'liqida atom yadrolari sistemasi elektromagnit to'liq energiyasini yutishini to'satdan kuchayish hodisasi hisoblanadi, bunda ν_{rez} :

$$\nu_{rez} = g_{ya} \frac{\mu_{ya} B}{h},$$

Bu yerda g_{ya} – Lande yadroviy ko'paytiruvchisi, har xil paramagnitli yadrolar uchun har xil bo'ladi, proton uchun $g_{ya} = 5.58$; μ_{ya} – yadroviy magniton, Bor magnitonining 1/1836 qismini tashkil qiladi.

Magnit momentiga ega bo'lgan yadrolar- 1_1H , ${}^{13}_6C$, ${}^{31}_{15}P$. Magnit momentiga ega bo'lmagan yadrolar - 4_2He , ${}^{16}_8O$, ${}^{12}_6C$. Biologik obyektlarda 1_1H – proton yadrosi ko'p saqlanadi, shuning uchun ularda YaMR usulini qo'llash anchagina qulay. EPR usuliga o'xshash YaMR usulida ham spektr qanchalik keng bo'lsa, demak yopishqoqlik katta va tadqiqot qilinadigan obyektida molekulalar harakatchanligi kam bo'ladi.

Flyuoressent, EPR va YaMR usullar orqali o'tkazilgan tadqiqotlar ko'rsatadiki, fosfolipidli molekulalarning membranadagi harakatchanligi nisbatan katta va yopishqoqligi kichik bo'ladi. Normal fiziologik sharoitlarda membrananing lipid qismi suyuq agregat holatda bo'ladi. Membrana lipidining yopishqoqligini kungaboqar yog'ining yopishqoqligi bilan solishtirish mumkin:

$$\eta \approx (30 - 100) mPa \cdot s$$

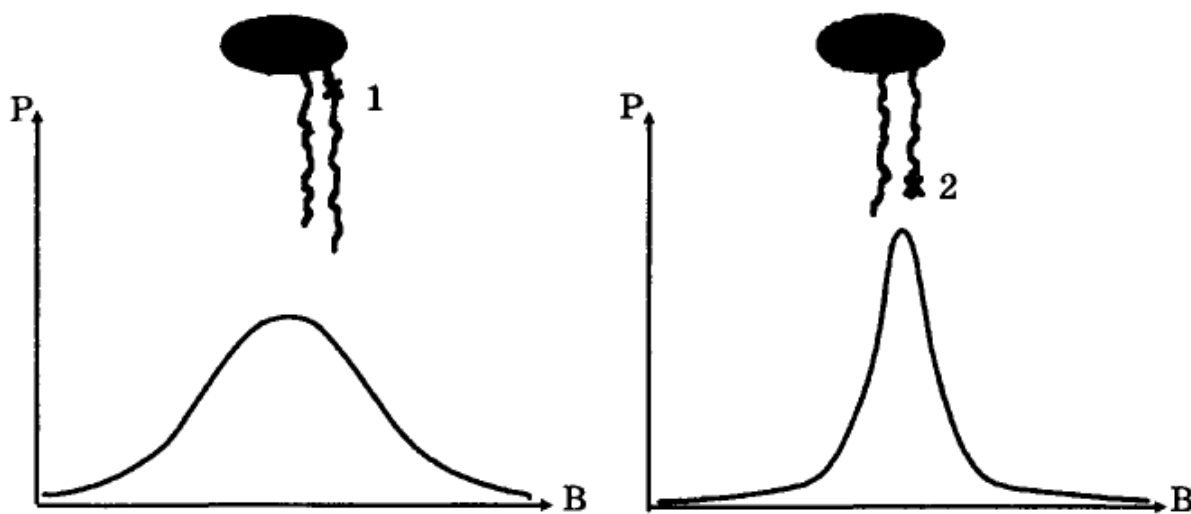
(taqqoslash uchun: suv yopishqoqligi $20^\circ S$ da $1 mPa \cdot s$ ni tashkil qiladi).

Membrana lipid atrofi oqsil-ferment mikroyopishqoqligining o'zgarishi ularning funksiyasiga to'satdan ta'sir qiladi. Ba'zi bir eksperimental tadqiqotlar shuni ma'lum qiladiki, kanserogenez jarayoni

membrananing lipid fazasi yopishqoqligining kamayishi bilan va teskarisi qarishi bilan yopishqoqlik o'sishini ko'rsatadi. Hozirgi kunda membrananing yopishqoqligini spin-zond usuli bilan o'lchash diagnostikasi ustida ish olib borilyapti.

Agar sinchkovlik nuqtayi nazardan qarasak, membrana lipid dumlari uchlaridagi mikroyopishqoqlik ularning qutbli boshlaridagiga nisbatan past. Bu ma'lumot EPR usuli orqali spin-belgilash foydalangan holda isbotlandi. Spin-belgilash fosfolipid molekulasini har xil joylariga joylashtirish yo'li bilan amalga oshadi. 6.5-rasmdan ko'rinib turibdiki ikkinchi holatda spin alomatlarga juda ham tor EPR spektri to'g'ri keladi, demak, 1-sohaga nisbatan 2-sohadagi fosfolipid molekulasida harakatchanlik katta. Shuning uchun ham membrananing o'rtasidagi fosfolipid molekulalari dumlarini o'zaro joylanishdagi tartiblanishi past.

Lipid molekulalarining yuqori darajadagi harakatchanligi lateral (yon tomon) diffuziyani keltirib chiqaradi. **Lateral diffuziya** – bu lipid va oqsil molekulalarining membrana tekisligidagi xaotik issiqlik o'rin almashinishidir. Lateral diffuziyada yonma-yon joylashgan lipid molekulalari sakrab o'rin almashinadi va bu jarayon natijasida molekula membrana yuzasi bo'ylab bir joydan ikkinchi joyga aralashib turadi.



6.5-rasm. Fosfolipid molekulasiga spin belgilashlarning ikki xil biriktirilish yo'li va har ikkala yo'l uchun EPR spektrlarining farqlanishi sxematik ko'rinishining akslantirilishi

Diffuziya jarayonida molekulaning t vaqt davomidagi o'rtacha kvadratik aralashishini S_{kv} Eynshteyn formulasi orqali baholash mumkin:

$$S_{kv} = 2\sqrt{Dt}.$$

S_{kv} bilgan holda lateral diffuziya koeffisienti D qiymatini aniqlash mumkin.

Hujayra membranasi yuzasi bo'ylab molekulalarning o'rin almashinib harakatlanishini t vaqt ichida flyuoressent usuli asosida tajribada aniqlangan. Flyuoressentli belgilash molekulalarni flyuoressentlaydi, ya'ni bunday molekulalarni hujayra yuzasidagi harakatini kuzatish mumkin.

Eksperimentlar shuni ko'rsatdiki, fosfolipidli molekulalarning eritrosit membrana yuzasi bo'ylab o'rtacha kvadratik joy almashinishi bir sekunda 5 mkm ni tashkil qiladi, bu esa hujayra o'lchamiga to'g'ri keladi. Shunday qilib, bir sekunda molekula uncha katta bo'lmagan hujayraning butun yuzasini aylanib chiqishi mumkin. Oqsil molekulalarning o'rtacha kvadratik joy almashinishi bir sekunda 0.2 mkm ni tashkil qilishi aniqlangan ($1\text{ mk} = 10^{-6}\text{m}$, 1 mikrometr bu 1 mikron).

Eynshteyn formulasi orqali qilingan hisob-kitoblar shundan dalolat beradiki, lipidlar uchun lateral diffuziya koeffisienti $D_{lip} \approx 6 \cdot 10^{-12}\text{m}^2/\text{s}$, oqsillar uchun $D_{oq} \approx 10^{-14}\text{m}^2/\text{s}$.

Lateral diffuziya natijasida molekulalarning sakrashlar soni (sekunda) bir joydan boshqa joyga quyidagi formula orqali aniqlanadi:

$$v = 2\sqrt{3}\frac{D}{f},$$

bu yerda f – molekulani membranada egallangan yuza maydoni.

Fosfolipid molekulalari uchun $D_{lip} = 6 \cdot 10^{-12}\text{m}^2/\text{s}$, $f \approx 7 \cdot 10^{-19}\text{m}^2$ bo'ladi. Bu qiymatlar bo'yicha sakrashlar tezligi $v = 3 \cdot 10^7\text{s}^{-1}$ tashkil qiladi. Shunday qilib, har qaysi molekula bir sekunda membrana yuzasi bo'ylab o'rtacha o'n millionlab joy almashinishadi, ya'ni har bir sakrashga ketgan vaqt $\tau = 10^{-7} - 10^{-8}\text{c}$ ni tashkil qiladi.

Flip-flop – bu fosfolipid molekulalarning membrana qalinligi bo'ylab diffuziyasi.

Lipidli membrana modellarida –liposomalarda molekulalarning bir qavatdan ikkinchisiga sakrash (flip-flop) tezligi spin belgilash usuli yordamida aniqlangan.

Eksperimental tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, molekulalarning membrana biqavatning bir yuzasidan ikkinchisiga sakrashi (flip-flop)

lateral diffuziyadagi sakrashlar (joy almashinishlar) jarayoniga nisbatan sekin yuz beradi. Fosfolipid molekulasini bir flip-flop sodir bo'lishiga sarflangan o'rtacha vaqt (T – 1 soat) o'n milliardlab marta ko'p molekulani membrananing yuzasi bo'ylab bir joydan ikkinchi joyga o'tishini o'rtacha vaqtiga (lateral diffuziyadagi) nisbatan. Bunday holat membrananing ishlash jarayoni uchun katta ahamiyatga ega. Bu membrananing molekulyar strukturasi, uni anizotropiyasini (bixelmasligini), lipid va oqsil molekulalarining joylanish assimetriyasini (membrana qabatlariga nisbatan) va ma'lum bir oqsil-fermentlarning membrana ko'ndalangiga nisbatan joylanishini (orientasiyasi) aniqlaydi. Bularning hammasi moddani membrana orqali maqsadli yo'naltirilganligi uchun katta ahamiyatga ega (Антонов В.Ф. и др., 2008).

6.6. Membrana lipidlarida fazaviy o'tishlar va fizik holatlar

Har xil temperatura, bosim va kimyoviy komponentlar konsentrasiyasida moddalar gaz, suyuq, qattiq hamda plazma holatlarida bo'lishi mumkin. Kristallik, ya'ni qattiq holatda modda har xil fazaviy holatlar bo'lishi mumkin (kristallik modifikasiyalar). Bitta moddaning har xil kristallik modifikasiyalari bo'lishi mumkin, masalan, uglerodning – grafit va olmos fazalari.

O'rta maktab dasturidan bizga ma'lumki, qattiq jismning xarakterli xususiyatlari bu uning xususiy hajmi, ko'rinishi, mexanik mustahkamligi; suyuqlikniki – uning xususiy hajmi, mexanik mustahkamligini o'zgartirishga nisbatan elastiklikka ega emasligi va oquvchanligi.

Qattiq jism zarrachalarining joylanishi bo'lishi mumkin kristallik (zarrachalarning masofada joylanishi bo'yicha uzoqqa cho'zilgan tartiblanish, kristalik chambara), xuddi shunday amorf ham, shisha (atom va molekulalarning o'zaro joylanishi bo'yicha uzoqqa cho'zilgan tartiblanishga ega emas).

Qattiq amorf jism va suyuqlik orasidagi farq bu uzoqqa cho'zilgan tartiblanishning bor yoki yo'qligida emas, balki zarrachalarning harakat xarakteriga bog'lik. Muvozanat holat yaqinida molekulalar suyuq va qattiq holatda tebranma (ba'zi hollarda aylanma) harakatda bo'ladi. Ma'lum bir o'rtacha vaqtdan so'ng (“muqim hayot vaqti”) – molekulani

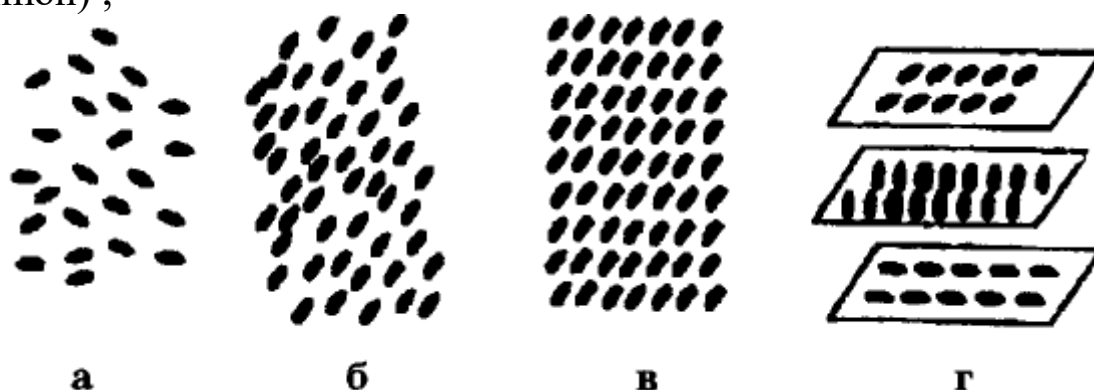
boshqa muvozanat holatiga o'tishi. Farq shundaki, suyuqlikdagi tinch hayot vaqt davomiyligi qattiq jismnikiga qaraganda ancha qisqa.

Biqavatli lipid membranalar fiziologik sharoiti– suyuq holatdagida membranadagi fosfolipidli molekulalarning muqim hayot vaqti qisqa: $\tau = 10^{-7} - 10^{-8} \text{ c}$.

Molekulalarning membranada joylanishi ma'lum bir uzoq tartibda o'rnatilgan bo'ladi. Fosfolipid molekulalari ikki qavatda joylashgan bo'lib, ularning gidrofobli dumlari, taxminan, bir-biriga paralleldir. Qutbli gidrofil boshlarini yo'naltirilganligida tartiblanish mavjud.

Fizik holati molekulalarning joylanishida va o'zaro oriyentatsiyasida olis tartiblanish mavjud bo'lgan, agregat holatda esa suyuq bo'lgan faza suyuq kristallik faza deyiladi.

Barcha moddalarda ham suyuq kristallar hosil bo'lmaydi, faqat "uzun molekulali" moddalardagina hosil bo'lishi mumkin. Uzun molekulalar bir-biriga parallel oriyentirlangan bo'lganda har xil suyuq kristalli strukturalar bo'lishi mumkin (6.6-rasm 6, B, r): Masalan: nematik (ipsimon);



6.6-rasm. Molekulalarning joylanishi: a) Amorfli faza; suyuq kristallik holat; 6) Nematik faza; B) Smektik faza; r) Xolestik faza

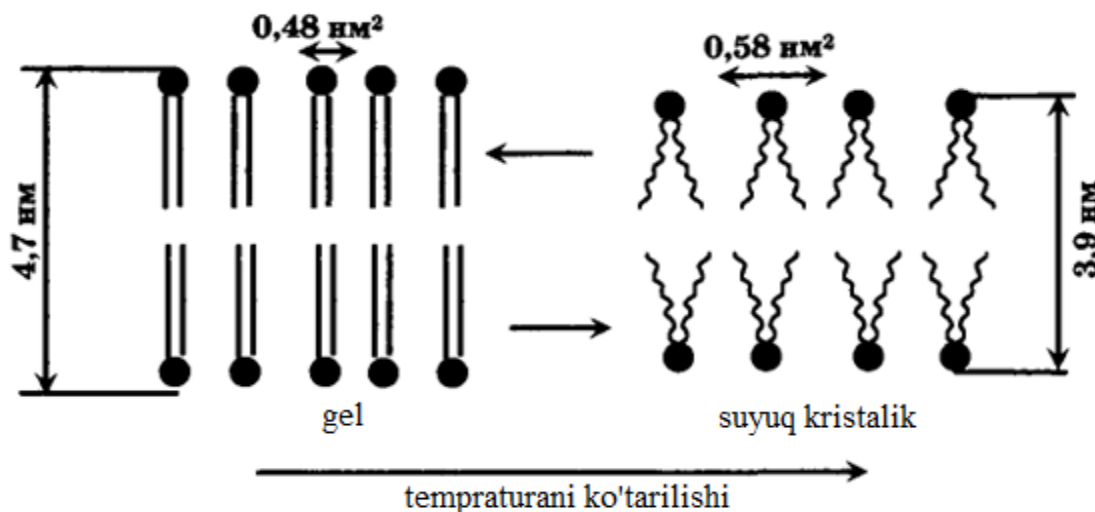
smektikli (sovunsimon) – molekulalar bir-biriga parallel va qavat ko'rinishida joylashgan bo'ladi; xolesterik– molekulalar bir tekislikda bir-biriga nisbatan parallel joylashgan bo'lib, har xil qavatlarda molekulalarni oriyentatsiyasi har xil bo'ladi (ma'lum bir burchakka burilgan berilgan qavatga nisbatan boshqa qavatdan ko'ra).

Biologik membranalarining biqavatli lipid fazasi smektik suyuq kristalli holatga to'g'ri keladi.

Suyuq kristalli strukturalar temperatura, bosim, kimyoviy tarkib va elektr maydon o'zgarishlariga juda ham sezgir bo'ladi. Bu esa o'z navbatida lipid biqavatli membranalarining dinamikasini aniqlaydi, ya'ni tashqi muhitning o'zgarishlariga strukturaviy o'zgarishlar bilan javob

beradi. Sharoit o'zgarishi bilan fazaviy holat o'zgarishlari yuz berishi mumkin (masalan, gaz holatidan suyuq holatga, suyuq holatdan qattiq holatga, bir kristallik modifikasiyadan boshqasiga).

Rengenostukturali, radiospektroskopiya, flyuoressent analiz, infraqizil spektroskopiya va boshqa fizik tadqiqotlarda berilganiga ko'ra, fosfolipidli membranada temperaturani pasayishi bilan suyuq kristallik holatdan gel holatga o'tish yuz beradi, bunday holatni shartli ravishda qattiq kristallik deb nomlashadi (6.7-rasm).



6.7-rasm. Temperaturaning o'zgarishida membrana strukturasi o'zgarishi, suyuq kristalik holatdan gel holatiga va teskarisiga

Gel holatida molekulalarning joylashishi suyuq kristalik holatga nisbatan yuqori tartibli hisoblanadi. Gel fazasidagi fosfolipid molekulalarining uglevodorodli gidrofob dumlari bir-biriga to'la cho'zilgan aniq parallel ko'rinishga ega (to'la trans-konformasiya ega). Suyuq kristallik holatda issiqlik harakati natijasida trans-gosh-o'tishlar sodir bo'ladi: molekula dumlari qayrilgan, ularning bir-biriga parallelligi ba'zi joylarda buzilgan, ayniqsa, membrana o'rtasida buzilish jiddiy.

Membrana qalinligi suyuq kristallik holatdagi nisbatan gel fazasida katta bo'ladi (6.7-rasm). Biroq qattiq kristallik holatdan suyuq kristallik holatga o'tganda hajm bir muncha kattalashadi, chunki har bir molekulaga to'g'ri keladigan yuza birlik (0.48 nm^2 dan to 0.58 nm^2 gacha) membranada deyarli darajada ko'payadi. Qattiq kristallik holatdagi tartiblanish yuqori bo'lganligi sababli suyuq kristallik holatdagiga qaraganda entropiya miqdori ham past.

Membrana normal ishlab turishi uchun u suyuq kristallik holatda bo'lishi shart. Shuning uchun ham tirik sistemalarda atrof-muhit

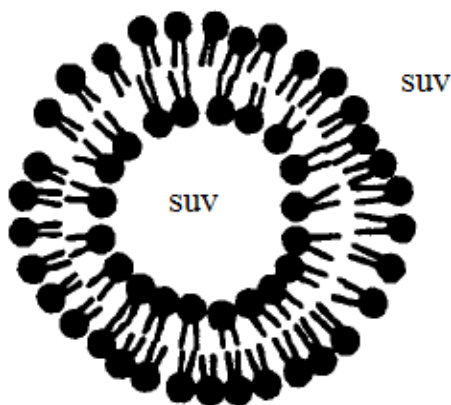
temperaturasi davomiy pasayib turganda fazaviy o'tishlar temperaturasining pasayishini ta'minlash maqsadida membranada kimyoviy strukturaning adaptatsiyali o'zgarishini kuzatish mumkin.

V.F.Antonov ishlarida isbotlanganki, fazaviy o'tishlarda, gel kristalik holatdan suyuq kristalik holatga va teskari o'tishlarda lipid biqavatda 1– 3 *nm* radiusli ikki tomoni ochiq kanal hosil bo'ladi, bunda membranadan tashqaridan ichkariga va ichkaridan tashqariga ionlar va quyi molekulali moddalarga o'tish imkoniyati mavjud bo'ladi. Buning natijasida fazaviy o'tish temperaturasida keskin ravishda membrananing ion o'tkazuvchanligi ko'payadi.

Membranalarda ion o'tkazuvchanlikning oshishi hujayrani krio shikastlanishdan (hujayradan suv va tuzlarning chiqib ketishi hisobidan sodir bo'lishi mumkin bo'lgan holat) qutqarishi mumkin. Ma'lumki, membrana orqali ionlarning o'tkazilishi biopotensiallarning shakllanishi asosida turadi. Ion o'tkazuvchanligining o'zgarishi nerv impulsining hosil bo'lishiga sabab bo'ladi.

6.7. Lipid membranali modellar

Lipasomalar (Антонов В.Ф. и др., 2008) yoki fosfolipidli pufakchalar (ko'pik) ko'pincha quruq fosfolipidlarni yoki lipidli eritmani suvga sachratgandagi bo'rtish natijasida hosil bo'lishi hisoblanadi. Bunda biomolekulyar lipidli membrananing o'z-o'zini qurishi yuz beradi. Gibbsni minimum energiyasiga yopiq sferik birlamellyarli membrana ko'rinishi javob beradi. Bunda hamma qutblanmagan gidrofobli dumchalar membrana ichida bo'ladi va ularning hech biri qutblangan suv molekulalari bilan tutashmagan (6.8-rasm).



6.8-rasm. Bir qavatli liposoma qurilishining sxemasi.

Ammo ko'p hollarda sferik bo'lmagan ko'plab mellyarli liposomalar hosil bo'lishadi, ular ko'pqavatli lipasomalar bo'lib, bir necha biomolekulyarli qavatlardan iborat.

Ko'pqavatli liposomani alohida biomolekulyar qavatlari suv muhiti bilan ajratilgan bo'ladi. Lipid tabiatiga ko'ra lipid qavatlarini qalinligi 6.5 – 7.5 *nm*, ular orasidagi masofa 1.5 – 2 *nm* bo'ladi. Ko'p qavatli liposomalar diametri 60 *nm* dan to 400 *nm* gacha tebranib turishi mumkin.

Bir qavatli liposomalarni har xil usullar bilan olish mumkin, masalan, ko'p qavatli liposoma suspenziyasidan. Bunday usulda olingan bir qavatli liposomalar diametri 25–30 *nm* tashkil qiladi. Bir qavatli liposomalar olishning boshqa usullari ham ishlab chiqilgan, shu jumladan, 400 *nm* diametrigacha va undan yuqori.

Liposomalar, ma'lum bir ma'noda, o'zida hujayrani ifodalaydi. Ulardan hujayra membranasining tadqiqotida model sifatida foydalaniladilar.

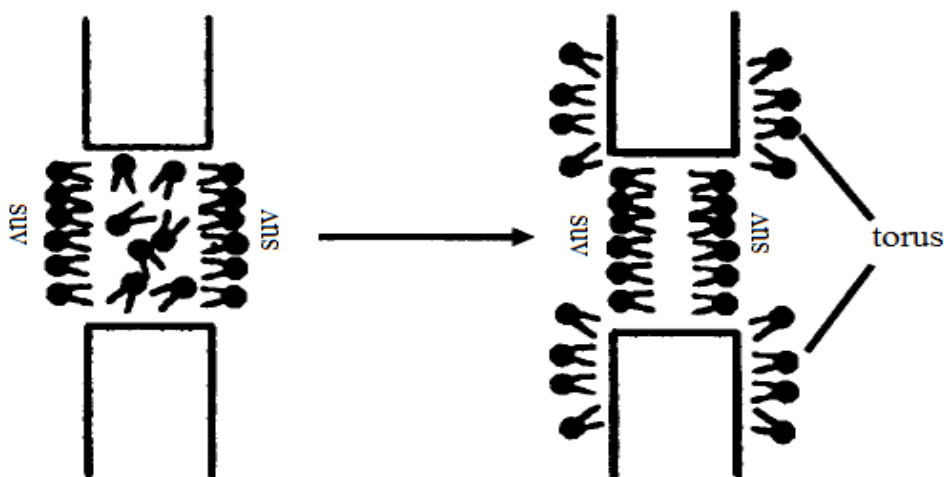
Liposomalarni to'g'ridan to'g'ri meditsinada qo'llash usuli aniqlandi. Masalan, lipasoma ichiga dori preparatini joylash va fosfolipidli mikrokapsula sifatida foydalanib, ma'lum organ va to'qimaga yetkazish mumkin. Liposomalar taksikologik hisoblanmaydi (lipidlarni to'g'ri tanlaganda), organizm orqali to'la o'zlashtiriladi, ba'zi biologik to'siqlarini yengib o'tishga qodir. Misol uchun, insulin liposomaga joylashtirilgan hazm qiluvchi fermentlar ta'siridan himoyalangan. Hozirgi kunda liposomalardagi preparatni og'iz orqali yutish masalalari ustida ish olib borilyapti, bu usul diabetiklarni sistematik ukol qilishdan qutqaradi, bu o'z navbatida davolash usullarini ancha yengillashtirgan bo'ladi. Shishlar, fermentativ yetishmaslik, ateroskleroz kasalliklarini davolashda liposomal terapiya usullari ustida ish olib borilyapti.

Buning uchun liposomaga oqsil molekula biriktiriladi – antigen organ-nishon membranasiga muvofiq antijism hisoblanadi. Liposomalar qon oqimi orqali butun organizmga tarqaladi va organ-nishon yaqiniga borganda to'xtaydi.

Qo'lga kiritilgan yutuqlarga qaramasdan hali ancha yechilmagan muammolar ko'p.

Yassi biqavatli lipidli membranalar (BLM) – model membranalarining boshqa bir turi. Bunday membranalarni suv muhitida botirilgan diametri 1 mm ga yaqin kichik teshikli plastmassadan qilingan

plastinkalarda hosil qilish mumkin. Teshikka bir tomchi lipid eritmasi (spirtida, xloroformda, geptan yoki boshqa eritmalarda) tomiziladi. Erituvchi eritmadan suvga ajralib chiqib, teshik yuzasida lipid pardasi qoladi. Bu parda birdaniga to 6 nm qalinlikdagi biomolekulyar qavat hosil bo'lguncha shakllana boshlaydi. Teshik atrofida ortiqcha lipid to'planadi o'rama-torus ko'rinadi (6.9-rasm).



6.9-rasm. Yassi biqavat lipid membrananing hosil bo'lishi

Yassi lipidli membranalar liposomalar qatorida membranalarining elektrik xususiyatlarini, ularning o'tkazuvchanligini va boshqa ilmiy izlanishlarni model sifatida o'rganishda keng foydalaniladi. Biologik membranalarining bir necha funksiyalarini membranalarining modeli orqali o'rganadilar. Membrana modeliga molekula-tashuvchilar kiritib, biologik transportni modellashtirish mumkin.

6.8. Biologik membranalar orqali moddalarning o'tkazilishi

Tirik sistemalar – ochiq sistemalar. Shuning uchun biologik membranalar orqali moddalarning o'tishi – hayotiy zaruriy shartlardan biri hisoblanadi. Membranalar orqali moddalarning o'tishi bilan hujayra metabolizmi, bioenergetik, biopotensiallarni vujudga kelishi, nerv impulslarining generatsiyasi va hokazo jarayonlar borishi bilan chambarchas bog'liq. Moddalarning membranalar orqali o'tkazilishining buzilishi har xil patologik holatlarni vujudga kelishiga sabab bo'ladi.

Elektrokimyoviy potensial tushunchasi membranalar orqali moddalarning o'tkazilishini tushuntirishda katta ahamiyatga ega.

Berilgan moddaning kimyoviy potentsiali μ_k deb shunday kattalikka aytiladiki, miqdor jihatdan shu moddani 1 moliga tegishli Gibbs energiyasiga teng.

Kimyoviy potensial quyidagi formula orqali aniqlanadi:

$$\mu_k = \left(\frac{\partial G}{\partial m_k} \right)_{P, T, m_{l \neq k}}.$$

Bu yerda G – Gibbs energiyasi, m_k - o'lchanayotgan modda miqdori, P - bosim, T - temperatura, $m_{l \neq k}$ - boshqa moddalar miqdori. Bu jarayonda P , T , $m_{l \neq k}$ - doimiy bo'lishi shart.

C modda konsentrasiyalari eritma qo'shilganda:

$$\mu = \mu_0 + RT \ln C,$$

Bu yerda μ_0 - standart kimyoviy potensial, miqdor jihatdan berilgan moddaning kimyoviy potensialiga teng (1 mol/l eritmadagi konsentrasiyasi).

Elektrokimyoviy potensial $\tilde{\mu}$ - shunday kattalikki, miqdor jihatdan, elektr maydonga joylashtirilgan, berilgan moddaning 1 molidagi Gibbs (G) energiyasi miqdoriga teng.

Eritmalar qo'shilgandagi holat uchun:

$$\tilde{\mu} = \mu_0 + RT \ln C + ZF\varphi, \quad (6.8.1)$$

Bu yerda $F = 96500 \text{ Кл / моль}$ - Faradey soni; Z – elektrolit ioni zaryadi, φ - elektr maydonining potentsiali, $T[K]$ - temperatura.

Biologik membranalar orqali moddalar o'tkazilishini ikki asosiy tipga ajratish mumkin: passiv va aktiv.

6.9. Moddalarning membrana orqali passiv o'tuvchanligi

Passiv o'tuvchanlik – moddaning elektrokimyoviy potentsiali (6.8.1) katta bo'lgan joydan elektrokimyoviy potentsiali kam bo'lgan joyga o'tishiga aytiladi.

Passiv o'tuvchanlik Gibbs energiyasining kamayishi hisobidan sodir bo'ladi, shuning uchun bu jarayon energiya sarflanmasdan o'z-o'zidan yuz beradi..

$$\tilde{\mu}_1 > \tilde{\mu}_2$$

$$\tilde{\mu}_1$$

$$\tilde{\mu}_2 \quad J_m$$

Passiv o'tuvchanlik yo'nalishi

Passiv o'tuvchanlikda modda oqimini zichligi j_m Teorel tenglamasi orqali yoziladi

$$j_m = -UC \frac{d\tilde{\mu}}{dx}, \quad (6.9.1)$$

Bu yerda U - zarrachalarning harakatchanligi, C - konsentrasiya. Minus alomat o'tuvchanlikning μ kam bo'lgan yo'nalish tomon borishini ko'rsatadi. Modda oqimini zichligi – shunday kattalikki, miqdor jihatdan vaqt birligida yuza maydoni birligidan (o'tkazuvchanlik yo'nalishiga perpendikulyar) o'tkazilgan modda miqdoriga teng:

$$j_m = \frac{m}{S \cdot t} \left(\frac{\text{mol} \cdot \text{b}}{\text{m}^2 \cdot \text{c}} \right).$$

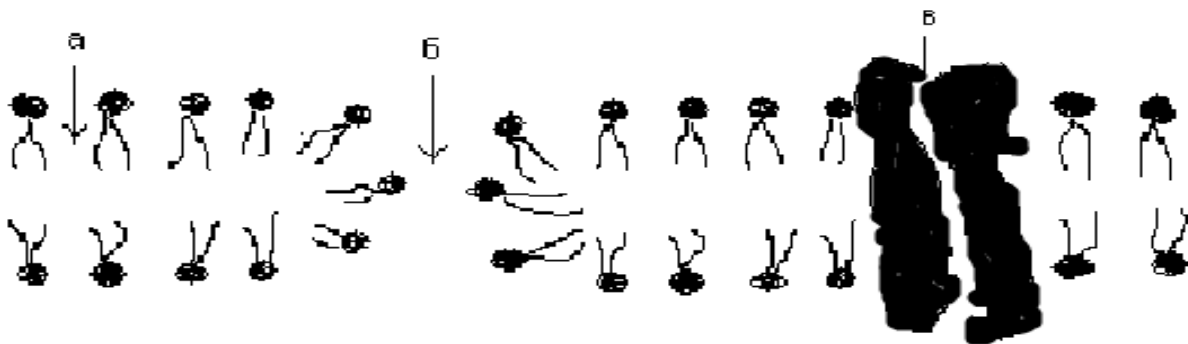
(6.8.1) ni (6.9.1) ga qo'yib Nernst-Plank tenglamasini olamiz

$$j_m = -URT \frac{dC}{dx} - UCZF \frac{d\varphi}{dx}. \quad (6.9.2)$$

Shunday qilib, passiv o'tkazuvchanlikda moddalarning o'tishiga ikki sabab bo'lishi mumkin - dC/dx konsentratsiyasi va $d\varphi/dx$ elektrik potensial gradientlari. Gradientlar oldidagi minus alomat shuni ko'rsatadiki, konsentratsiya gradienti konsentratsiyasi katta bo'lgan joydan konsentratsiyasi kam bo'lgan joyga moddaning o'tishi va elektrik potensial gradienti esa potentsiali katta bo'lgan joydan kichik bo'lgan joyga musbat zaryadlarning o'tishiga sabab bo'ladi.

Ba'zi hollarda – bu ikki sabab bir-biriga bog'liq bo'lgan paytlarda – passiv o'tkazuvchanlik teskari yo'nalishda yuz berishi mumkin. Agar (6.9.2) da ikkinchi had birinchi haddan moddalari bo'yicha katta bo'lganda konsentratsiyasi kam bo'lgan joydan konsentratsiyasi ko'p bo'lgan joyga moddalar o'tishi mumkin. Agar (6.9.2) da birinchi had ikkinchi haddan modulari bo'yicha katta bo'lsa, potentsiali kam bo'lgan joydan potentsiali katta bo'lgan joyga moddalar o'tishi mumkin.

Diffuziya – moddalarning o'z-o'zidan ko'chishi, konsentratsiyasi katta bo'lgan joydan konsentratsiyasi kam bo'lgan tomonga molekullarning xaotik harakati natijasida ro'y berishi mumkin bo'lgan hodisa (6.10-rasm).



6.10-rasm. Membrana orqali sodir bo'ladigan oddiy diffuziyaning asosiy ko'rinishlari: a) Lipid biqavat orqali; b) Lipid biqavat g'ovaklari orqali; v) Oqsil g'ovaklari orqali

6.10. Moddalarning membrana orqali aktiv o'tkazuvchanligi

Aktiv o'tkazuvchanlik – moddalarning elektrokimyoviy potentsiali kichik bo'lgan joydan elektrokimyoviy potentsiali katta bo'lgan joyga o'tishi tushuniladi, bu jarayon quyidagi sxemada tasvirlangan:

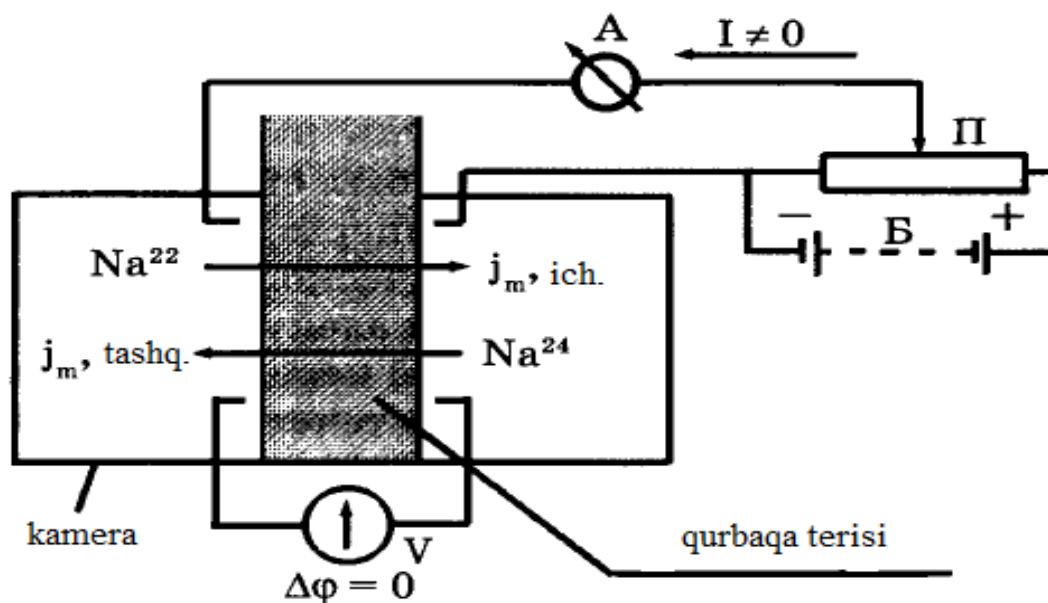
$$\begin{array}{c} \tilde{\mu}_1 > \tilde{\mu}_2 \\ j_m \quad \tilde{\mu}_1 \quad \tilde{\mu}_2 \end{array}$$

Aktiv o'tkazuvchanlik yo'nalishi

Aktiv o'tkazuvchanlik membranada Gibbs energiyasining o'sishi orqali yuz beradi, shuning uchun bunday jarayon o'z-o'zidan sodir bo'lmaydi. Bunday jarayon ATFni makroergik bog'lamlarida to'plangan energiyani sarflanishi hisobidan sodir bo'ladi.

Biologik membranalaridan moddalarning aktiv o'tishi katta ahamiyatga ega. Aktiv o'tish hisobidan organizmda konsentrasiya gradiyenti, elektrik potentsiallar gradiyenti, bosim gradiyenti va hokazolar hosil bo'ladi. Bunday gradiyentlar organizmda hayotiy jarayonlarning borishini ushlab turadi, ya'ni organizmni muvozanatsiz holatini saqlab turadi.

Membranalardagi moddalarning aktiv o'tishini Ussing birinchi bo'lib 1949-yilda natriy ionlarining qurbaqa terisidan o'tkazuvchanligi misolida ko'rsatib berdi (6.11-rasm).



6.11-rasm. Ussing tajribalarini sxemasi
(A– amperimetr, V–voltmetr, B– batarey, P– potentsiometr).

Ussingning eksperimental kamerasi, Ringerni normal eritmasi bilan to'ldirilgan bo'lib, toza alohidalashgan qurbaqa terisi bilan ikkiga bo'lingan. Qurbaqa terisi orqali chapdan o'ngga tashqi yuzadan ichki yuza bo'ylab va o'ngdan chapga ichki yuzadan tashqi yuza bo'ylab ion oqimini kuzatilgan.

Passiv transportni akslantiruvchi Teorella tenglamasidan Ussing-Teorella tenglamasi kelib chiqadi, bunda passiv transport holatida bu oqimlarning munosabatini ko'rsatadi:

$$\frac{J_{m,ich}}{J_{m,tash}} = \frac{C_{tash}}{C_{ich}} e^{\frac{ZF\Delta\varphi}{RT}}$$

Ringer eritmasini taqsimlovchisi qurbaqa terisida potentsiallar farqi ($\varphi_{ich} - \varphi_{tash}$) hosil bo'ladi– terini ichki qismi tashqi tomonga nisbatan musbat potentsialga ega. Ussing qurilmasida (6.11) kuchlanishni kompensatsiyalovchi blok mavjudki, uning yorlamida nolga teng bo'lgan potentsiallar farqi qurbaqa terisida o'rnatiladi, bu holatni voltmetr nazorat qilib turadi.

Bundan tashqari terining tashqi va ichki tomonlarida bir xil ion konsentratsiyasi ($C_{tashq.} = C_{ich.}$) saqlanib turildi.

Agar natriyni teri orqali o'tkazilishi faqat passiv transport orqali aniqlanganda, unda Ussing-Torell tenglamasiga ko'ra $J_{m,ich.}$ va $J_{m,tashq.}$ oqim bir-biriga teng bo'lib qolardi:

$$J_{m,ich.} = J_{m,tashq.}$$

Membrana orqali yig'indi oqim nolga teng bo'lib qolardi. Ammo ampermetr yordamida aniqlanishicha, tajriba sharoitida (elektrik potentsial va konsentratsiya gradiyentlari bo'lmagan) baqa terisidan elektrik tok I oqimi o'tadi, demak, bir tomonlama zaryadlangan zarrachalarning ko'chishi ro'y beradi. Elektr toki oqimi teri orqali tashqi muhitdan ichki muhitga o'tib turishi aniqlangan.

Atomlarni nishonlash usuli orqali aniqlangan natriy oqimi tashqaridagiga nisbatan ichkarida ko'p bo'ladi $J_{m,ich.} > J_{m,tashq.}$. Buning uchun eksperimental kameraning chap eritmasiga Na^{22} o'ng tomonidagiga esa Na^{24} radioaktiv izotoplar kiritilgan. Na^{22} ni parchalanishi qattiq γ kvant nurlanish, Na^{24} esa yumshoq β nurlanish orqali yuz beradi. γ, β nurlanishlarni qayd qilish natijasi asosida aytish mumkinki Na^{22} oqim Na^{24} oqimga nisbatan katta.

Eksperimentda berilganlar shundan dalolat beradiki, baqa terisi orqali o'tayotgan natriy ionlar passiv transport tengalimasiga bo'ysunmaydi, demak, oqim aktiv o'tkazuvchanlik xarakteriga ega.

6.11. Elektrogen ionli nasoslar

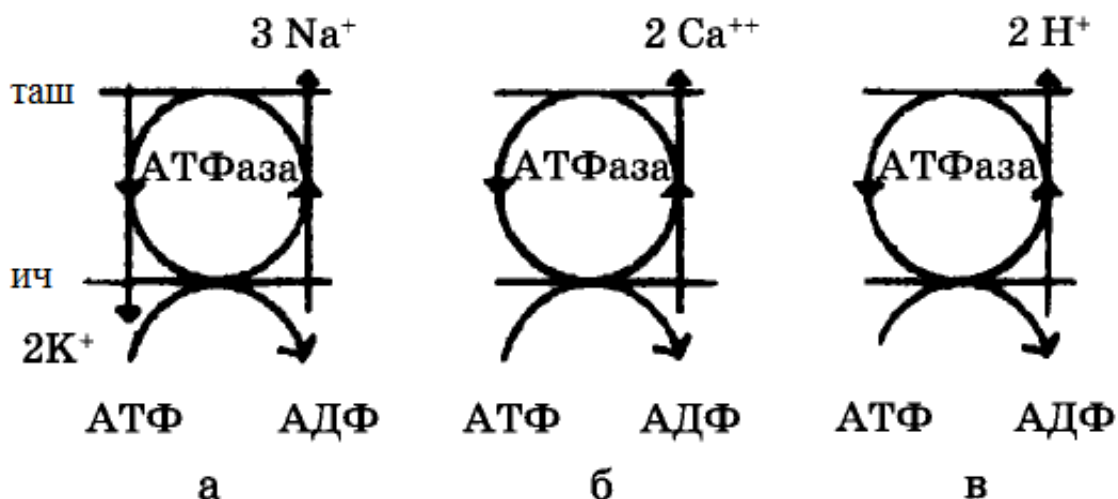
Hozirgi zamon tasavvurotiga binoan ATF gidrolizining erkin energiyasi hisobidan ishlovchi (integral oqsillarni (transportli ATFazalar) maxsus sistemalari) biologik membranalarda ionli nasoslar mavjud, (Антонов В.Ф. и др., 2008).

Hozirgi kunda membrana orqali ionlarning aktiv o'tkazuvchanligini ta'minlanadigan elektrogen ionli nasoslarning uch xili aniqlangan (6.12-rasm).

ATF fazalar transporti orqali ionlarning ko'chirilishi hujayra metabolizmi energiyasi hisobidan kimyoviy reaksiyalarning ko'chirish jarayonlari bilan o'zaro bog'liqligi hisobidan yuz beradi.

ATFning parchalanishi hisobidan K^+ - Na^+ - ATFazalarning ishlashida hujayrada ikki kaliy ioni kiritiladi va bir vaqtning o'zida hujayradan uchta natriy ioni chiqariladi. Shunday qilib, hujayrada hujayralararo muhitga nisbatan yuqori kaliy va past natriy ionlari konsentrasiyasi yuzaga keladi, bu esa katta fiziologik ahamiyatga ega.

ATF gidroliz energiyasi hisobidan Ca^{2+} -ATFazada ikkita kalsiy ioni keltiriladi, H^+ - pompe esa – ikkita proton.



6.12-rasm. Ion nasoslarinin g ko'rinishlari: a) - K^+ - Na^+ - ATFaza sitoplazmatik membranalarda (K^+ - Na^+ - nasos); b) - Ca^{2+} ATFaza (Ca^{2+} - nasos); v) - H^+ - mitaxondriya, xloroplastlardagi energiya bog'lovchi membranalardagi ATFaza (H^+ nasos, yoki protonli pompa).

ATFaza ioni ishini molekulyar mexanizmi oxirigacha o'rganilmagan. Shunga qaramasdan, bu murakkab fermentativ jarayonning asosiy etaplari shakllana boshlagan. K^+ - Na^+ - ATFazalar holida (qisqa ifodalash maqsadida E bilan belgilaymiz) ATFni gidrolizi bilan bog'liq holda yetti etapdan iborat ion ko'chirish mavjud bo'ladi. E^1 va E^2 bilan belgilashlar membrananing ichki yuzasida ferment faol markazining joylashishiga nisbatan muvofiq ravishda olingan (ATF – adenzindifosfat, P – anorganik fosfat, * - aktiv kompleks):

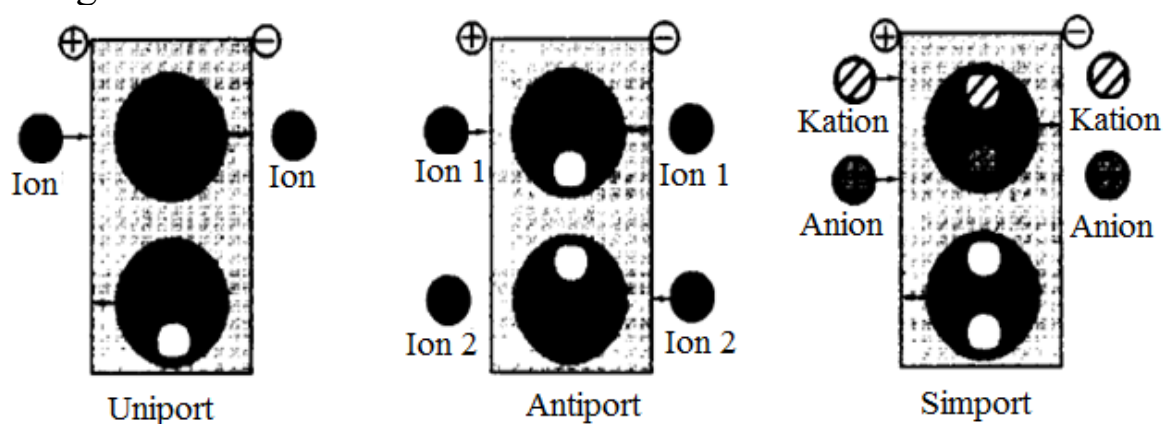
- 1) $E + ATF \rightarrow E^*ATF$,
- 2) $E^*ATF + 3Na \rightarrow [E^*ATF]^*Na_3$,
- 3) $[E^*ATF]^*Na_3 \rightarrow [E^1 \sim P]^*Na_3 + ADF$,
- 4) $[E^1 \sim P]^*Na_3 \rightarrow [E^2 \sim P]^*Na_3$,
- 5) $[E^2 \sim P]^*Na_3 + 2K \rightarrow [E^2 \sim P]^*K_2 + 3Na$,
- 6) $[E^2 \sim P]^*K_2 \rightarrow [E^1 \sim P]^*K_2$,
- 7) $[E^1 \sim P]^*K_2 \rightarrow E + P + 2K$.

Sxemadan ko'rinib turibdiki, ferment ishining asosiy bosqichi bu: 1) membrana ichki yuzasida ATF bilan ferment kompleksning hosil bo'lishi (bundan reaksiya magniy ionlari orqali faollashadi); 2) natriyni uchta ionining kompleks bilan bog'lanishi; 3) fermentning fosforlanishi adenzindifosfatning hosil bo'lishi bilan; 4) fermentning membrana ichida aylanishi (flip-flop); 5) membrananing tashqi yuzasida yuz berishi mumkin bo'lgan natriy ionlarining kaliyga almashinish reaksiyasi; 6) fermentativ kompleksning teskari burilishi bilan kaliy ionlarining hujayra ichiga ko'chirilishi; 7) kaliy ionlari va neorganik fosfatning (P) bo'shatilishi bilan fermentning avvalgi holatiga qaytishi. Shunday qilib, to'la sikl davomida hujayradan uchta natriy ioni chiqariladi, sitoplazma ikkita kaliy ioni bilan boyiydi va ATFni bitta molekulasining gidrolizlanishi ro'y beradi.

Ionlarning ikkilamchi aktiv transporti. Yuqorida ko'rib o'tilgan ion nasoslari bilan bir qatorda ularga o'xshash sistemalar ma'lum. Moddalarning to'planishi ATF ning gidrolizi bilan emas, balki oksidlanuvchi-tiklovchi fermentlar yoki fotosintez ishi bilan bog'liq bo'ladi. Membranada maxsus ko'chiruvchilar bo'lgan taqdirda moddalarning transporti ikkilamchi hisoblanib, membrana potentsiali konsentrasiya gradienti bilan ifodalanadi. Bunday tashuvchi mexanizm ikkilamchi aktiv transport nomini oldi. Bunday mexanizm Piter Mitchel

(1966) tomonidan oksidlovchi fosforlovli xemosmotik nazariyada ko'rib chiqilgan. Tirik hujayralarning plazmatik va subhujayrali membranalarda bir vaqtning o'zida bu ikki jarayon sodir bo'lishi mumkin. Mitoxondraning ichki membranasi bunga misol bo'la oladi.

Hozirgi kunda ikkilamchi aktiv transportni yetarli darajada o'rganilgan uchta sxemasi mavjud. Tushunish oson bo'lishi uchun bir valentli ionlar transportini tashuvchi molekula ishtirokida qarab chiqamiz. Bunda faraz qilinadiki, tashuvchi yuklangan yoki yuklanmagan holatda membranani bir xil kesib o'tadi. Energiya manbai bo'lib membrana potentsiali va/yoki biror bir ion konsentratsiyasi gradiyenti xizmat qiladi. Bunday sxema 6.13-rasmda keltirilgan.



6.13-rasm. Ikkilamchi ion aktiv transportining asosiy sxemasi.

Ionni, uni maxsus tashuvchisi orqali, bir tomonlama kompleks transporti uni port nomini olgan. Agar tashuvchi molekula elektroneytral bo'lsa, bo'sh tashuvchi orqali, agar ko'chirish zaryadlangan ko'chiruvchi orqali ta'minlangan bo'lsa, membrana orqali zaryad kompleks o'tkaziladi. **Ko'chirish natijasi bo'lishi mumkin bu ionlarni to'planishi, membrana potentsialini kamayishi hisobidan. Bunday effektini valinomisin mavjudligida kaliy ionlarining energiyalashgan mitoxondriyalarda to'planishida ko'rish mumkin.**

Ionning qarama-qarshi yo'nalishda o'tkazilishi bir o'rinli tashuvchi molekula orqali antiport deb nomlanadi. Bunda tashuvchi molekula har qanday tashilayotgan ion bilan mustahkam kompleks hosil qiladi deb taxmin qilinadi. Tashish ikki etapda bajariladi: boshida bitta ion membranani chapdan o'ngga kesib o'tadi, keyin ikkinchi ion teskari yo'nalishda kesib o'tadi. Bunda membrana potentsiali o'zgarmaydi. Bunday jarayonni harakatlantiruvchi kuch nimadan iborat? Shubhasiz, tashiluvchi ionlardan birining konsentratsiya farqi. Agar ikkinchi ionni dastlabki konsentratsiyalar farqi bo'lmasa, unda tashilishning sababi

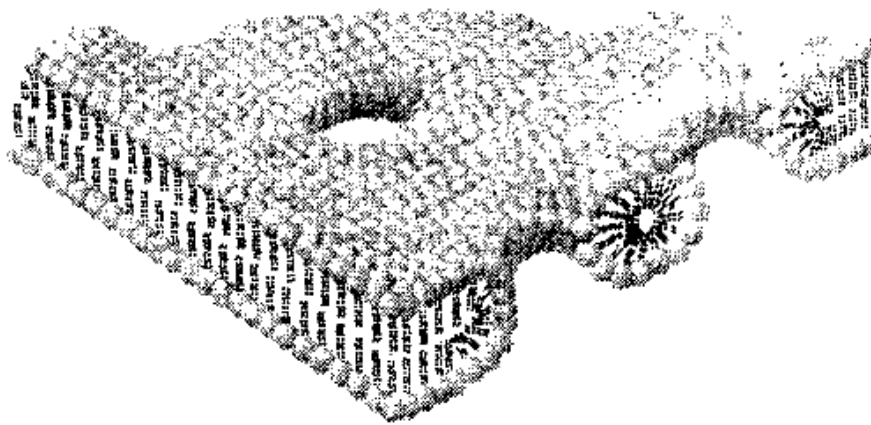
ikkinchi ionning to'planishi birinchi ionning konsentrasiya farqining kamayishi hisobidan. Antiport sxemasiga klassik misol – hujayra membranasidan kaliy va vodorod ionlarining nigerisin antibiotiki molekulasining ishtirokida tashilishi.

Birgalikdagi bir yo'nalishdagi ionni ko'chirilishi ikki o'rinli tashuvchi ishtirokida simport deb nomlanadi. Faraz qilinadiki, membranada ikki elektroneytral zarracha mavjud bo'lishi mumkin: tashuvchi kation va anion kompleksida va bo'sh tashuvchi. Modomiki bunday tashish sxemasida membrana potentsiali o'zgarmas ekan, unda tashishning sababi ionlardan birining konsentrasiya farqlari bo'lishi mumkin. Simport sxemasida hujayralarda aminokislotalarning to'planishi yuz beradi deb hisoblashadi. Kaliy-natriyli nasos (6.12-rasm) natriy ionning boshlang'ich konsentrasiya gradientini yaratadi, keyinchalik simport sxemasi bo'yicha aminokislotalarning to'planishiga imkon yaratadi.

6.12. Lipid g'ovaklar: membrana doimiyliги va o'tkazuvchanligi

Har qanday hujayra membranasining asosini fosfolipidlarning bimolekulyar qavati tashkil qiladi. Hujayraning o'tkazuvchanlik va mexanik xususiyatlari uning uzluksizligini ta'minlaydi. Hayot faoliyati davomida biqavatning uzluksizligi strukturali nuqsonlar (defektlarni), ya'ni ikki boshi ochiq gidrofilli g'ovaklarning hosil bo'lishi bilan buzilishi mumkin. Hujayra membranasining barcha funksiyalari o'zgarishi tabiiy hol bo'lib hisoblanadi. Shu jumladan, o'tkazuvchanlik va doimiylik funksiyalari ham o'zgaradi.

Fosfolipidlar hujayra membranasining asosini tashkil qiladi va suyuq kristallarga tegishli hisoblanadi. Har qanday real kristalardek fosfolipidan iborat pardada nuqson bo'lishi mumkin, qayerda asosiy strukturali o'zgarishlar hodisasi sekin-asta sodir bo'la boshlaydi. Nuqsonlarning ko'rinishi xilma-xil bo'ladi. Ikki boshi ochiq gidrofilli g'ovaklar biqavat uchun tabiiy holdir. Ana shunday g'ovaklar bizning keyingi o'rganish obyektimiz bo'ladi (6.14-rasm).



6.14-rasm. Lipid g'ovvakli biqavatli lipid membrana.

Lipid g'ovaklar va membrana o'zgarmasligi. Har qanday shar ko'rinishli hujayraning tashqi ko'rinishi bo'yicha sovun pufagiga o'xshashligi shuhbasiz, aslini olganda, bu yana ham chuqurroq. Har ikkala holda ham gap chegaraviy biomolekulyar lipid pardani muhim rol o'ynashi ustida ketyaptiki, uning xususiyatlari zarrachaning o'tuvchanligi va doimiyligini aniqlaydi.

Bu ikki obyektning farqi shundaki, sovun pufagi havoni bo'linish chegarasida shakllanadi, lipid biqavat esa suvda shakllanadi. Shuning uchun ham hayron qolarli darajada emas, lipidli pufaklar – liposomalar – tirik hujayraning membrana xususiyatlarini modellashtirishda keng qo'llaniladi. Hozirgi kunda tirik hujayraning mexanik mustahkamligi lipid biqavat bilan bir qatorda oqsil mikronaycha va membrana oqsillar to'ri bilan ta'minlanganligi aniqlangan. Biroq bu lipid g'ovaklarining rolini pasaytirmaydi va ular bilan bog'liq bo'lgan membrana doimiyligini buzuvchi mexanizmni ham, asosan, shunday holatlarda, qachon mikronaycha sistemasi mavjud emas yoki rivojlanmagan.

Chang zarrachasi sovun pufagining turg'unmasligiga sabab bo'ladi. Turg'unmaslik bu pufak devorini teshilishi va g'ovakning hosil bo'lishi bilan boshlanadi. Hujayra membranasining lipid biomolekulyar pardasida (toza mexanik shikastlanishni hisobga olmaganda) biqavat yuzasidagi temperatura fluktuatsiyasi natijasida, elektrik halqa, pardaning muzlashi, yuza aktiv–moddalarning ta'siri, osmotik bosim, lipidlarning oksidlanishi va boshqa hollarda g'ovak hosil bo'lishi mumkin. Biologik membranalar doimiyligi buzilishining eng ko'p uchraydigan tipik holati – eritrositlarning gemolizlanishi. Bu hodisa boshlanishida gipotonik muhitda osmotik bosimning ta'siri natijasida hujayraning bo'rtishi sodir bo'ladi. Bo'rtish vaqtida hujayra membranasini cho'ziladi, bu esa membrana tarangligining o'sishiga olib keladi. Ma'lumki, bir taranglik

darajasi bo'sag'asida gidrofil lipid g'ovak hosil bo'ladi. G'ovak o'lchamlari gemoglobin molekulasi va quyimolekulali moddalarning chiqishi uchun yetarli hisoblanadi. Osmotik bosim farqining pasayishi bilan moddalarning chiqishi kuzatiladi, bunda membrana tarangligi kamayadi va g'ovaklar bitadi. Hujayra oqsili eritrositning shaklini saqlashga yordam beradi, bunda, aytish mumkinki, eritrositning skeleti shakllanadi. Skelet osmotik aktivlikni saqlab turadi va doimiylikning buzilish jarayoni siklik xarakterni qabul qiladi. Bunda sovun pufagini buzilishidek hujayrani to'la mexanik buzilishi ro'y bermaydi. Hujayra mavjud bo'lmaganda yoki uning mexanik mustahkamligi yetarli bo'lmaganda hujayraning mustahkamligi lipid g'ovagi taqdiri bilan hal bo'ladi. Agar g'ovak kritik o'lchamdan kichik bo'lsa, u bitadi. Teskari holatda g'ovakning cheksiz o'sishi membrananing buzilishiga olib keladi.

Bobga doir sinov savollari:

1. Membrana nima?
2. Nima uchun membrana hujayraning hayotiy zaruriy qismi hisoblanadi?
3. Membrananing asosiy funksiyalarini tushuntiring.
4. Membrananing tuzilishi bo'yicha yuritilgan gipotezalar nimalardan iborat?
5. Membranalar asosan qaysi molekulalardan tashkil topgan?
6. Biologik membranalarining strukturasini o'rganishda qaysi usullar qo'llanilgan?
7. Membrana ishlash jarayonida elektrokimyoviy potensial qanday rol o'ynaydi?
8. Moddalarning passiv va aktiv o'tuvchanligini tushuntiring.
9. Nernst-Plank formulasining ma'nosini tushuntiring.
10. Konsentrasiya va elektrik potensial gradientlarini tushuntiring.
11. Membranalarda diffuziya hodisasini tushuntiring.
12. Ussing tajribasi nimadan iborat edi?

7-BOB. BIOELEKTRIK POTENSIALLAR

Biologik membranalarining asosiy funksiyalaridan biri - biopotensiallarning generatsiyasi va uzatilishidir. Bu hodisa hujayraning qo'zg'alishi, hujayra ichi jarayonlarning boshqaruvi, nerv sistemasining ishi, muskul qisqarishining boshqaruvi, resepsiyaning asosini tashkil qiladi. Meditsinada organ va to'qimalarning biopotensiallari tomonidan yaratilgan elektrik va magnit maydonlarning fizik qonunlari o'rganilishi asosida quyidagi diagnostik usullar yaratilgan: elektrokardiografiya, elektroensefalografiya, elektromiografiya va boshqalar. Meditsina amaliyotida organ va to'qimalarga elektrostimulyatsiya berib davolash maqsadida tashqi elektrik impulslar orqali ta'sir qilish usuli ham qo'llaniladi.

Hayot faoliyati jarayonida hujayra va to'qimalarda elektrik potensiallar farqi vujudga kelishi mumkin. Bular:

1. Oksidlanuvchi-tiklovchi potensiallar – elektronning bir molekuladan boshqasiga ko'chirilishi natijasida.
2. Membranali – ionlar konsentratsiyasi gradiyenti va ionni membrana orqali o'tkazilishi natijasida.

Organizmida hosil bo'luvchi biopotensiallar, asosan, membrana potensiallaridir.

Membrana potentsiali deb mebrananing tashqi va ichki (sitoplazmatik) potensiallar farqiga aytiladi:

$$\Delta\varphi_m = \varphi_{ich} - \varphi_{tash}.$$

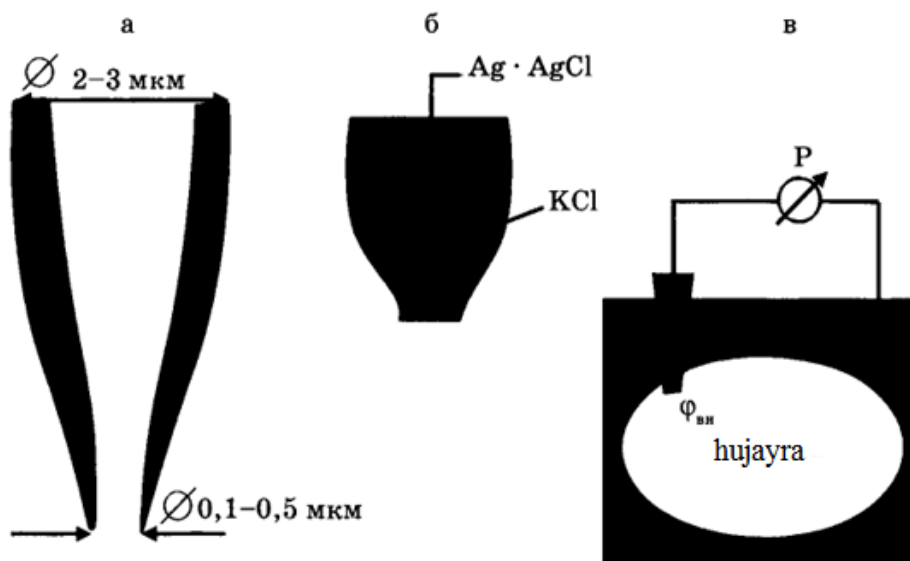
Formulani yozish qulay bo'lishi uchun keyinchalik $\Delta\varphi_m$ o'rniga φ_m yoziladi. Biopotensiallar tadqiqotining rivojlanishi quyidagilar orqali belgilanadi:

1. Hujayra ichi potensiallarini o'lchashning mikroelektrod usulining ishlab chiqilishi.
2. Biopotensiallarning maxsus kuchaytirgichlarining yaratilishi.
3. Tadqiqot uchun ancha qulay bo'lgan kalmar aksonining(katta hujayra) obyekt sifatida tanlab olinishi. Kalmar aksonining diametri 0,5 mm bo'lib, umurtqali hayvonlarning aksonlaridan, shu jumladan, odam aksonidan 100 - 1000 marta katta.

Biofizika fani uchun kalmarning gigant aksoni membrana potensiallarini o'rganishda qulay obyekt bo'lib xizmat qiladi.

Kalmarning gigant aksoniga shikast yetkazmasdan mikroelektrodni kiritish mumkin.

Shishali mikroelektrod o'zidan cho'zilgan yupqa uchli shishali mikropipetkani ifodalaydi (7.1a-rasm).



7.1-rasm. Biopotensiallarni mikroelektrodli o'lchash usuli:
a) shishali mikropipetka; b) shishali mikroelektrod; v) membrana potensialini qayd qilish sxemasi

Xuddi shunday qalinlikdagi metal elektrod egiluvchan bo'lib, hujayra membranasini teshmaydi, bundan tashqari, u qutblanish xususiyatiga ega. Elektrodning qutblanmasligini ta'minlash uchun qutblanmaydigan elektrodlar qo'llaniladi. Bunga $AgCl$ bilan qoplangan kumush simni misol qilib keltirish mumkin. KCl yoki $NaCl$ eritma bilan to'ldirilgan mikroelektrod (7.1b-rasm).

Ikkinchi elektrod – taqqoslash elektrodi – hujayraning tashqi yuzasidagi eritmada joylashgan (7.1v-rasm). Doimiy tok kuchlatgichni qamrab oluvchi qurilma P membrana potensialini o'lchaydi:

$$\varphi_m = \varphi_{ich} - \varphi_{tash}.$$

Mikroelektrodli usulda kalmar aksonining biopotensialini o'lchashdan tashqari boshqa normal hujayralarning potensiallarini ham o'lchash mumkin.

Membrana potentsiali tinch va harakat holatlar potensiallariga bo'linadi.

7.1. Membranada tinch va ta'sir holatlar potentsiallari

Tinchlik potentsiali– qo'zg'alman holatdagi membrananing ichki va tashqi yuzalari orasida qayd qilingan elektrik potentsiallarining statsionar farqidir.

Tinchlik potentsiali membrananing har ikkala tomonlaridagi ionlar konsentratsiyasining farqi va membrana orqali ionlar diffuziyasi bilan aniqlanadi.

Agar hujayra ichidagi biror bir ion konsentratsiyasi C_{ich} hujayra tashqarisidagi o'sha ion konsentratsiyasidan C_{tash} farq qilsa va shu ion uchun membrana o'tkazuvchan bo'lsa, unda membrana orqali zaryadlangan zarrachalar oqimi hosil bo'ladi. Natijada sistemaning elektrik neytralligi buziladi, hujayraning ichki va tashqi potentsiallar farqi shakllanadi: $\varphi_m = \varphi_{ich} - \varphi_{tash}$. Membrana orqali ionlarning keyingi o'tishlariga to'sqinlik qila boshlaydi. Muvozanat o'rnatilishi bilan membrananing har ikkala tomonini elektrokimyoviy potentsiallari tenglasha boshlaydi: $\mu_{ich} = \mu_{tash}$.

Ta'sir potentsiali. Tirik organizmlarda elektrik nerv impulslari (*ta'sir potentsiali*) orqali reseptorlardan miya neyronlariga va miya neyronlaridan mushaklarga informatsiya uzatiladi. Tirik organizm to'la elektrlashgan sistema hisoblanadi. Elektrsiz hayot yo'q.

Ta'sir potentsiali tinchlik potentsialidan ancha oldin o'rganilgan. Hayvonlardagi elektritok ancha oldin ma'lum bo'lgan. Ugra balig'ining elektr razryadlari (600 V kuchlanishda, 60 A ga yaqin tok va davomiyligi millisekundda yuz beradigan)dan qadimgi Rimda meditsinada bosh og'rig'i, epulepsiya kasalliklarini davolashda foydalanganliklari haqidagi ma'lumotlar mavjud. Professor Luidji Galvani (1791) Boloniya shahrida nerv impulslarida elektrik jarayonlarni ixtiro qilgan. Bugungi kunda bunday tajribalarni meditsina va biologiya yo'nalishidagi talabalar amaliy dars jarayonlarida laboratoriya sharoitlarda baqada sinab ko'radi.

XIX asrda biotokni nervlar bo'ylab xuddi simlarda elektr toki tarqalgandek tarqalishini sodda tushunilishi shakllangandi. XIX asrning ikkinchi yarmida Gelmogols tajribalarida nerv impulslarining tarqalish tezligi 1 -100m/s ni tashkil qilishi aniqlangan. Bu esa tarmoqda elektr tok impulsini tarqalishidan ($3 \cdot 10^8 \text{ m/s}$) ancha kam. Shuning uchun XIX asrning oxiriga kelib ko'pchilik fiziologlar tomonidan nerv impulsining elektrik tabiati gipotezasi bekor qilindi va uning o'rniga

nerv tolalari bo'yicha kimyoviy reaksiyaning tarqalish gipotezasi oldinga surildi. Keyinchalik eksperimental tadqiqotlarda ko'rsatildiki, elektrik nerv impulsi tarqalish tezligining pastligi hujayra membranasining (kondensator) qayta zaryadlanishi bilan bog'liq. Membrana qayta zaryadlanishining doimiy vaqti $\tau = RC$ katta, chunki membrana hajmi (C) va nerv tolasining qarshiligi (R) katta.

A. Xodjkin va hamkasblari tomonidan XX asrning o'rtalariga kelib nerv impulsining elektrik tok impulsi ekanligi isbotlandi. Meditsina sohasi yo'nalishida 1963-yilda Xodjkin, Xaksli va Iklsu "Nerv hujayralarining operatsiyasi" ilmiy ixtirolari uchun Nobel mukofoti bilan taqdirlandilar.

Ta'sir potentsiali (TP) – bu elektr impulsi membrananing ion o'tkazuvchaligini o'zgartiradi va nerv, mushaklar bo'yicha qo'zg'alish to'liqligining tarqalishiga bog'liq sabab hisoblanadi.

Ta'sir potentsiali bo'yicha o'tkazilgan tadqiqotlar, asosan, Xodjkin va uning kasbdoshlari tomonidan kalmarning gigant aksonlarida o'tkazilgan. Bunday tajribalarning sxemasi va natijalari 7.2-rasmda tasvirlangan. Tajriba bilan batafsil tanishish uchun B.F. Antonov va boshqalar (Biofizika, 2000y., 79-80 s.) manbasiga murojaat qilishingizni taklif qilamiz.

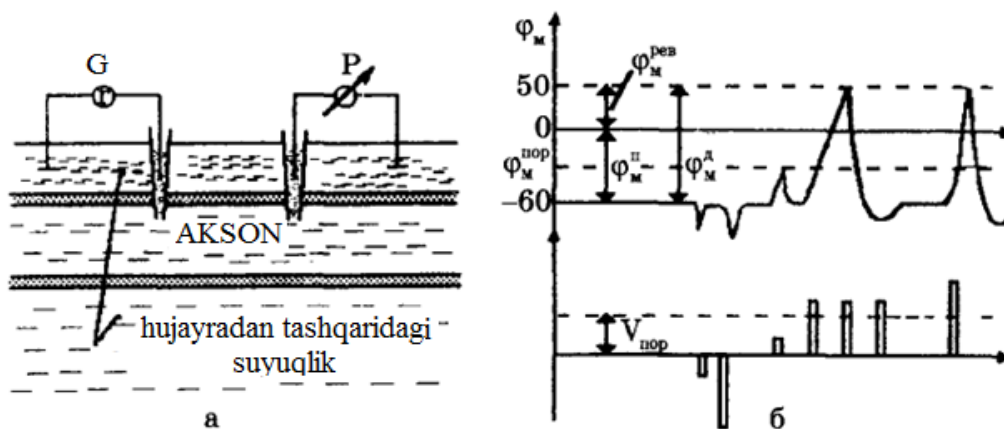
Ta'sir potentsialining xarakterli xususiyatlari:

1. Qutublanishni susaytiruvchi yoki yo'q qiluvchi (depolyarizatsiyalanuvchi) boshlang'ich potentsialning mavjudligi.

2. "Hammasi yoki hech nima" qonuni, ya'ni depolyarizatsiyalanuvchi potentsial boshlang'ich potentsialdan katta bo'lsa, ta'sir potentsiali rivojlanadi. Bunda ta'sir potentsialining amplitudusi qo'zg'atuvchi impuls amplitudasiga bog'liqmas va ta'sir potentsiali mavjud bo'lmaydi, agar depolyarizatsiyalanuvchi potentsial amplitudasi boshlang'ich potentsial amplitudasidan kichik bo'lsa.

3. Refrakternost davri (to'qima qo'zg'alishining qisqa davr davomida birdaniga tushishi) ta'sir potentsialining rivojlanish davridagi membrananing qo'zg'almasligi va membrana qo'zg'alishining bekor qilinishidan so'nggi hodisalarni o'z ichiga olishi.

4. Qo'zg'alish momentida membrananing qarshiligini birdaniga kamayishi (kalmar aksoni uchun: $0.1 \text{ Om}\cdot\text{m}^2$ dan (tinch holatdagidan) to $0.0025 \text{ Om}\cdot\text{m}^2$ gacha (qo'zg'algan holatda).

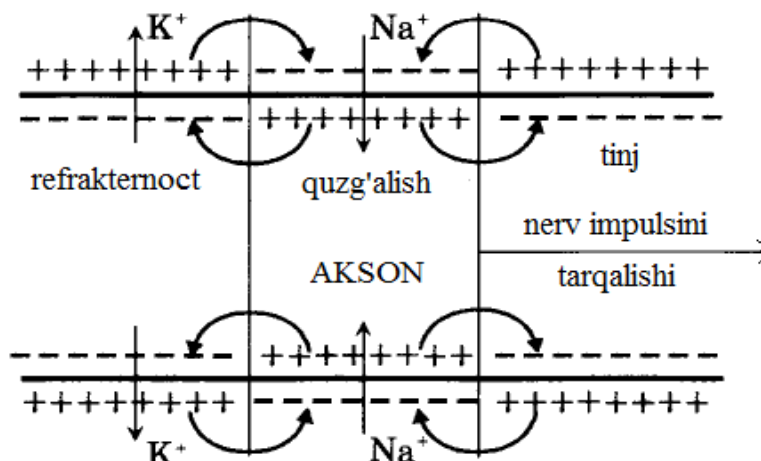


7.2-rasm. Ta'sir potensialining tadqiqoti:

a) tajriba sxemasi (G – impulsar generatori, P – kuchlanish registratori (qayd qiluvchi); b) ta'sir potensial (φ_m^p – tinchlik potensial, φ_m^{rev} – reversiya potensial, φ_m^d – ta'sir potensialining amplitudasi, φ_m^{por} – boshlang'ich potensial).

7.2. Nerv impulsining qo'zg'algan tola bo'ylab tarqalishi

Agar qo'zg'algan membranani biror bir uchastkasida ta'sir potensial shakllansa, membrana depolyarizatsiyalangan bo'ladi, qo'zg'alish membrananing boshqa uchastkalariga tarqaladi. Nerv impulsining akson orqali uzatilishi misolida qo'zg'alishning tarqalishini qarab chiqamiz (7.3-rasm).



7.3-rasm. Nerv tolasi bo'ylab nerv impulsining tarqalishidagi mahalliy toklar

Aksoplazmada va o'rab turgan eritmada membrana yuza uchastkalari orasida katta potensial bilan (musbat zaryadlanganlar) va uchastkalarda kam potensial bilan (manfiy zaryadlangan) mahalliy toklar hosil bo'ladi.

Mahalliy toklar akson ichida va uning tashqi yuzasida shakllanadi. Mahalliy elektrik toklar membrana ichki yuzasining

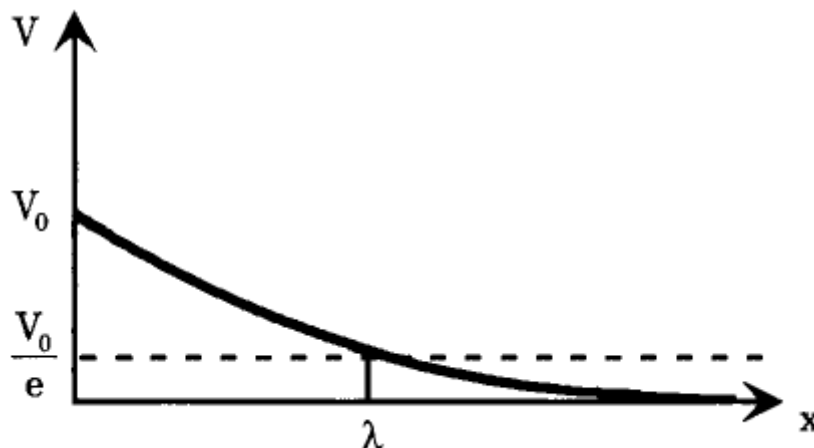
qo'zg'alman uchastkasi potensialni φ_{ich} oshiradi, tashqi yuzasidagi qo'zg'alman uchastkalarni (qo'zg'algan zona bilan qo'shni bo'lgan) potensialni φ_{tash} pasaytiradi. Shunday qilib, manfiy tinchlik potentsiali φ_m^p absolyut qiymati bo'yicha kamayadi. Qo'zg'algan zonalarga yaqin joylarda boshlang'ich qiymatiga nisbatan φ_m ko'payadi. Membrana potentsiallarining o'zgarishi ta'sirida natriy kanallari ochiladi va keyingi ko'tarilish natriy ionlar oqimining membrana orqali o'tishi hisobidan yuz bera boshlaydi.

Membrana depolyarizatsiyasi yuz berishi natijasida ta'sir potentsiali rivojlanadi. So'ngra qo'zg'alish keyingi membrananing tinch uchastkalariga berila boshlanadi. Nima uchun qo'zg'alish zonasidan har ikkala tomonga tarqalmasdan akson orqali tarqaladi, mahalliy toklar qo'zg'algan zonadan har ikkala tomonga oqadi-ku, degan savol tug'ilishi mumkin. Hamma gap shundaki, qo'zg'alish faqat tinch holatda bo'lgan membrana zonasida tarqalishi mumkin, ya'ni aksioni qo'zg'algan uchastkasidan faqat bir tomonga. Nerv impulsi boshqa tomongan oqishi mumkin emas, chunki qo'zg'alish o'tgan uchastka bir necha vaqt qo'zg'alman bo'lib qoladi, ya'ni refrakterli hisoblanadi.

Membrana potensialining ko'tarilishi – qo'zg'algan uchastkadan membrana bo'ylab uzatiladigan, depolyarizatsiya potensialining qiymati V , x masofaga bog'liq quyidagi formula bo'yicha topiladi:

$$V(x) = V_0 \cdot e^{\frac{x}{\lambda}},$$

V_0 – qo'zg'algan zonadagi membrana potensialining oshgan qiymati, x – qo'zg'algan uchastkadan bo'lgan masofa; λ – tekis bo'lmagan tola uzunligining o'zgarmasligi shunday masofaga teng bo'ladiki, bu yerda depolyarizatsiya potentsiali e marta kamayishi mumkin (7.4-rasm).



7.4-rasm. Depolyarizatsiya potensialining masofaga bog'liqligi

Nerv tolasi uzunligining o'zgarmasligi

$$\lambda = \sqrt{\frac{r_m \delta a}{2r_i}},$$

Bu yerda r_m – tola qobig'ining solishtirma elektrik qarshiligi, δ – qobiq qalinligi, a – nerv tolasining radiusi, r_m – sitoplazmaning solishtirma elektrik qarshiligi. Membrana uzunligining o'zgarmasligi qancha katta bo'lsa, nerv impulsining tarqalish tezligi ham shuncha katta bo'ladi. λ kattalik qancha katta bo'lsa, akson radiusi va membrananing solishtirma qarshiligi ham shuncha katta bo'ladi, sitoplazma solishtirma qarshiligi esa shuncha kam bo'ladi.

Kalmar aksoni bo'ylab nerv impulsining tarqalish tezligining kattaligini kalmar aksonlarining umurtqalilar aksonlariga nisbatan diametri gigantligi bilan tushuntiriladi.

Aksonlar orqali nerv impulsining o'tkazilishi, qaysidir ma'noda, elektr signallarining kabel-relayli tizim orqali o'tkazilishiga o'xshatish mumkin. Elektr impulsi ularni oraliq chiziqli stansiyalarda kuchaytirish hisobidan so'nmagan holda uzatiladi. Aksonlarda bu vazifani membrananing qo'zg'algan uchastkalari bajaradi (ta'sir potentsiali generatsiyasi shakllanadigan joylar).

Bobga doir sinov savollari:

1. Membranalarda potentsiallar farqi hosil bo'lishining sababini tushuntiring.
2. Biopotentsiallarni mikroelektroddli o'lchash usulini tushuntiring.
3. Tinchlik va ta'sir potentsiallarini tushuntiring.
4. Nerv tolasi bo'ylab nerv impulsining tarqalishini tushuntiring.

8-BOB. ORGANIZM DARAJASIDAGI BIOLOGIK TIZIMLAR BIOFIZIKASI

Tirik hujayralarda hayotiy jarayonlarining borishi transmembranali elektrik potentsiallar hosil bo'lishi bilan olib boriladi. Hujayralar birlashib to'qmani, ular birlashib organni tashkil qiladi va uning murakkab elektr aktivligi ko'rinishini shakllantiradi. Bu holat alohida hujayra elektr aktivligi va ularning o'zaro ta'siri, organning tuzilishi, uning bir jinsli bo'lmagan strukturasi, boshqarish jarayonlari va boshqa ko'pgina sabablar orqali aniqlanadi. Hujayra, to'qima va organlar funksional holatlarini ko'p jihatdan ularning elektr aktivligi akslantiradi. Shuning uchun meditsinada organizmning funksional holatini o'rganishda, uning elektr aktivligini o'rganish asosida diagnostik xulosalarni chiqarish keng ko'lamda amaliyotda foydalanilyapti va bundan keyin ham foydalaniladi (Антонов В.Ф. и др., 2000).

8.1. Organizmning tashqi elektr maydoni.

Ekvivalent generator prinsipi

Hujayra darajasidan organ darajasiga o'tilganda shu organ yuzasida, alohida hujayralarning qo'zg'alishi natijasida, elektr potentsiallar taqsimotini tasvirlash masalasi tug'iladi. Organ hayot faoliyati jarayonida uning holati va shu jumladan, organ yuzasining elektrik aktivligi ham vaqt davomida o'zgaradi. Bunday o'zgarishni, avvalombor, nerv va mushak tolalari orqali tarqalishi hisobidan yuz beradi. Tajriba o'tkazilayotgan organ (yurak, miya va boshqalar) yuzasidagi yoki ichki strukturalaridagi potentsiallarni o'lchash mumkin. Biroq klinik amaliyotda bunday to'g'ridan to'g'ri potentsiallar farqini o'lchash ancha qiyin. Hatto o'lchangan vaqtda ham ularni vaqt davomida xaritalash va tushuntirish o'ta murakkab masala hisoblanadi.

Shuning uchun bu muammoni yechish maqsadida ekvivalent generator prinsipidan foydalaniladi. Bu prinsip shundan iboratki, o'rganilayotgan organni ko'p sonli hujayralardan iborat bo'lgan, vaqtning har xil momentlarida qo'zg'aladigan, bir butun ekvivalent generator modeliday tasavvur qilish mumkin. Bunday ekvivalent generator organizm ichida joylashgan bo'lib, uning yuzasida elektrik maydon hosil qilish imkoniyatiga ega deb, qaysiki o'rganilayotgan organ elektr aktivligining o'zgarishiga mos ravishda o'zgaradi.

“Ekvivalent” termini shu ma’noni bildiradiki, ya’ni vaqt davomida organ yuzasidagi elektr aktivligining o’zgarishi tasavvurimizdagi gipotetik generatorning ishlash jarayoniga yaqin. Masalan, Eyntxoven nazariyasida yurakning hujayralarida murakkab ketma-ketlikda qo’zg’alish yuz beradi va tok dipoli ko’rinishida tasvirlanadi (ekvivalent generator). Bunda ko’krak qafasi yuzasidagi elektr maydon potentsiallarining o’zgarishi (dipolini elektr momenti o’zgarishi orqali chaqiriladi) xuddi ishlayotgan yurakda hosil bo’lgan elektrik jarayonga o’xshaydi.

Jism yuzasi elektr maydon potentsiallarini vaqt davomida qayd qilishga asoslangan organ va to’qmalarning ishini tadqiqot qilish usuliga **elektrografiya** deyiladi. Jism yuzasining ikkita har xil nuqtalariga biriktirilgan elektrodlar vaqt davomida potentsiallar farqini qayd qiladi. Bunday potentsiallar farqi o’zgarishining vaqtga bog’liqligi $\Delta\varphi(t)$ **elektrogramma** deb ataladi.

Organni o’lchashiga bog’liq ravishda elektrogramma o’zgarib turadi, masalan: yurak – EKG (elektrokardiogramma), ko’z to’ri – ERG (elektroretinogramma), bosh miya – EEG (elektroensefalogramma), mushak – EMG (elektromiogramma), teri – KGR (terigalvanik reaksiya) va boshqalar.

Elektrografiyaning ikkita muhim fundamental masalasi mavjud:

1. Bevosita masala – berilgan jism yuzasida elektr potentsialining taqsimotini ekvivalent generatorlari xarakteristikalarini asosida hisoblash.
2. Teskari masala – ekvivalent generatorning (o’rganilayotgan organning) xarakteristikalarini jism yuzasi potentsiallarini o’lchash asosida aniqlash.

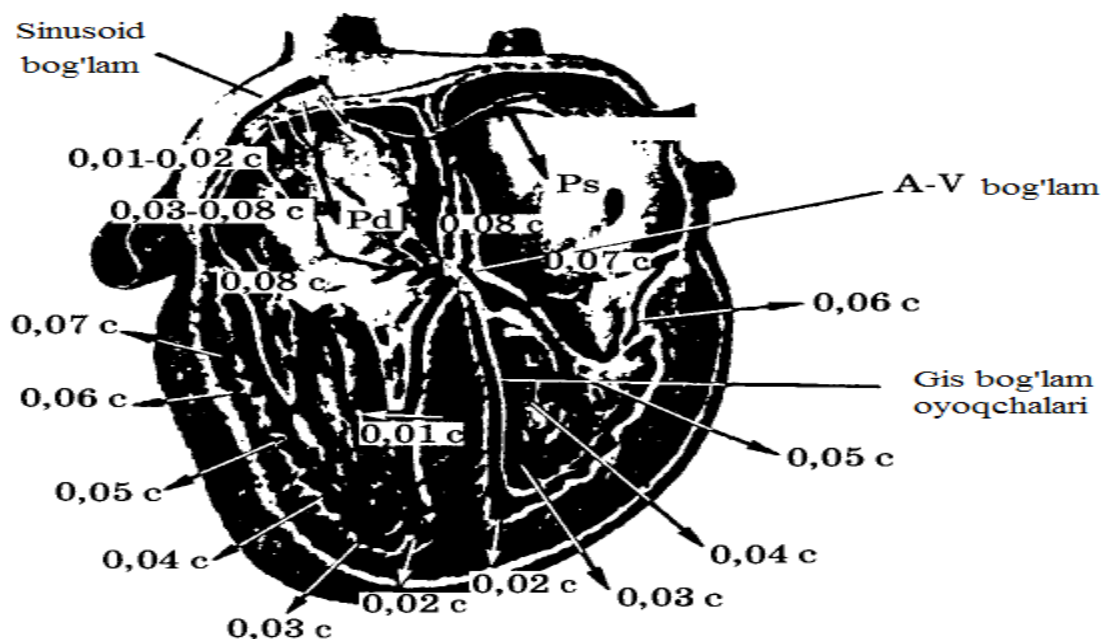
Teskari masala – bu klinik diagnostika masalasi hisoblanadi: o’lchash va qayd qilish, misol uchun, EKG (yoki EEG), yurakning yoki miyaning funksional holatini aniqlash.

8.2. Elektrokardiografiyaning fizik asoslari

Elektrokardiografiya– bugungi kunda yurakning elektr aktivligini o’rganish meditsina amaliyotida keng tarqalgan.

Eksperimental berilganlar ko’rsatadiki, yurakning turli uchastkalarida elektr potentsiallari qo’zg’alishining tarqalishi murakkab jarayon hisoblanadi. Yurakda qo’zg’alishning tarqalish tezligi yo’nalishi va qiymati bo’yicha o’zgaruvchan bo’ladi. Yurak oldi devorlarida

qo'zg'alish tezligi 30 – 80 sm/s, atrioventrikulyar tugunda u 2 – 5 sm/s ushlanib turishi mumkin, Gis bog'lamida tezlik maksimal – 100–140 sm/s ni tashkil qiladi. (8.1-rasm).



8.1-rasm. Yurak bo'linmalari bo'yicha qo'zg'alish to'lqinining ketma-ket tarqalishi.. Strelkalar qo'zg'alishning kelish yo'nalishi va vaqtini ko'rsatadi.

Natijada qo'zg'alishning to'lqin uzunligi:

$$\lambda = RV,$$

bu yerda R – refrakterlik davri, sistemaning turli bo'limlarida qo'zg'alishning o'tkazilishi turlicha bo'ladi: yurakoldi qismida $\lambda \approx 12$ sm, atrioventrikulyarli bog'lamda $\lambda \approx 0.6$ sm, Gis bog'lami oyoqchalarida $\lambda \approx 30$ sm.

Yurakning to'la elektrik holatini akslantiruvchi, yurak hajmining hamma hujaralari bo'yicha membrana potentsiallari taqsimotining matematik yozilishi va potentsiallar o'zgarishini vaqt bo'yicha tasvirlashning imkoniyati yo'q.

Shuning uchun ham ekvivalent generator prinsipiga asosan yurak ekvivalent tok generatori bilan almashtirib o'rganiladi.

8.3. Bosh miya elektrik aktivligining tadqiqot metodi – elektroensefalografiya

Bosh yuzasida hosil bo'ladigan miya funksional faoliyati natijasi bo'lmish vaqtdan bog'liq potentsiallar farqini qayd qilinishi va tahlili,

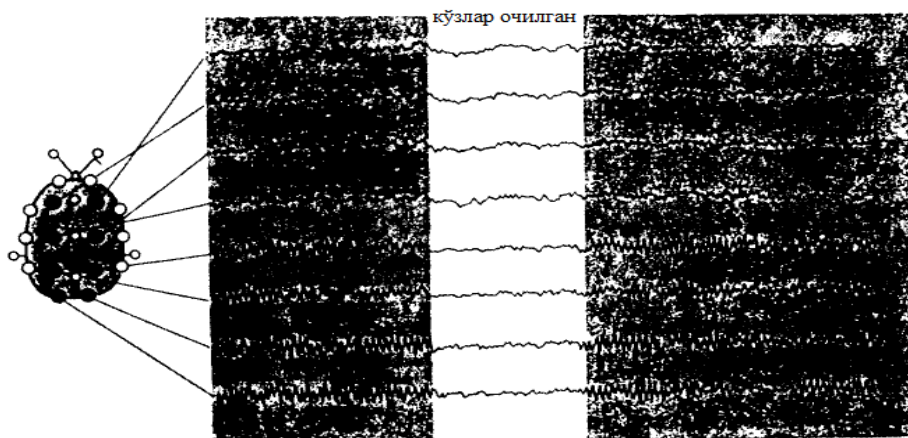
nerv sistemasining turli patologik holatlarining diagnostikasida keng foydalaniladi (masalan, shikast yetkazilganda, epilepsiyada, psixologik kasalliklarda, uyqu buzilishlarida). Elektroensefalografiyadan meditsinada miya shishi qismini aniqlashda, dori qabul qilishdan oldin va keyin miya funksional holatini baholashda foydalaniladi.

Qayd qilinadigan potentsiallar farqi EKGga nisbatan 100 marta kuchsiz: 0.1 – 5 mV v EKG; 0.001 – 0.05 mV EEG da. Shuning uchun ham EEGni biopotentsiallar kuchlatgichining kuchlatgich koeffitsiyenti yetarli darajada katta bo'lishi shart: $10^3 - 10^4$ EKG da; $10^5 - 10^6$ EEG da.

Elektroensefalografiya – bu bosh yuzasining har xil uchastkalari (o'lchash nuqtalari) orasidagi potentsiallar farqini vaqtga nisbatan o'zgarish grafigi hisoblanadi. O'lchash nuqtalarining soni (ikkitadan bir necha o'ntaliklargacha) tadqiqot maqsadiga bog'liq. 8.2-rasmda qayd qilish va EEG ko'rinishiga misol keltirilgan.

EEG bosh miya po'stlog'ining katta miqdordagi neyronlarining integral aktivligini va qo'zg'alish to'lqinini neyron tarmog'i bo'yicha tarqalishini akslantiradi.

Elektroensefalografiya muntazam har xil chastotali va amplitudali tebranishlardan iborat murakkab ko'rinishga ega egri chiziqdir. Har xil funksional holatlardagi miya elektr aktivligini tadqiq qilishda odatda spektral tashkil qiluvchilari (har xil chastota va amplitudali oddiy sinusoidal tebranishlar, Fure teareasiga ko'ra ularga murakkab tebranishlarni tarkibiy qismlarga ajratish mumkin - elektroensefalografiyani) qarab chiqiladi. Yoshi katta uyg'oq odamda α



8.2-rasm. 8 ta elektrod bilan EEG qayd qilishga misol.

ritm – 8–13 Gs chastotali tebranish dominantlik qiladi. Bundan tashqari bosh miya elektrik aktivligini tadqiqotlarida β – ritm 14–35 Gs

chastotali, γ – ritm – 35–70 Gs va hokazolar kuzatilgan. Yana δ – ritm – 0.5 – 3 Gs, θ – ritm 4 –7 Gs va boshqa chastotalar mavjud. Elektroensefalografiyaning ko'rinishidan, ma'lum bir ritmlarni paydo bo'lishidan va yo'qolishidan bosh miya nerv strukturasining funksional holatlari xarakteri va darajasining o'zgarishlari bo'yicha muhokama yuritish mumkin. Ana shunday holatlarning yaqqol ko'rsatgichlarini bu $\alpha, \beta, \delta, \theta$ – ritmlarning o'zgarishi aks ettiradi. Bunday o'zgarishlar har xil patologik holatlarning asosida yotadi.

Bosh miyaning har xil funksional holatlarini o'rganishda hozirgi kunda kompyuter texnologiyalari juda keng qo'llanilyapti. Bu usuldan bosh yuzasini kartalash texnologiyalari asosida bosh miyaning elektr aktivligini o'rganishda keng foydalanilyapti.

Bobga doir sinov savollari:

1. Organizmning tashqi elektr maydonini tushuntirib bering?
2. Ekvivalent generator prinsipi nimadan iborat?
3. Elektrogramma deb nimaga aytiladi?
4. Elektrokardiografiya usulini tushuntiring?
5. Elektroensefalografiya usulini tushuntiring?

III QISM. YUQORI TARTIBLI BIOLOGIK SISTEMALAR BIOFIZIKASI.

9-bob. Populyatsiya biofizikasi

Populyatsiya individlardan, individlarning yoshi, jinsiy, fazoviy va etologik ko'rsatgichlariga ega bo'lgan ma'lum bir strukturaviy ko'rinishli sistema hisoblanadi. Populyatsiya individlarining atrof-muhiti komponentlari bilan o'zaro ta'sirda bo'lishi natijasida populyatsiyada va uning atrof-muhitida strukturaviy o'zgarishlar bo'lib turadi. Bundan tashqari, populyatsiyada immigratsiya va emigratsiya jarayonlari doimo mavjud bo'ladi.

Populyatsiya biofizikasi deb biz yuqorida ko'rsatilgan populyatsion tavsiflarni boshqaruv mexanizmlarini o'rganilishini tushunamiz. Ana shu nuqtayi nazardan populyatsiya biofizikasi o'rganiladi.

Har qanday turning individlari arealda notekis taqsimlangan bo'ladi. Kuzatishlar ko'rsatadiki, bunday notekis taqsimlanishni ikki xil ko'rinishdagi taqsimlanishga ajratsa bo'ladi: «orolli» (yig'ilgan, to'da) va «quyuqlashgan» formalarda individ guruhlarini taqsimlanishi. Arealda tur individlari zich joylashgan hududlar bilan, induvidlar siyrak joylashgan hududlar bilan almashinib turadi. Har qanday turning «zichlik markazi»dagi individlar guruhi populyatsiyani tashkil qiladi. Populyatsiya — eng kichik, elementar individlar guruhi bo'lib, evolyutsion jarayon borishini asosiy birligi hisoblanadi.

Populyatsiya o'z-o'zini yaratuvchi, uzoq evolyutsion vaqt davomida ma'lum bir arealni o'zlashtirgan, ma'lum bir genetik sistemani (genofondni) tashkil qiluvchi va o'ziga xos ekologik nishaga ega, bir turga mansub bo'lgan minimal individlar guruhidir. Boshqa tur individlari orasida, masalan, bir turga oid o'simliklar to'plamiga senopopulyatsiya deyiladi (Nikolaykin va boshq., 2003).

Populyatsiyaning doimiy yangilanib turishi va populyatsiyalardagi juftlarni tasodifiy urchitishida genetik materiallar bilan murakkab almashinish jarayoning borishi birgalikda yuz beradi. Shu bilan birgalikda, populyatsiya uchun yangi murakkab sharoitda muhim va zarur bo'lgan alomatlarini tanlanishi va mustahkamlanish jarayoni ham boradi.

Individlarning harakatlanish darajasi ularning yashash maydoni bilan belgilanadi, ya'ni *abiotik radius* orqali. O'simlik uchun bunday

radius ularning urug'ining, changining yoki vegetativ qismlarining tarqalishi bilan belgilanadi. Shilliq qurt uchun bir necha o'n metr, ondatra uchun – bir necha yuz metr, shimol bug'usi uchun yuz km atrofi hisoblanadi.

Aktivlik radiusining cheklanganligi ko'pchilik hayvonlarning shu turga mansub bo'lgan boshqa yashash joyidagi individlari bilan uchrashish imkonini kamaytiradi. Bu esa, o'z navbatida, bir turga mansub individlar alohida guruhlariga ajralish imkonini yaratadi va bunday guruhlar populyatsiyalar deyiladi. Misol uchun, bir o'rmondagi o'rmon sichqonlari (polevki) aktivlik radiusidan kattaroq masofada joylashgan o'rmondagi o'sha turga mansub o'rmon sichqonlari bilan ko'payish davrida uchrashish imkoniyatining kamligi, bir ko'ldagi baliqlarning shu turga mansub boshqa ko'l baliqlari bilan aralashmasligi va shunga o'xshash juda ko'p misollarda alohida guruhlarning paydo bo'lishiga olib kelishi kuzatilgan.

Populyatsiyadagi individlar soni fasl va yilga qarab o'zgarib turadi. Ba'zi hayvonlar ma'lum yillarda ommaviy ko'payishi mumkin. Misol uchun, hasharotlar, chigirtkalar, mikroblar, xonqizi, leminglar. *Ko'p umr ko'ruvchi* hayvonlar va o'simliklar populyatsiyasi ma'lum darajada turg'un bo'ladi.

Populyatsiya nafaqat ularni tashkil qiluvchi organizmlarning biologik xossalriga, balki o'ziga xos xossalarga ham ega. Misol uchun tug'ilish, o'lish, yoki tarkibi (individlarning yoshi, jins strukturasi), zichligi, yashovchanlik va boshqa xossalari bilan ham xarakterlanishi mumkin. Populyatsiyaning asosiy ekologik xarakteristikalari quyidagilardan iborat:

- egallangan areali va populyatsiya sonini xarakterlovchi kattalik;
- yoshi, jinsi, yashash joyi, ekologik xususiyatlarini xarakterlovchi struktura;
- dinamika.

O'simliklar haqida gap ketganda o'simliklarning soni haqida emas, balki biomassasi haqida gapirish ancha qulay.

Populyatsiya soni deganda, ko'pincha, ko'payuvchi hayvonlarning samarali soni tushuniladi, ya'ni ular hamma vaqt umumiy populyatsiya individlari sonidan kam bo'ladi.

Populyatsiya tushunchasi tabiiy sharoitdagi hayvon va o'simliklar uchun uy hayvonlari va madaniy o'simliklarga nisbatan to'laroq ma'noga ega. Chunki uy hayvonlari va madaniy o'simliklar, asosan, odamga bog'liq ravishda ko'payadi va rivojlanadi.

9.1. Populyatsiya o'lchamlari

Populyatsiya soni hatto doimiy o'rtacha hayotining davomiyligida ham ixtiyoriy emas, balki ma'lum diapazonda o'zgarib turadi. Y.Odum (1975) fikricha, har qanday populyatsiya o'ziga xos yuqori va quyi chegaraviy zichligi (soni) o'lchamiga ega, bunday chegaraviy o'lchamga tabiatda rioya qilinadi yoki atrof-muhitning turg'un sharoitida uzoq vaqt davomida mavjud bo'lishi mumkin.

K.Fridrixning (1927) (Николайкин Н.И.и др.,2003) populyasiya sonini biosenotik boshqarish nazariyasi bo'yicha: **Populyatsiya sonini boshqarilishi** *bu populyatsiya yashash joyidagi abiotik va biotik muhitning kompleks ta'siri natijasidir.*

Har qanday populyatsiyaning ichki tabiatiga xos – maksimal ko'payish tendensiyasi mavjud. Maksimal ko'payishni *atrof-muhit ekologik omillarining kompleks ta'sirigina chegaralab turadi.* Atrof-muhit omillari populyatsiya uchun optimal sharoit bo'lmagandagina populyatsiya o'zining maksimal ko'payishini namoyon qilishi mumkin. Maksimal ko'payishda populyatsiya urg'ochi individlarning maksimal avlod berishi tushuniladi, ya'ni *K tanlash qonuni ishlay boshlaydi.*

Bundan tashqari, populyatsiya o'lchamlari immigratsiya va emigratsiya jarayonlari natijasida ham o'zgarib turadi. Umumiy holda populyatsiya sonining o'zgarib turushini quyidagicha yozish mumkin:

$$\text{Populyatsiya sonining o'zgarishi} = (\text{tug'ilish} + \text{immigratsiya}) - (\text{o'lim} + \text{emigratsiya}).$$

Turg'un populyatsiyalar uchun «tug'ilish bilan o'lish muvozanatlashgan» degan fikr o'rinlidir.

9.2. Populyatsiyalarning yoshi va jins strukturalari

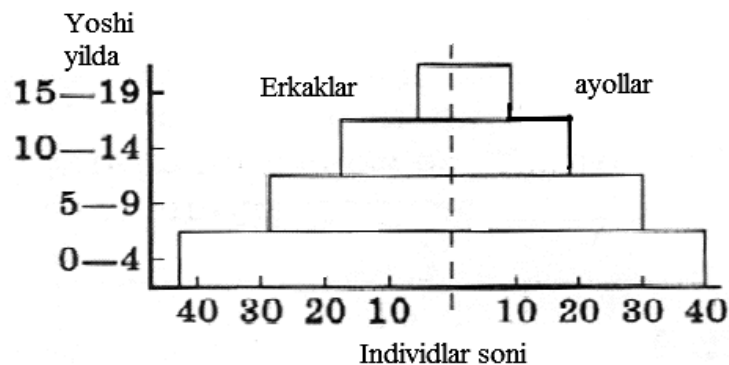
Organizmlarning o'rtacha hayotining davomiyligi va har xil yoshi hamda ularning har xil jinslar sonining nisbati populyatsiyaning yoshi va jins strukturasini xarakterlaydi. Albatta, bunday ko'payish va o'lish jarayonlari birgalikda populyatsiyaning yoshi va jinsiy strukturaviy tuzilishini shakllantiradi.

Vaqt davomida populyatsiyaning o'zida yosh strukturasini keskin o'zgarishi mumkin. Bunday hollarda populyatsiyada yoshlarni normal taqsimlanish strukturasini qat'iy "mexanizmlari" ishlay boshlaydi. Agar populyatsiya tarkibida har xil yoshli guruhlar ko'p bo'lsa, bunday

populyatsiyalarda ko'payishini aniqlovchi omillar ta'sirida ko'payishga kamroq moyil bo'lishadi. Murakkab yosh ko'rsatgich strukturaga ega bo'lgan populyatsiyalarga toza tug'ilgan avlodning qirilishi populyatsiya dinamikasiga inqirozli ta'sir qilmasligi mumkin. Chunki juftlar bir necha marta ko'payish xususiyatiga ega. Murakkab yosh strukturali deganda *har xil yoshdagi individlar guruhining soni* nisbatan bir xilligi tushuniladi.

Populyatsiya sonining o'sishida individlarning jinsiy nisbati katta rol o'ynaydi. Har qanday populyatsiyada genetik mexanizm jinslar nisbatining tengligiga imkon yaratmasin, populyatsiya jinsiy strukturasi har xil bo'lishi mumkin. Chunki juda ko'p ekologik omillar turli ta'sir ko'rsatadi.

Populyatsiya yoshi va jinsiy strukturasi tahlili populyatsiya sonining prognozlashda ancha katta rol o'ynashi mumkin. Bundan xalq xo'jaligida, iqtisodiy rejalashtirishda va boshqa maqsadlarda foydalanish mumkin. Populyatsiya yoshi va jinsiy strukturasi tushuntirishda quyidagi gistogrammadan foydalanish ancha qulay (9.1-rasm).



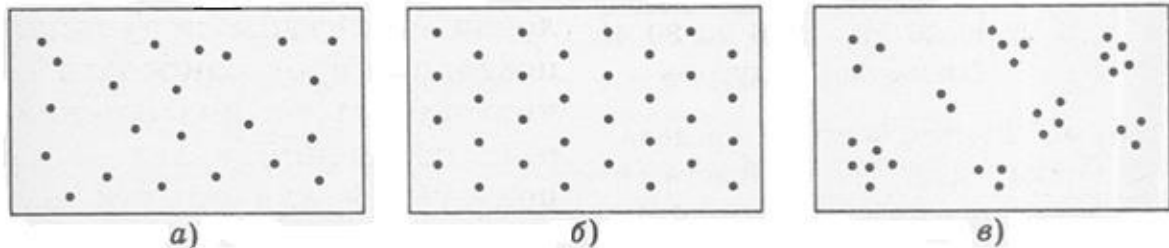
9.1-rasm. Gipotetik populyatsiyalarni jinsiga qarab individlarning yoshi bo'yicha taqsimlanish gistogrammasi, qayerda tug'ilish va barvaqt o'lim yuqori.

9.3. Populyatsiyaning fazoviy va etologik strukturasi

Fazoviy strukturasi. Har qanday populyatsiya o'zining cheklangan individlar sonining yashashi uchun zarur bo'lgan fazoni egallaydi. Fazoviy strukturani o'rganishda populyatsiya individlarining fazo bo'yicha tasodifiy, bir xil va har xil taqsimlanganligi e'tiborga olinadi (Riklifs R., 1979).

Tabiatda populyatsiya individlarining tasodifiy taqsimlanishi kam uchraydi (9.2a - rasm), bunday holat muhitni bir jinsli bo'lishiga olib keladi, ya'ni organizmlarning guruhlariga bo'linib yashashi shart emas.

Fazo bo'yicha organizmlarning bir xil taqsimlanishi tabiatda juda kam uchrashiga qaramasdan mumkin bo'lgan holat. Agar populyatsiya organizmlari orasida kuchli antagonizm yoki raqobat mavjud bo'lsa, shunday holat kuzatiladi (9.2 a - rasm). Juda ko'p hollarda fazo bo'yicha individlar har xil taqsimlanadi. Masalan, populyatsiya tarkibida har xil organizmlar to'ldasining tashkil topishi ko'p uchraydi (9.2 b - rasm).



9.2-rasm. Populyatsiya individlarining maydon bo'yicha taqsimlanishining asosiy tiplari (Y.Odum bo'yicha, 1986).

Umurtqali hayvonlar, juftliklar va oilali guruhlar hamda yuksak umurtqasizlar, odatda, ma'lum bir maydon bilan chegaralangan bo'ladi. Bunday maydonlar individuallik (yoki oilaviy) deb ataladi. Yuksak hayvonlarda populyatsiya ichidagi taqsimlanish instinktiv sistema orqali boshqariladi. Ular uchun populyatsiya a'zolarining joylashishi va individlar bunga bo'lgan reaksiyasidan kelib chiqqan holda maxsus maydon bo'yicha taqsimlanish tartibi xos.

Hayvonlar yashash fazosidan foydalanishiga ko'ra o'troq va ko'chmanchi bo'ladi. O'troq hayvonlar qanchalik migratsiya qilmasin, baribir, o'z yashash fazosiga kelib ko'payishi mumkin, go'yoki ular o'z yashash joyiga doimiy berkitilgan, bu ularning instinktiv tabiati orqali tushuntiriladi.

Ko'chmanchi hayvonlar doimiy yashash joyini o'zgartirib turishadi, bu holat ozuqa va ob-havoga bo'lgan munosabati bilan tushuntiriladi. Ko'chmanchi hayot tarzi ko'pincha *gala (poda)* va *to'da yashash formasiga* ega bo'lgan hayvonlarda kuzatiladi. Bunday hayvonlarga baliqlar guruhi, fillar, zebralar, antilopalar, shimol bug'ularini kiritish mumkin. Bunday hayvonlarning ko'chishi *yashash fazolaridagi ozuqaning tiklanish davri* bilan ham belgilanadi.

Etologik struktura individlarning populyatsiyadagi birgalikda yashashini xilma-xil formalarini shakllantiradi. *Oilaviy yashash formasi* – bu organizmlar orasida avlodlik aloqasini va ular orasidagi aloqani mustahkamlaydi, bunda *yashash fazoviy xulqi* yaqqolroq namoyon

bo'ladi. Yashash fazoviy xulqi har xil tovushlar, signallar, belgilashlar, tahdidlar va boshqa shunga o'xshash xulqlarda namoyon bo'ladi.

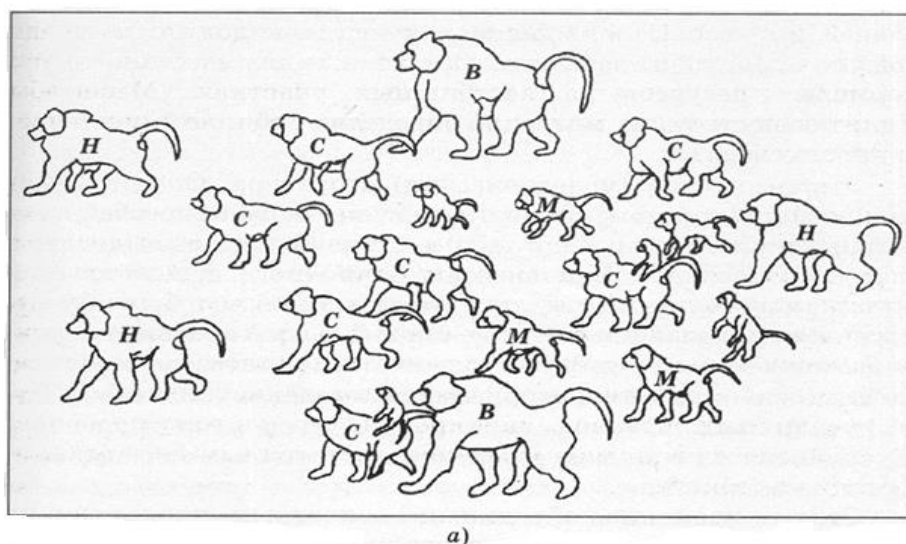
To'da – vaqtincha organizmlarning birlashishi, biologik foydali birlashmadir (himoya maqsadida, ozuqa masalasini hal etish, migratsiya va boshqa xil hayotiy zarur funksiyalarni bajarish uchun). Bu forma ko'pincha baliqlar va qushlar populyatsiyasida keng tarqalgan. Bu forma sut emizuvchilarda ham tarqalgan, masalan, itlarda.

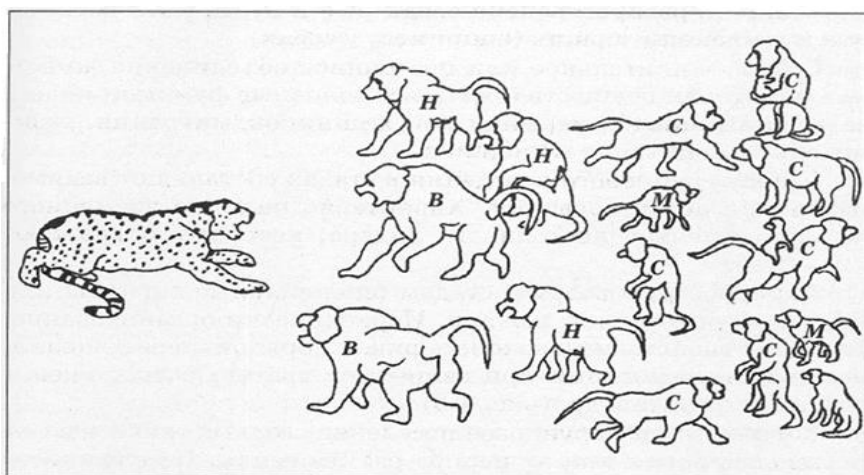
Gala (poda) – hayvonlarning uzoq muddatli, doimiy yashash formasi bo'lib, *bunda hayotning asosiy funksiyalarining bajarilishi* namoyon bo'ladi – oziqlanish, ko'payish, migratsiya, yosh organizmlarning tarbiyasi va hokazolar.

Galada, asosan, guruhlilik xulqi dominantlik munosabatlariga asoslangan. Bunday hollarda ko'zga tashlanadigan bu galadagi organizmlar ichida liderlik xulqi nisbiy doimiy bo'ladi.

Populyatsiyadagi etologik strukturaning xarakterli misollaridan biri quyidagi 9.3-rasmda keltirilgan.

Makon – o'troq hayvonlar guruhining uzoq vaqt davomida yoki ko'payish jarayonida ma'lum maydonda joylashishi. Organizmlarning o'zaro munosabatiga ko'ra ularning makonlari xilma-xil bo'ladi. Jamoa bo'lib yashaydigan hayvonlarda organizmlar orasida munosabatlar murakkab bo'ladi (termitlarda, chumolilarda, arilarda va boshqalar). Makon a'zolarida axborot doimiy almashinib turadi.





6)

9.3-rasm. Pavianlar podasining yurishdagi tartibi: a) yo'lda; b) yirtqichning hamla qilgan payti (F.P.Fuente bo'yicha). B – sardor, H – quyi tartibdagi erkaklar, C – urg'ochilar, M - yoshlar

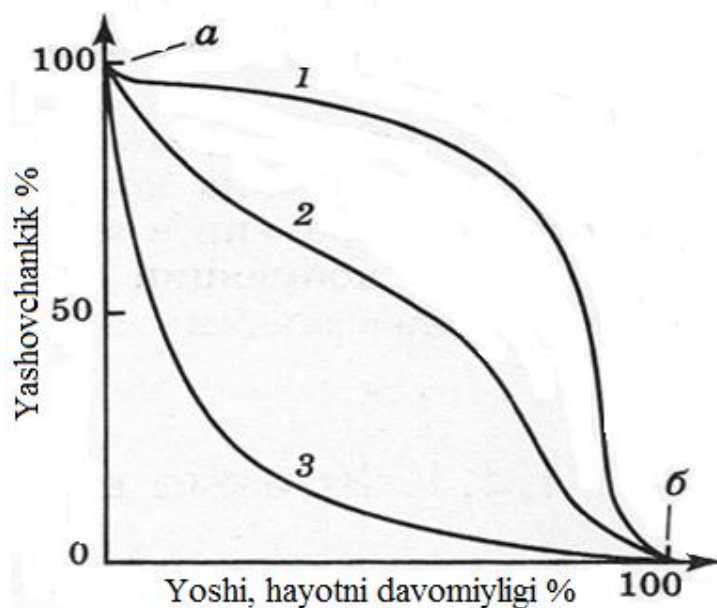
9.4. Populyatsiya dinamikasi

Populyatsiya dinamikasi – populyatsiyaning asosiy biologik ko'rsatgichlari(soni, biomassasi, strukturasi)ning ekologik omillarga bog'liq ravishda vaqt bo'yicha o'zgarish jarayonidir. Populyatsiya hayoti uning dinamikasida namoyon bo'lishi eng muhim bo'lgan biologik va ekologik hodisadir(Riklifs R., 1979).

Yashovchanlik egriliklari. Bunday egriliklar yangi tug'ilgan bir guruh populyatsiya individlarni vaqtga nisbatan tirik qolganlarning soniga nisbatan xarakterlovchi grafik. Har qanday biologik turni o'ziga xos xarakterli yashovchanlik egriligi mavjud. Yashovchanlik egriligini qurayotganda abssissa o'qi bo'yicha yosh individlarni nisbiy yoshi, ordinata o'qi bo'yicha tirik qolgan individlarning soni qo'yiladi yoki shu son bo'yicha % aniqlanadi:

$$\frac{\text{Tirik qolganlarni soni}}{\text{Populyatsiya soni}} \times 100\%$$

Yashovchanlik egriliklarini tasvirlovchi grafik 9.4-rasmda keltirilgan.



9.4-rasm. Yashovchanlik egriligi: 1- Odam yoki yirik sutemizuvchi;
2 – gidra yoki qora dumli bug'u; 3 – ustrisa yoki baliq

Barcha tirik jonzorlar (hayvonlar va o'simliklar) ma'lum yashash yoshiga ega, ya'ni yetuklik davridan so'ng yoshining oshishi bilan tiriklik aktivligi pasayadi. O'lishning bevosita sabablari har xil bo'lishi mumkin, ammo ular asosida faqat *organizmning tashqi muhitining manfiy ta'siriga qarashligining pasayishi* bilan namoyon bo'ladi. Yuqorida keltirilgan 9.4-rasmdan ko'rinib turibdiki:

1 – egrilik – bu idealga yaqin yashovchanlikni xarakterlaydi, bunda o'linga olib keladigan asosiy omil bu qarish jarayonidir.

2 – egrilikka o'xshash qonuniyat bir yillik o'simliklarga ham xos, misol uchun bug'doy, g'o'za, sholi va h.z., chunki bir turga mansub o'simliklar bir xil o'sib, so'ng qariydi.

3 – egrilik, asosan, har xil sabablarga ko'ra organizmlarni yosh paytida juda ko'p nobud bo'lishi mumkin bo'lgan populyatsiyalardagi qonuniyatni akslantiradi. Odatda, bunday populyatsiyalar juda ko'p nasl qoldiradi. Masalan, ko'pgina baliq turlari, hasharotlar va hokazolar.

Oraliq yashovchanlik egriligi (2) shunday tur populyatsiyalarni xarakterlaydiki, bunda o'lish ko'rsatgichi deyarli bir xil, yoshga kam bog'liq bo'ladi. Tabiatda ko'pgina turlar mavjudki, ular uchun 2 – egrilikni akslantiruvchi qonuniyat xos, masalan qushlar, kaltakesaklar, kichik sutemizuvchilar va boshqa xil organizmlar.

Ko'pgina hollarda yashovchanlik egriligi populyatsiya zichligiga bog'liq ravishda o'z shaklini o'zgartiradi. Zichlikning oshishi bilan egrilik qavariq bo'ladi. Bu holatda organizmlarning o'lishi kuzatiladi.

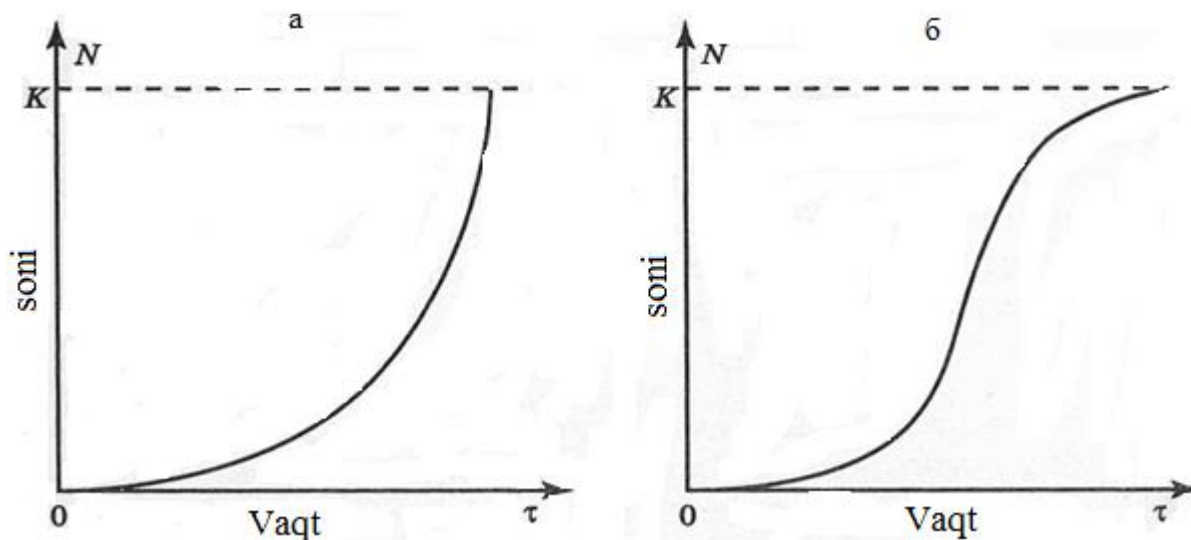
9.5. Populyatsiyaning o'sishi va o'sish qonunlari

Agar unchalik katta bo'lmagan emigratsiya va immigratsiyada tug'ilish o'lishga nisbatan ko'paysa, populyatsiya soni ko'paya boshlaydi. Agar populyatsiyada hamma yoshdagi guruhlar mavjud bo'lsa, unda uning o'sishi uzluksiz bo'lishi mumkin. Hech qanday ekologik cheklovchi omil bo'lmaganda populyatsiyadagi bunday o'sish jarayonini ushbu differensial tenglama orqali yozish mumkin:

$$\frac{dN}{dt} = rN, \quad (9.5.1)$$

bunda N - populyatsiya individlar soni, t - vaqt, r - tabiiy o'sish tezligining o'zgarmasligi.

Populyatsiyaning J - obrazli o'sish qonuni. Agar $r > 0$ bo'lganda vaqt o'tishi bilan populyatsiya soni ko'payadi. Bunda populyatsiyaning o'sishi boshlang'ich momentlarda sekin ro'y beradi, keyinchalik katta sur'atda eksponentsial qonuniyat bo'yicha o'sadi. Bunday o'sish qonunini akslantiruvchi egrilik J - ko'rinishni qabul qiladi (9.5a-rasm). Populyatsiya o'sishini xarakterlaydigan bunday model asosida populyatsiyaning o'sishi zichlikka bog'liq bo'lmasligi gipotezasi yotadi. Hisoblashlaricha, har qanday tur, nazariya nuqtayi nazaridan, agar ozuqa, joy, muhitning doimiyligi va yirtqichlarning bo'lmasligi shartlari bo'yicha hech qanday cheklanishlar bo'lmasa, o'zining sonini butun Yer sharini egallaguncha o'stirishga ega. Bunday fikrni XVIII va XIX asrlar arafasida ingliz iqtisodchisi Tomas R. Maltus oldinga surgan. Populyatsiyaning o'sishini xarakterlaydigan bu qonunni Maltus nazariyasi ham deyishadi.



9.5-rasm. Populyatsiya sonining o'sishini xarakterlaydigan egriliklar: a) J - o'xshash; b) S - o'xshash. K - muhit hajmining sig'imi.

Populyatsiyaning S – obrazli o'sish qonuni. Populyatsiyani o'sishini yana bir boshqa holati, ya'ni o'sishni cheklovchi ba'zi bir ekologik omillar mavjudligidir. Bunday cheklovchi omillar har xil bo'lishi mumkin, ya'ni *ozuqa tanqisligi, joy masalasining mavjudligi, muhitda toksikantlarning yig'ilishi va h.z.* Bunda populyatsiya soni boshida sekin o'sadi, ma'lum vaqtdan so'ng o'sish tezligi oshadi va yana ma'lum muddatdan so'ng pasayadi, nihoyat, populyatsiya egriligi ma'lum bir darajada yetib turg'un holatni qabul qiladi. Bunday o'sishni akslantiruvchi egrilik S – obrazli egrilik deb nomlanadi (9.5b-rasm). O'sishni xarakterlaydigan bunday holat ko'pincha achitqilarga xos. Bunday o'sishda muhitda spirtning yig'ilishi asosiy cheklovchi ekologik omil bo'lib hisoblanadi. Xuddi shunday suv o'tlarining o'sish xarakteri – ma'lum bir vaqtdan boshlab suvo'tlari zichligining o'sishi natijasida bir-biriga yorug'lik tushishiga to'sqinlik qilishdek omillar rol o'ynaydi. Ushbu har ikkala misolda populyatsiya biomassasi o'sishini cheklovchi omil – zichlik hisoblanadi.

Xuddi shunday holat joy tanqisligi masalasi vujudga kelganda yuz berishi mumkin. Masalan, kalamushlarda olib borilgan tajribalar shuni ko'rsatdiki, ularning *zichligi oshishi bilan* tug'ilish sonining pasayishi, kanibalizmning sodir bo'lishi, gormonal siljishlar, ya'ni pushtsizlikning ko'payishi, yashovchanlik darajasining pasayishi va boshqa shunga o'xshash effektlarni paydo bo'lishiga olib keladi. Qushlarda ham ular zichligining oshishi bilan shunga o'xshash effektlarni kuzatish mumkin.

Populyatsiyani S – obrazli o'sishining modeli, asosan, real populyatsiyalarga xos bo'lib, yuqorida aytilgan aniq cheklovchi omillarni umumlashtirib muhit sig'imi tushunchasini kiritish mumkin. Bu har bir populyatsiya uchun xos bir nisbiy o'zgarmas kattalik bo'lishi mumkin. Muhit sig'imini K bilan belgilab, populyatsiyaning S – obrazli o'sishini xarakterlaydigan modelning differensial ko'rinishini quyidagicha yozish mumkin:

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K}), \quad (9.5.2)$$

Bunda: K - populyatsiya o'zining tegishli maksimal sonini noma'lum uzoq vaqt davomida saqlashi mumkin bo'lgan muhit sig'imi.

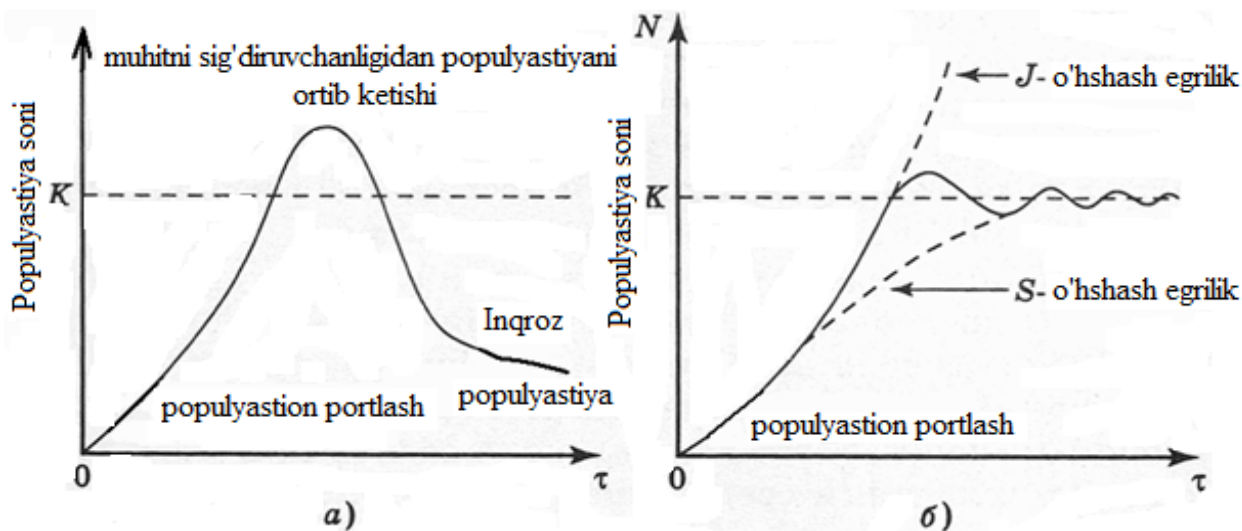
Agar $N > K$ bo'lsa, unda o'sish tezligi manfiy bo'ladi. Agar $N < K$ bo'lsa, o'sish tezligi musbat bo'ladi va populyatsiya soni (N) K ga intiladi. Agar $N = K$ bo'lsa, populyatsiya o'sish tezligi 0 ga teng bo'ladi. Bunday holatda ($N = K$) populyatsiya turg'un holatda

bo'ladiki, ya'ni populyatsiya o'lchamlari o'zgarmaydi. Populyatsiyaning J va S – o'xshash o'sish modellari ko'pgina adabiyotlarda eksponentsial va logistik o'sish deb ham ataladi.

Muhit sig'imi nafaqat S – o'xshash modellarda, balki J – o'xshash modellarda ham hal qiluvchi rol o'ynaydi. Chunki shunday vaqt bo'ladiki, qaysidir muhit resursi tugaydi, o'shanda *muhit sig'imi chegaralovchi omil* rolini o'ynaydi. Keyingi mumkin bo'lgan holatlar ssenariyasi 9.6-rasmda keltirilgan. Populyatsiya sonining tez o'sishi natijasida J – o'xshash egrilik K chegaradan chiqib, populyatsiya inqirozga uchraydi, ya'ni populyatsiya soni tez pasaya boshlaydi. Inqirozning asosiy sabablari atrof-muhit omillarining birdaniga o'zgarishidir. Shuni ham nazarda tutish lozimki, muhit hamma vaqt ekologik omillarning o'zaro ta'siri orqali belgilanadi, agar biror bir omil o'zgarsa, demak muhit ham o'zgaradi. Bunda juda ko'p populyatsiya individlari emigratsiyalanishga ulgura olmaydi va natijada o'ladi.

Tabiiy muhit sharoitini hisobga olgan holda quyidagi tushunchalar qabul qilingan: *biotik potentsial* – populyatsiya sonini o'sishga olib keluvchi ekologik omillar yig'indisi; *muhit qarshiligi* – populyatsiya sonining o'sishini chegaralovchi ekologik omillarning muvofiq uyushmasi mos kelishi.

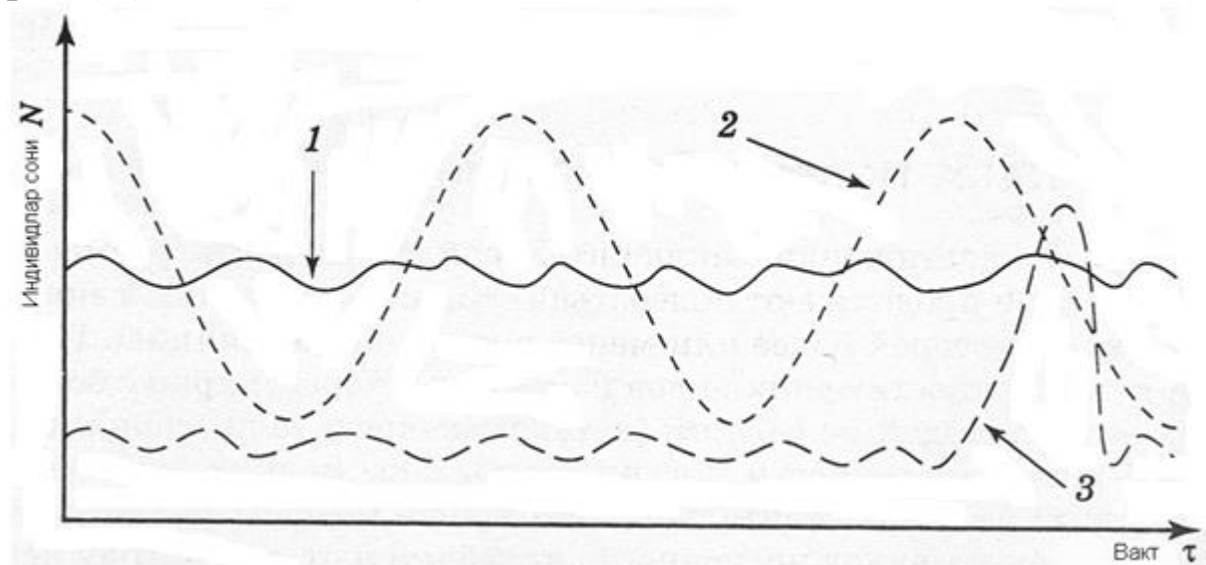
Qonun: populyatsiyadagi har qanday o'zgarish – biotik potentsial va muhit qarshiligi orasidagi balansning buzilishidir.



9.6-rasm. J – o'xshash modelda populyatsiya o'sishining chegaralanish variantlari: a) ozuqa muhitidagi dafniya uchun; b) S – o'xshash ko'rinishli modelga o'tish

9.6. Populyatsiya sonining tebranishi

Populyatsiya o'lchamlari o'zining oxirgi o'sish fazasiga yetganda avloddan avlodga o'tadigan ma'lum bir o'rtacha kattalik atrofida tebranib turadi. Ayrim turlarda bunday o'zgarish davri bo'lib tursa, boshqalarga bunday o'zgarish kuzatilmaydi. *Bunday tebranish populyatsiya turiga, ekologik muhitiga bog'liq ravishda har xil amplituda va davriylikka ega bo'ladi.* Tabiatdagi bunday tebranishlar, asosan, 3 ko'rinishga ega: nisbatan turg'un, sakrovchi va siklik (9.7 - pasm) (Riklifs R., 1979).



9.7-rasm. Har xil populyatsiyalar soni o'zgarishlarining asosiy egriliklari: 1 - turg'un; 2 - siklik; 3 - sakrovchi.

Bobga doir sinov savollari:

1. Populyatsiya biofizikasi nimani o'rganadi?
2. Populyatsiyaning fazoviy va etologik strukturasi tushuntiring?
3. Populyatsiyaning o'sish qonunlarini tushuntiring?
4. Populyatsiya dinamikasi deganda nimani tushunish lozim?
5. Populyatsiyaning yashovchanlik egriligini misollarda tushuntiring?.
6. Populyatsiyadagi S va J o'sish qonunlarini tushuntiring?

10-BOB. EKOSISTEMA BIOFIZIKASI

Ekosistema biofizikasi – ekosistemaning strukturaviy tuzilishi, abiotik va biotik omillarning o'zaro ta'siri, energiya va modda almashinuvlarni boshqarish mexanizmlarini o'rganishi va yozilishi demakdir. Bunday yondashish ekosistemalardagi turg'unlik, turlar xilma-xilligini xarakterlaydigan omillar, turlarni o'zaro ta'siri (parazit-xo'jayin, yirtqich-o'lja, konkurensiya), oziqa zanjiri, tashqi muhit bilan energiya va modda almashinuvi, migratsiya va emigratsiya jarayonlari, turlarning ekosistemadagi fazoviy joylanish strukturalari, turlarning ekosistemadagi egallagan nishalari va shularga o'xshash masalalarni o'rganishni taqozo qiladi.

Ekosistema tushunchasi ekologiya fanining fundamental tushunchalaridan biri hisoblanadi. Ekosistema tushunchasini fanga A.Tensli (1935) kiritdi. Bu tushuncha asosida organizmlar va ularni o'rab turgan muhitning fizik komponentlari yig'indisi mavjud. Bunda tirik va notirik tabiat komponentlarining o'zaro ta'siri natijasida u yoki bu ko'rinishda to'la biotik aylanma sikl yuz berishi mumkin (Б.М. Миркин, Л.Г. Наймова, 2005).

Yangi adabiyotlarda ekosistema ta'rifini ma'no jihatdan bir-biriga yaqin xilma-xil ko'rinishlariga duch kelish mumkin. Б.М. Миркин, Л.Г. Наймова larning (2005) yozishicha, bugungi kunda ekosistemani ikki xildagi tushunchasi mavjud: tor va keng. Tor ma'noda ekosistema deganda o'z-o'zini boshqarish rejimi mavjud bo'lgan organizmlar va ularni o'rab turgan muhit sharoitlari orasidagi munosabatlar yig'indisi tushuniladi. Masalan, tabiiy o'rmonlar, ko'llar, botqoq massivlari, dengizlar va hokazolar. Agar bunday sistemalarni buzsak (tushunarliki ma'lum me'yorda), unda bunday sistemalar qayta tiklanadi, avvalgi holatini tiklamasa-da, o'shanga yaqin holatda tiklanishi mumkin.

Keng ma'noda (Одум, 1986) ekosistema deganda, boshqarish mexanizmlarining mavjud yoki mavjud emasligidan qat'iy nazar, har qanday o'zaro ta'sirda bo'lgan organizmlar va ularni o'rab turgan muhit sharoitlarining yig'indisi tushuniladi. Bu holda ekosistema sifatida shahar, qishloq xo'jalik fermasi, qishloq xo'jalik ekinzorlari, kosmik kema kabinasi va hokazolarni olish mumkin. Boshqacha qilib aytganda, bunday ekosistemalar sun'iy ekosistemalar hisoblanadi.

Umumiy qilib aytganda, ekosistema – biosferaning har qanday ma'lum bir uchastkasi hisoblanib, unda modda va energiyaning aylanma harakati, tashqi muhit bilan modda va energiya

almashinishdek jarayonlarning yuz berishi va bir butun namoyon bo'lishining ko'rinishi hisoblanadi.

Ekosistema fazoviy o'lcham birligiga ega emas. Chumolining uyi, ko'l, tog' cho'qqisi, Tinch okeani, Yevroosiyo materigi va biosferani ekosistema deb hisoblash mumkin. Ekosistema iyerarxik tuzilishga ega bo'lishi mumkin, ya'ni, ekosistema boshqa kichik ekosistemalardan iborat bo'lishi mumkin. Masalan, o'rmon ekosistemi, o'rmondagi botqoq ekosistemi yoki shahar ekosistemi, shahardagi dam olish bog'i ekosistemi va shu kabilarni misol qilib keltirish mumkin.

Ko'pincha rus adabiyotlarida «ekosistema», «biogenoz» va «landshaft» tushunchalari bir xil ma'noda ishlatiladi. Agar biz «ekosistema» tushunchasini birlik o'lchamiga ega emas deb tushunsak, unda uni «biogenoz» va «landshaft» tushunchalaridan farqi aniqlanadi. Bunday nuqtayi nazardan bu tushunchalar bir-biridan farq qiladi. «Biogenoz» tushunchasi 1942-yilda V.N.Sukachev tomonidan taklif qilingan bo'lib, unda ekosistemaning fitosenoz chegaralari bilan chegaralangan bir jinsli yer yuzasining maydoni (suvsiz) tushunilgan.

Geografik landschaft katta, bir jinsli geografik birlik (bir xil tipdagi relyef va ob-havosi, ma'lum bir tuproq va o'simliklardan iborat) yoki bir necha ekosistemadan iborat bo'lgan ma'lum bir yer yuzasi maydoni hisoblanadi.

Hamma tabiiy ekosistemalar uchun fundamental qonun hisoblangan Le Satele-Braun prinsipi mavjud: tashqi kuch ta'sirida sistema turg'un holatidan chiqarilsa, bunday sistema turg'unligi tashqi ta'sir effekti kam bo'lgan tomonga qarab siljiydi.

Tabiiy sharoitda har xil turdagi populyatsiyalar birlashib yuqori darajadagi sistemalarni – uyushma va biosenozlarni tashkil qiladi.

«Biosenoz» terminini 1877-yilda nemis zoologi K.Myobius (Odum, 1986, T.1) taklif qilgan bo'lib, bunda ma'lum fazo o'lchami chegarasida birgalikda yashashga moslashgan o'simliklar, hayvonlar va mikroblar populyatsiyalarini guruhlar tushuniladi. Uyushma ma'lum bir turlar, populyatsiyalar yig'indisi bo'lib, o'zaro raqobat va ma'lum bir umumiy ekologik sharoitga ega, ammo uch biologik tashkil qiluvchilari bo'lishi shart bo'lmagan sistemadir. Masalan, "o'simliklar uyushmasi" deyish to'g'ri, ammo "o'simliklar biosenozi" deyish mumkin emas.

Har qanday biosenoz abiotik muhitning ma'lum bir uchastkasini egallaydi. Biotop – yuqori yoki past darajali bir xil sharoitli va biror bir ko'rinishdagi organizmlar uyushmasi bilan egallangan fazodir.

Biosenotik organizmlar guruhini o'lchamlari har xil bo'lishi mumkin. Biosenoz (uyushma) – nafaqat uni tashkil qiluvchi turlar yig'indisi, balki ularning o'zaro ta'sirlari yig'indisidir. Uyushma ekologiyasi (sinekologiya) – bu ham ekologiyada ilmiy yondashish bo'lib, biosenozdagi munosabatlar kompleksini va dominant o'zaro bog'liqliklarni o'rganadi. Sinekologiya, asosan, muhitdagi biotik omillarni o'rganish bilan mashg'ul bo'ladi.

Biosenoz hududida *fitosenoz* – turg'un o'simliklar uyushmasi, *zoosenoz* – o'zaro bog'liq hayvonlar turi majmuasi va *mikrobiosenoz* – mikroorganizmlar uyushmasiga ajratiladi:

$$\text{Biosenoz} = \text{fitosenoz} + \text{zoosenoz} + \text{mikrobiosenoz}.$$

Shuni ta'kidlash lozimki, tabiatda fitosenoz, zoosenoz va mikrobiosenoz hech qachon alohida-alohida uchramaydi. Biosenoz turlararo bog'liqlikni shakllantiradi. Bunday bog'liqlik biosenoz strukturasini tashkil qiladi. Biosenoz strukturasini – individlar soni, ularning fazoda taqsimlanishi, tur tarkibi, oziqa zanjiri strukturasini, hosildorligi va biomassadek ko'rsatgichlar bilan xarakterlanadi (Николайкин и др., 2003).

10.1. Biosenozlarning trofik strukturasini

Biosenozdagi organizmlar orasidagi asosiy munosabatni uning strukturasini aniqlaydi – yirtqich va o'lja orasidagi bog'liqlik: biri – iste'mol qiluvchi, ikkinchisi - iste'mol bo'luvchi. Misol uchun: quyon o't bilan oziqlanadi, tulki va bo'ri quyonni ovlaydi, yirtqich qushlar (burgut, lochin va hokazolar) tulki va bo'ri bolalari bilan oziqlanadi. O'lgan o'simliklar, quyonlar, tulkilar, qushlar va h.k. detritofaglar (redutsentlar yoki boshqa strukturani buzuvchilar) uchun oziqa hisoblanadi.

10.1.1. Oziqa zanjiri va tarmog'i

Oziqa zanjiri – organizmlarning ma'lum bir ketma-ketligi bo'lib, bunda oldingisi keyingisi uchun oziqa hisoblanadi. Bu quyoshning yuqori effektli energiyasini fotosintez qilish jarayonidan boshlab detritofaglar faoliyatining natijasi bo'lmish minerallargacha bo'ladigan oqim yo'lidir. Oziqa zanjirining har bir halqasidagi (zvenosidagi) organizm quyosh nurining bir ko'rinishidan boshqa bir ko'rinishiga aylantiruvchi biologik mexanizmdir. Zanjirni oxirida «quyosh nuri» kam effektli issiqlik energiyasiga aylanib, atrof muhitga tarqaladi. Bu yo'l

orqali oziqa moddalar produsentlardan konsumentlargacha va keyinchalik redutsentlargacha va yana produsenlarga aylanadi.

Oziqa zanjirining har bir halqalari (zvenosi) tegishli trofik darajani tashkil qiladi. Birinchi trofik darajani avtotroflar egallaydi, bularni birlamchi produsentlar deb ham atashadi. Ikkinchi trofik darajali organizmlar birlamchi konsumentlar deyiladi. Uchinchilarini – ikkilamchi konsumentlar va hokazo. Tabiatda to'rtinchi yoki beshinchi trofik darajali oziqa zanjiri mavjud, juda kam hollarda oltinchi trofik darajali zanjir uchrashi mumkin (10.1-rasm).

Yaylov oziqa zanjirida birinchi trofik darajani o'tlar, ikkinchisini – yaylov hayvonlari, uchinchisini – yirtqichlar tashkil etadi. Shunday qilib, yaylov oziqa zanjiri bo'lishi mumkin:

O'simlik mahsulotlari (misol uchun nektar) $\Rightarrow$ chivin $\Rightarrow$ o'rgimchak
 $\Rightarrow$ sichqonlar $\Rightarrow$ qushlar.

Atirgul butasining sharbati $\Rightarrow$ shirincha $\Rightarrow$ xonqizi $\Rightarrow$ o'rgimchak
 $\Rightarrow$ qushlar $\Rightarrow$ yirtqich qushlar.

Detrit oziqa zanjiri detritdan boshlanadi:

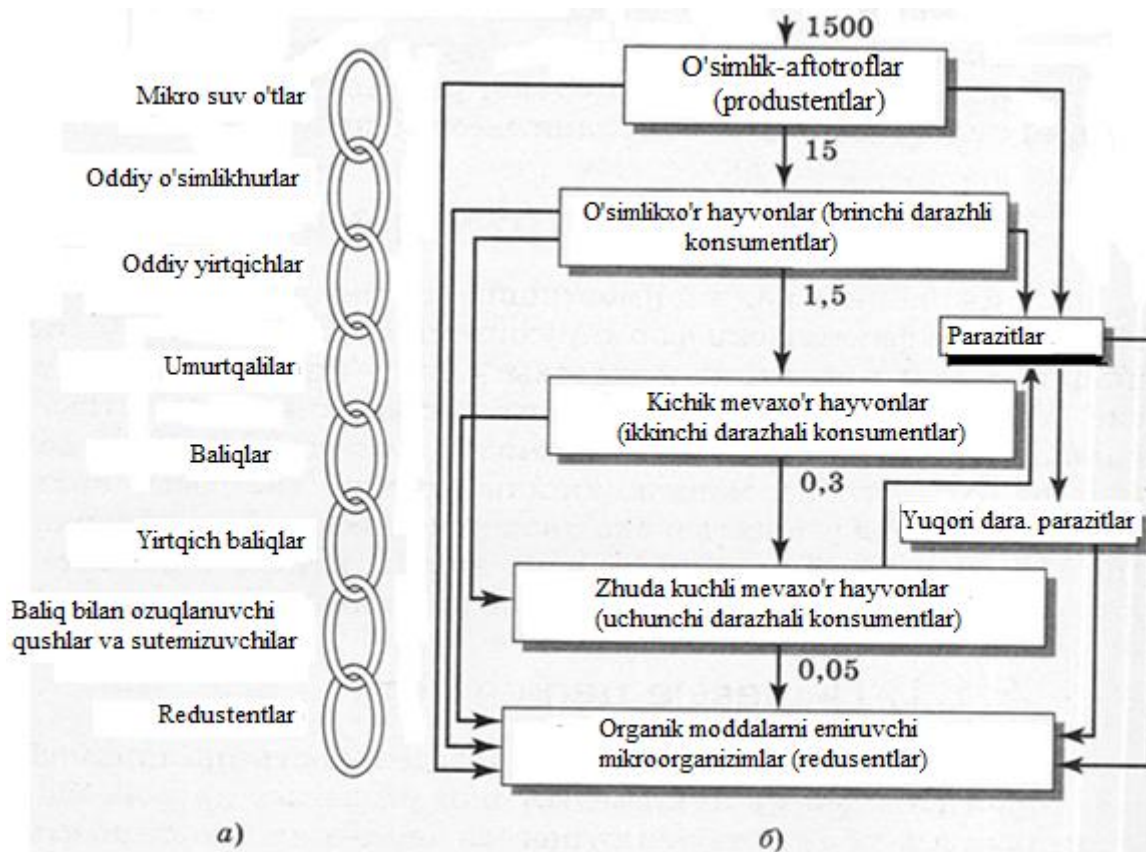
detrit $\Rightarrow$ detritofag $\Rightarrow$ yirtqich.

Bunday oziqa zanjiriga xarakterli misol:

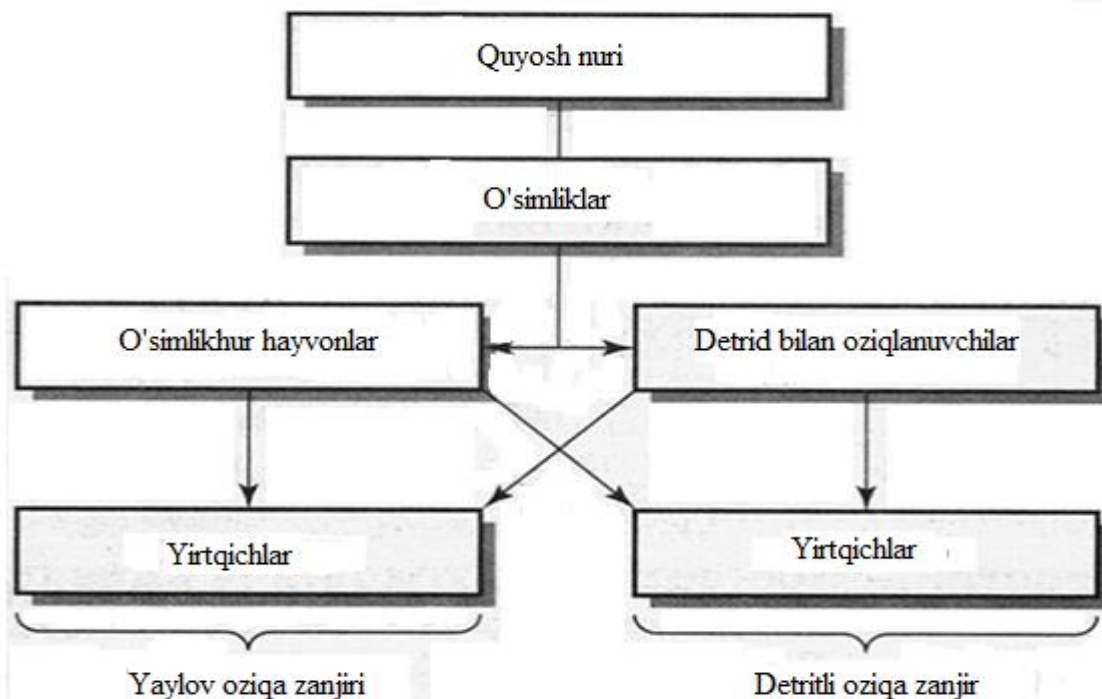
yerga tushgan barglar qatlami $\Rightarrow$ yomg'ir chuvalchangi $\Rightarrow$ qora yaloq $\Rightarrow$ lochin (*Accipiter nisus*), o'lik hayvon $\Rightarrow$ tegishli chivin
lichinkasi $\Rightarrow$ o'tloq qurbaqa $\Rightarrow$ ilon

(Николайкин и др., 2003).

Oziqa zanjiri konsepsiyasi tabiatda kimyoviy moddalar aylanishini tushunish imkoniyatini beradi. Shuni ham aytib o'tish lozimki, real tabiatdagi oziqa zanjiri yuqorida keltirilgan misollarga nisbatan murakkab bo'lib bir-biri bilan aralashib ketgan. Chunki ko'pgina o'txo'r hayvonlar faqat bir xil o't bilan oziqlanmasdan, turli xil o'tlar bilan oziqlanadi, xuddi shunday yirtqichlar ham. Bu xildagi oziqa munosabatini tushuntiruvchi strukturalarga oziqa to'ri deyiladi. Buning umumiy sxemasini Y.Odumning energiya oqimi modelida ko'rish mumkin (10.2-rasm).



10.1-rasm. Biosenoz oziqa zanjirining umumlashgan holati (N.F. Reymerz bo'yicha): a) reallikdagi holati; b) strelkalar bilan energiya aylanishining yo'nalishlari ko'rsatilgan, sonlar orqali oziqa zvenosiga to'g'ri keladigan energiya miqdori tasvirlangan.



10.2-rasm. Yaylov va detritli oziqa zanjirining sxemasi (Y.Odum bo'yicha).

10.2. Ekologik piramidalar

Har xil turdagi organizmlarning biosenozda o'zaro munosabatini ko'rgazmali tushuntirish maqsadida ekologik piramida tushunchasidan foydalaniladi. Bundan tashqari, biomassa va energiyani tasvirlovchi piramidalar ham mavjud.

Sonli piramidalar. Organizmlar sonini tasvirlovchi piramidani qurish uchun o'rganilayotgan joyda o'zaro munosabatda bo'lgan organizmlarning soni hisoblaniladi:

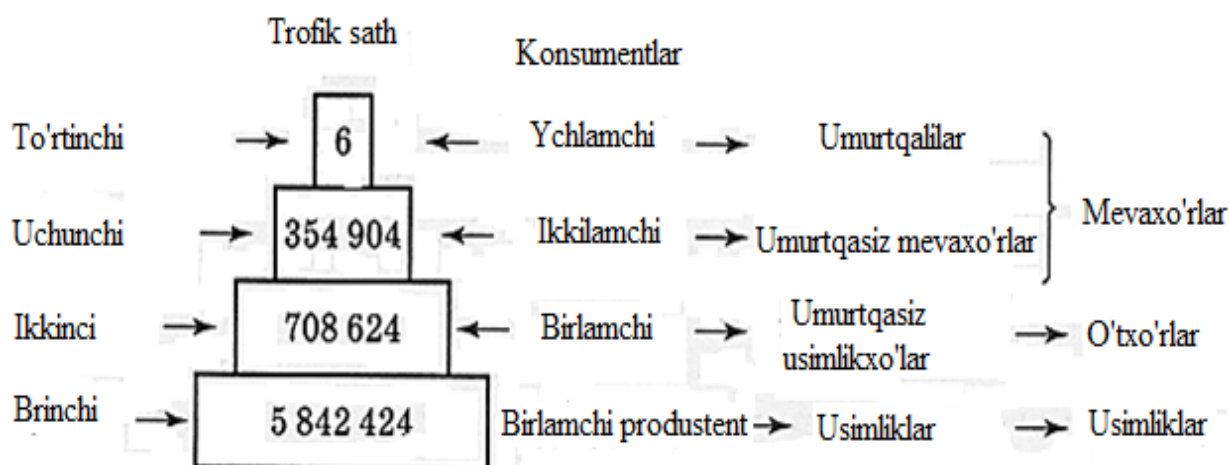
- produsentlar – o'simliklar;
- birinchi darajali konsumentlar – o'simlikxo'r hayvonlar;
- ikkinchi darajali konsumentlar – mevaxo'r hayvonlar;
- uchinchi darajali konsumentlar – mevaxo'r hayvonlar;

.....

- n -chi darajali konsumentlar («oxirgi yirtqichlar») – mevaxo'r hayvonlar;
- redusentlar – destruktorlar.

Ikkinchi, uchinchi va yuqori darajali konsumentlar yirtqichlar bo'lishi mumkin. Oddiy oziqa zanjirida yirtqichlar xilining o'sishi bilan hayvonlarning o'zi ham yiriklashadi, ammo soni kamayadi.

Har bir trofik darajadagi organizmlarning soniga mos yuza bo'lgan to'rt burchaklarni kattasidan kichigigacha vertikal shaklda terib chiqsak, ekologik piramidani hosil qilamiz. Oziqa zanjirini bu ko'rinishidagi tushuntirishni amerikalik ekolog Ch.Elton taklif qilgan (10.3-rasm). Bunday tipdagi ekologik piramidani qurish o'rganilayotgan joydagi organizm turlarini to'g'ridan to'g'ri hisoblashga asoslangan.



10.3-rasm. Donli o'simliklar o'sgan yaylov uchun miqdoriy ekologik piramida: sonlar – turlarning soni.

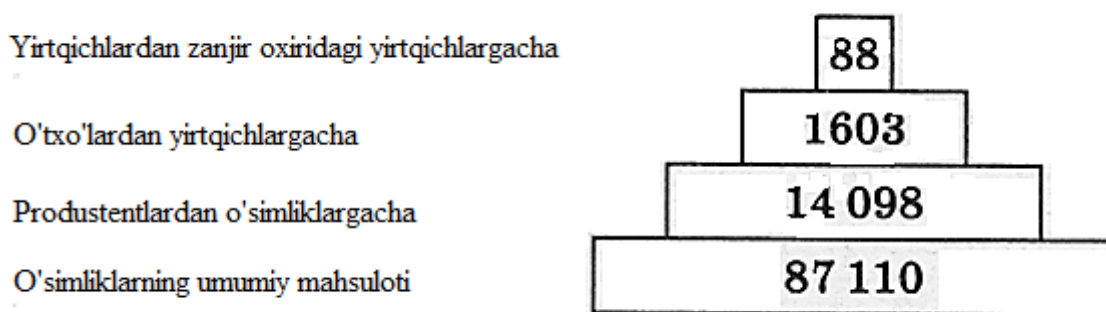
10.3. Biomassa piramidasi

Ekologik biomassa piramidasi sonli piramidaga o'xshab quriladi. Uning asosiy mazmuni shuki, har bir trofik darajadagi tirik modda miqdorini (biomassa – organizmlarning yig'indi massasi) ko'rsatish bo'lib, bu ko'rinishdagi piramida sonli piramidaga nisbatan ba'zi bir qulayliklarga ega. Biomassa piramidasidagi to'rtburchaklar tegishli ravishda maydon yoki hajm birligidagi tirik modda massasiga to'g'ri proporsional. Juda ko'p hollarda tabiatda tirik moddani hamma vaqt aniq o'lchab bo'lmaydi, shuning uchun ularning maydon yoki hajm birligiga nisbatini olish anchagina qulay bo'ladi.

10.4. Energiya piramidasi

Biosenozdagi har xil trofik darajadagi organizmlar orasidagi bog'liqlikni ko'rsatishning fundamental usullaridan biri – biosenozning energetik piramidasini qurishdir. Bunda piramidadagi to'rtburchaklarning o'lchami har bir trofik darajadagi tirik moddalar vaqt birligidagi energetik ekvivalentligiga proporsional qilib quriladi (10.4-rasm).

Piramida asosida quyoshdan yetib keladigan energetik ekvivalentni ham qo'shib qo'ysak, biz qurgan energiya piramidasining informativligi yanada ham oshadi, albatta.

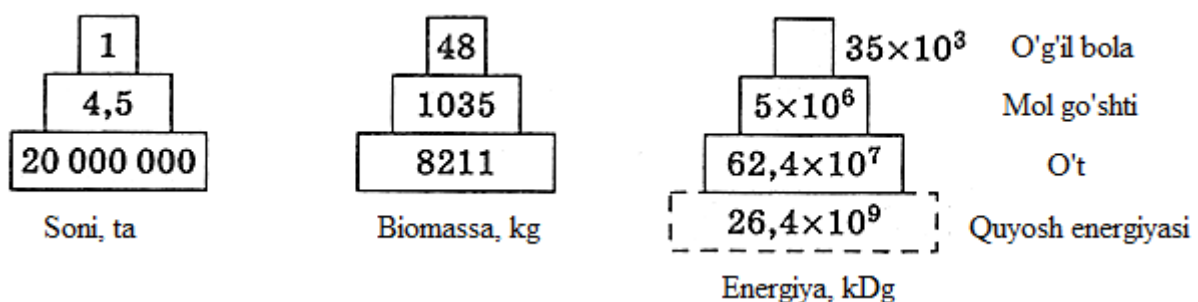


10.4-rasm. Energiya piramidasi: sonlar – energiya miqdori (kJ/m^2y)

Ekologik energiya piramidasi oziqa zanjirida oziqa dinamikasini akslantirishi bilan sonli va biomassa piramidasidan keskin farq qiladi. Energiya piramidasi dinamikani akslantirsa, sonli va biomassali piramida esa statistikani akslantiradi. Ular orasidagi farq ham shunda. Energiya piramidasini ko'rinishi oddiy piramidaga o'xshab termodinamikaning ikkinchi qonuni singari ma'noni ham akslantiradi.

Energiya piramidasi biosenozlarni taqqoslash uchun qulay bo'lishi bilan birga biosenozdagi populyatsiyalarning nisbiy ahamiyatini ochib berishda ham foydalanilishi bilan ahamiyatlidir. Uch xil tipdagi piramidalar ichida eng ahamiyatlisi ham energiya piramidasidir. Ammo bu tipdagi piramidani qurish uchun berilganlarni yig'ish ham anchagina muammoli hisoblanadi.

Klassik ekologik piramidalarning eng muvaffaqiyatlisi va ko'rgazmalisi amerikalik ekolog Ю.Одум ning (1975) taklif qilgan piramidasidir. Buzoq go'shtini iste'mol qiluvchi o'g'il bola va buzoq (faqat o't bilan oziqlanadi) shartli "Biosenoz"ni Ю.Одум quyidagi sxema shaklida akslantirdi (10.5-rasm).



10.5-rasm. Ekologik piramida (Y.Odum bo'yicha, masshtabsiz).

10.5. Biosenozda trofik aylanish qonuniyati

Tirik organizmlar o'zining mavjudligi uchun doimo tashqaridan energiya olishi shart va uni qayta ishlab atrof-muhitga sarflashi lozim. Oziqa zanjirida, tarmoqda va ekologik piramidalarda har qanday keyingi zvenoni shartli ravishda aytish mumkin, u o'zidan oldingisi bilan oziqlanadi. O'simliklar va hayvonlar uyushmasidagi trofoenergetik bog'liqlikni oddiy ko'rinishi Ribinskiy suv ombori (Rossiya) misolida 10.6-rasmda keltirilgan.

Yerdagi barcha organizmlar uchun Quyosh energiya manbayi bo'lib xizmat qiladi. Quyosh nurining barcha spektrlaridan faqat 40% i Yer yuziga yetib keladi. O'simliklar 380-710 nm to'lqin uzunligiga ega bo'lgan fotosintetik aktiv radiatsiyaning (FAR) ma'lum bir qismini o'zlashtira (kimyoviy bog'lasha) oladi. Quyida har xil ekosistemalar uchun FARni o'zlashtirish % da berilgan:

Okean.....1-2 gacha
Tropik o'rmonlar.....3-4 gacha

Shakarqamish va makkajo'xori plantatsiyalarida (optimal sharoitda)-
.....3-5 gacha
Tabiiy sistemalarda, muhit sharoitining hamma ko'rsatgichlari bo'yicha
kondisionerlash shartida (qisqa vaqt davrida).....8-10 gacha
O'rtacha butun planeta o'simliklari.....0.8-1.0 gacha

Oziqa zanjirida o'simliklar barcha organizmlar uchun birlamchi energiya manbayi bo'lib hisoblaniladi. Energiya va moddaning keyinchalik bir trofik darajadan boshqasiga o'tishning ma'lum qoidalari mavjud.

10.6. O'n foizlik qoida

R.Lindeman (1942) energiya piramidasi yoki "10%lik" qoidani yaratdi: har qanday trofik zvenodan energiya keyingi zvenoga («narvon» bo'yicha produsent –konsument – redusent) o'rtacha 10% o'tishi mumkin.

Har bir trofik zvenodan keyingi zvenoga o'tishida energiya ma'lum miqdorda yo'qolishi mumkin, ammo energiyaning bir zvenodan keyingisiga o'rtacha o'tish miqdori deyarli doimiy, o'zgarmaydi.

Trofik zanjirda energiyaning teskari oqimi juda ham past, misol uchun, hayvonlardan o'simliklarga – 0.5% (va hatto 0.25%) umumiy oqimni tashkil qilishi mumkin. Shuning uchun biosenozda energiyaning bir tomonlama aylanishi haqida gapirishga to'g'ri keladi (Николайкин и др., 2003).

10.7. Biologik zo'riqish qoidasi

Bir trofik zvenodan keyingisiga foydali moddalar bilan birgalikda «zararli» moddalar ham o'tishi mumkin. Bunda foydali moddaning ortig'i organizmdan oson chiqadi, ammo zararli moddalar nafaqat chiqishi qiyin, balki vaqt davomida oziqa zanjirida to'planishi mumkin. **Tabiatning bunday tabiiy jarayonini, ya'ni biosenozlarning oziqa zanjirida toksik moddalarning yig'ilishiga biologik zo'riqish qoidasi deyiladi.**

Boshqacha qilib aytganda, *energiya ekologik piramidadagi yuqori zvenolariga o'tishi jarayonida o'n marta yo'qolishi mumkin, bunda ba'zi moddalar, shu jumladan, toksikologik va radioaktiv moddalarning yig'ilishi yo'qotilgan energiya miqdoriga proporsional bo'ladi.* Suv biosenozlarida ko'pgina toksik moddalarni, shu jumladan, xloroorganik pestisidlarning yig'ilishi, yog'lar (lipidlar) massasi bilan korrelyatsiyalanadi.

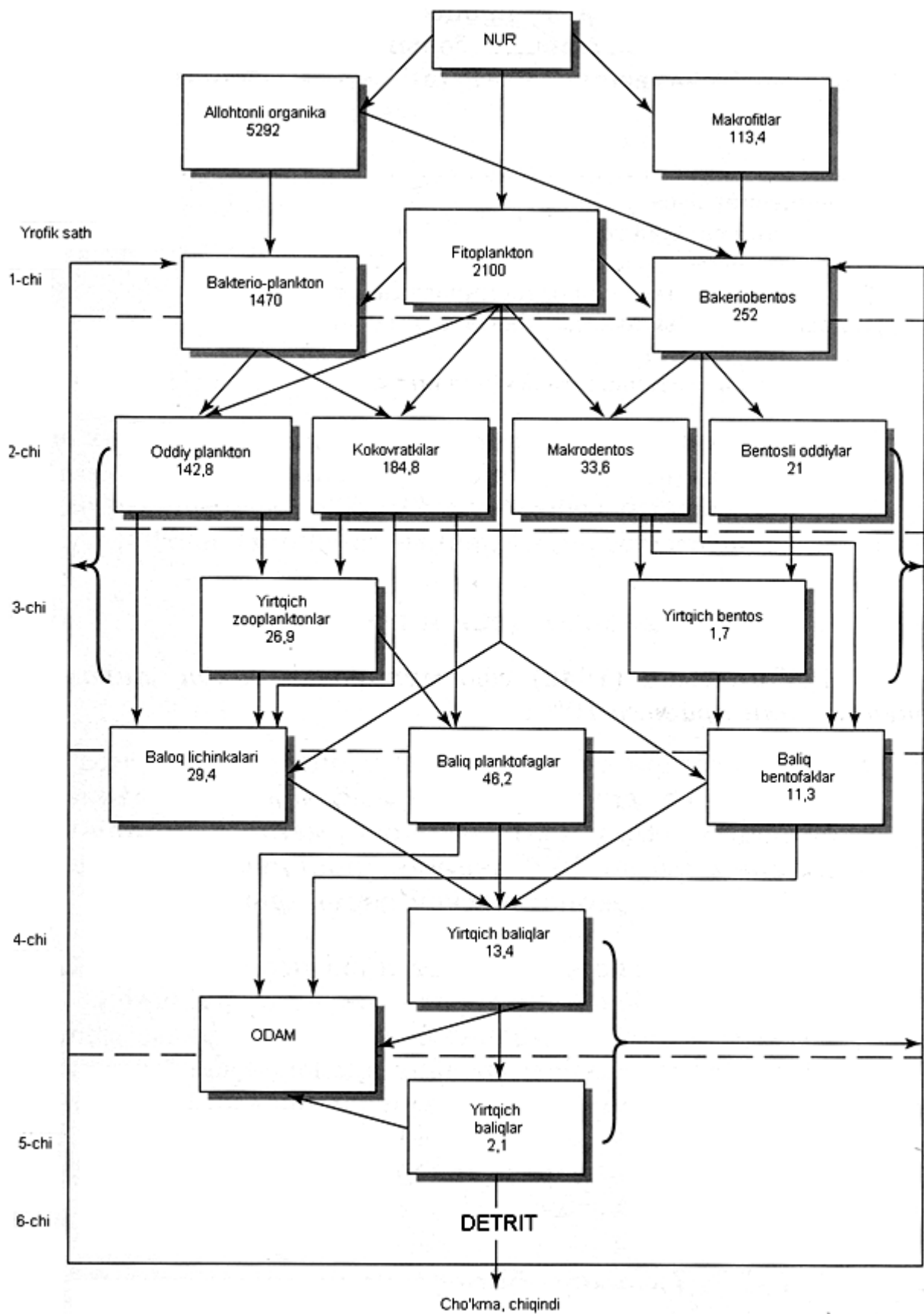
1960-yillar o'rtalarida pestisid dixlordifeniltriixloretoning (DDT) qishloq xo'jalik sohasida ko'p ishlatilishi shunga olib keldiki, olimlar Antraktidadagi pingvinlarning jigarida ham ularning borligini aniqlashdi. DDTdan, ko'pincha, oziqa zanjirining oxirgi zvenosidagi organizmlar, asosan, qushlar katta zarar ko'rishi mumkin. Bunday holatga AQShning sharqiy qismida sapsan qushining yer yuzidan yo'qolib ketishi tipik misoldir.

Biologik zo'riqish juda katta sur'atlar bilan borishi mumkin. AQSHning Long-Ayleno shahrida qishloq xo'jalik zararkunanda hasharotlariga qarshi DDTning ishlatilishi natijasida ularning boshqa organizmlarda yig'ilishini ko'rsatadigan misollarni qarab chiqamiz. Y.Odumning ma'lumotlariga ko'ra DDTni rrm dagi miqdori (ppm (partspermillion) – zarrachani millionga nisbati, yoki $\text{mln}^{-1}=10^4\text{ppm}$) (Николайкин и др., 2003):

Suv.....	0.00005
Plankton	0.04
Planktonli organizmlar.....	0.23
Cho'rtan (yirtqich baliq)	1.33
Ignabaliq (yirtqich baliq).....	2.07
Saplya (kichik hayvonlar bilan oziqlanuvchi qush).....	3.57
Krachka (kichik hayvonlar bilan oziqlanuvchi).....	3.91
Kumush hayka (o'likxo'r)... ..	6.00
Kroxal (kichik baliqlar bilan oziqlanuvchi qush).....	22.8
Baklan (katta baliqlar bilan oziqlanuvchi qush).....	26.4

Hasharotlar bilan kurash olib boruvchi mutaxassislar «bila turib» bunday katta dozadagi preparatlarni ishlatmasdilar, bu doza baliq va boshqa hayvonlar uchun juda ham xavfli hisoblanishi mumkin. Shunga qaramasdan, keyingi tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, baliqlar bilan oziqlanuvchi qushlardagi DDT konsentratsiyasi suvdagiga nisbatan 500 marta ortiq. *O'rtacha olganda, har bir ekologik oziqa zanjiridagi keyingi zvenoda oldingiga nisbatan zararli moddalarning konsentratsiyasi, taxminan, 10 marotaba ko'p bo'ladi.*

Xulosa qilib aytganda, atrof-muhitni muhofaza qilish masalalarini yechishda bayon qilingan biologik zo'riqish prinsipini inobatga olish lozim.



10.6-rasm. Biosenoz trofik turidagi energiya oqimining sxemasi (N.V.Buturina, A.G.Poddubnolar bo'yicha): raqamlar - populyatsiyaning yillik mahsuldorligi, kDj/m^2

10.8. Biosenozlarning tur ko'rinishli tarkibi

Tur ko'rinishli tarkib – biosenozni tashkil qiluvchi turlar soni va ular sonining munosabati. U yoki bu biosenozning aniq turlar sonini mikroorganizmlarning xilma-xilligidan va ularni kuzatishning murakkabligidan aniqlash juda qiyin.

Biosenozning tur tarkibi, to'laqonligi atrof-muhitga bog'liq. Buni cho'l biosenozi bilan namli trofik o'rmonlar biosenozlarini solishtirish bilan ko'rish mumkin.

Biosenozda qaysi tur soni, massasi va o'sishi bo'yicha yuqori bo'lsa, bunday tur dominant tur hisoblanadi. Bunday turlar orasida yana shunday turni ajratishadiki, ular edifikatorlar (lot. “edifikator” – quruvchi) deyiladi. Edifikator tur o'zining yashash faoliyatida boshqa organizmlarning yashashiga qulay bo'lishi uchun o'z atrofida muhit yaratadi. Ana shunday turlar biosenozda bioxilmaxillik spektrini yaratadilar. Masalan, qora qarag'ayli o'rmonlarda qora qarag'ay, aralash o'rmonlarda – qora qarag'ay, qayin va osina, cho'lda – kovul va iloq dominant tur hisoblaniladi. Bunda qora qarag'ay dominant, qayin va osina esa edifikator, chunki ular qalin soya tashkil qilib, ishqorli tuproqni hosil qiladi va maxsus chirindili tuproq yaratadi. Bu tuproqda boshqa soyasevar o'simliklar va hayvonlar yashaydi.

Bu joyda L.G. Raminskiy (1924) va G.A. Glizon (1926) larning kontinium prinsipini keltirish o'rinlidir (Николайкин и др., 2003): *ekologik amplitudalarning bir-birini keng qoplashi va populyatsiyalarning taqsimlanish markazlarini muhit gradiyentini eniga qaratilganligi bir uyushmadan ikkinchi uyushmaga uzluksiz o'tishini ta'minlaydi*, shuning uchun maxsus alohida ajratilgan uyushmalar hosil bo'lmaydi.

10.9. Organizmlar orasidagi munosabat

Organizmlar orasidagi munosabatni o'rganishda quyidagilarga e'tibor berish kerak:

- bir turga mansub individlar orasidagi o'zaro ta'sir;
- zaruriy resurslar bo'yicha turlararo raqobat (masalan, berilgan trofik zvenoda oziqa, yorug'lik va yashash joyi bo'yicha);
- har xil trofik zvenolarda bo'lgan har xil turdagi populyatsiyalarning o'zaro ta'siri, misol uchun, «yirtqich-o'lja» va «xo'jayin-parazit» munosabatlari,

- murakkab, boshqa ko'rinishli munosabatlar, misol uchun simbiotik va hokazo munosabatlar.

Raqobat. Ikki yoki bir necha individlar yoki populyatsiyalar orasida o'zaro ta'sir ularning o'sishiga, yashovchanligiga, moslanishiga salbiy ta'sir etsa, bunda ular o'zaro raqobat munosabatda bo'ladi. Raqobat, asosan, ular uchun umumiy bo'lgan resurslarning kamligidan, yashash joyining torligidan paydo bo'ladi. Raqobat tur individlari orasida yoki turlararo bo'lishi mumkin. Qanday bo'lishidan qat'iy nazar, bunday jarayon uyushma uchun muhim rol o'ynaydi. Boshqacha qilib aytganda, raqobat bioxilma-xillikni asosiy mexanizmlardan biri hisoblanadi. Albatta, bunda mo'tadil, o'rtacha raqobat nazarda tutiladi. Agar raqobat haddan tashqari yuqori bo'lsa, bunday holat bir tomonlama natijaga olib kelishi mumkin va, albatta, bioxilma-xillik buziladi. Bioxilma-xillikning paydo bo'lish sababi mo'tadil raqobat natijasida *ekologik nishalarni differentsatsiyalanishi hisobidan vujudga keladi.*

Tur ichidagi raqobat. Tur individlarning mavjud resurslardan notekis foydalanishidan ular orasida raqobat vujudga keladi. Tur tarqalgan arealning chetidagi individlar shu areal markazidagi individlarga nisbatan individual moslanishi katta bo'ladi. Chunki arealning optimal zonasidagi individlar orasida raqobat katta.

Populyatsiya o'sishining boshlang'ich davrida dastlabgi individlar qulay maydonlardan foydalanadi. Populyatsiyaning zichligi oshishi bilan dastlabgi individlar orasida raqobat kuchaya boradi va areal chetida yashayotgan individlar uchun yaxshi imkoniyat paydo bo'la boshlaydi. Shunday qilib, populyatsiyaning, foydali resurslarining va yashash joyining xilma-xilligi osha boradi. *Natijada tur ichidagi raqobat populyatsiyalarning amaldagi nishasini uni fundamental nishasigacha kengaytirishga sabab bo'ladi.*

Turlararo raqobat. Odatda areal chetida har xil turlarning individlarini uchratish mumkin. Har xil turlar uchun areal cheti umumiy hisoblanadi. Ana shunday areallarga bo'lgan talab darajasidan kelib chiqqan holda bunday turlar individlari orasida raqobat darajasi ham belgilanadi. Raqobat darajasiga bog'liq ravishda ular nishalarining kesishish sathi aniqlanadi.

Areal chetidagi effekt turlar ana shu umumiy joyidagi arealga nisbatan bo'lgan talabidan kelib chiqqan holda o'rnatiladi:

1. Talablar bir xil bo'lsa, samara muvozanatli bo'ladi.
2. Talablar har xil bo'lsa, G.F.Gauze prinsipi o'rinli bo'ladi.

G.F. Gauze 1934-yilda o'tkazilgan tajribalarida raqobatni bartaraf qilish prinsipini ochdi. Gauze o'zining tajribalarida ikki xil tur infuzoriyalarni bir xil oziqa muhitida ko'paytirish tajribasini o'tkazdi. Tajriba natijalarini kuzatish shuni ko'rsatdiki, 5-6 sutkadan keyin ikkinchi tur infuzoriyalar soni kamaya boshladi va 20 sutkadan keyin tamoman yo'qolib ketdi, ya'ni uni konkurent tomonidan bartaraflanishi yuz berdi. Birinchi tur esa statsionar o'sish fazasiga chiqib oldi. Bunday holatni boshqa ko'pgina tabiiy sharoitlardagi kuzatishlar ham tasdiqlagan. Ekologiyada bunday holat *Gauzening konkurent bartaraflanish prinsipi deyiladi.*

Areal chetida foydalaniladigan turlarning oshishi bilan nisha differensiyalanishi kuchayadi, shu bilan birga, barqarorlik va bioxilma-xillik ham oshadi.

Yirtqichlik. Ko'pgina tabiiy uyushmalarda resurslarga bo'lgan talablarga nisbatan nishalarning juda katta kesishmalarini ajratish mumkin. Shunga qaramasdan, yuqorida bayon qilinganidek, konkurent bartaraflanishi keng ma'noda yuz bermaydi. Buning sabablari resurslarning cheklanmaganligi (misol uchun, Yer ustki biosenozlarga kislorodga nisbatan cheklanish yo'qligi, ko'pgina turlarning har xil oziqa turidan foydalanishi) yoki boshqa bir tashqi omillar bo'lishi mumkin, muhit hajmi o'lchamlariga nisbatan turlararo mavjud raqobatni ancha yumshatadi.

Uyushma strukturasini yaratuvchi yana shunday muhim mexanizmlaridan biri konkurensiya yo'li orqali arealni taqsimlanish mexanizmlariga alternativ – yirtqichlikdir. Yirtqichlik omilining ta'siri raqobatbardosh populyatsiyalarda o'limning ko'payishiga olib keladi va noma'lum vaqtgacha boshqa turlarda raqobat oldi olinadi. Bunday sharoitda nishalarning o'zaro bir-birini kengroq qoplanishi va turlarni xilma-xilligini lokal o'sishi o'rinli hisoblanadi.

Yirtqichlik – qiyin va katta vaqt talab qiluvchi jarayondir. Faol ov qilishda yirtqich o'ljadan kam bo'lmagan xavfli holatga duch kelishi mumkin. Ko'pincha yirtqichlar turlararo kurashda o'zlari halok bo'ladi. Masalan, ona sher fil va yovvoyi cho'chqa bilan duch kelganda ba'zan halok bo'ladi. Yirtqichlarning faqat kuchlilarigagina yashashga imkoniyat katta, kam quvvatlilari ochlikdan o'limga mahkum bo'ladi. *Yirtqich o'ljaning populyatsiyasi dinamikasida va tarqalishida hal qiluvchi rol o'ynaydi va shu bilan birga uyushma strukturasi va funksiyasiga tegishli ta'sir qilishi mumkin.* Yer usti sistemalaridagi o'simliklarni to'laligicha yo'qotish kamdan kam yuz beradi va, asosan,

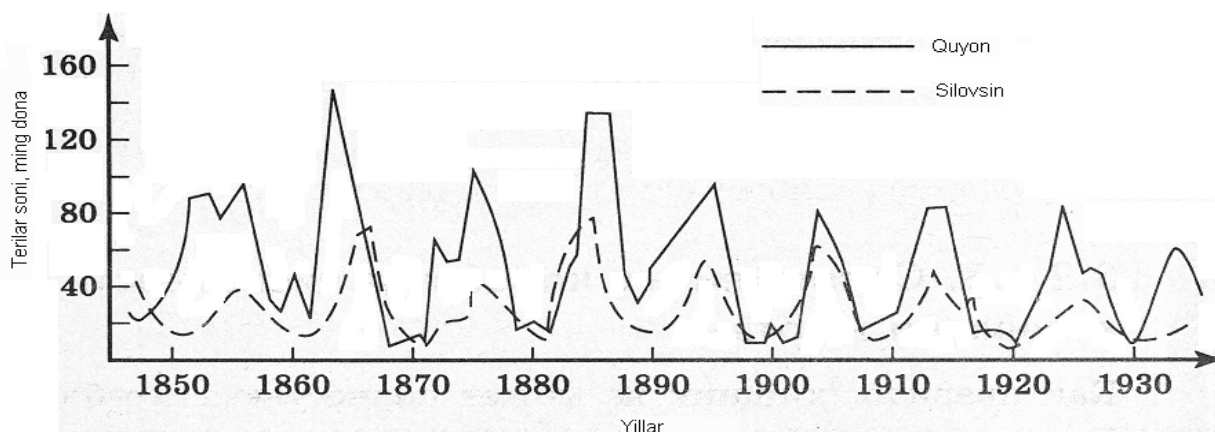
tanlanmagan holda yuz berishi mumkin (misol uchun, chigirtka populyatsiyasini yoppasiga uchib kelishi).

Konsumentlarning urug' va mevalar bilan oziqlanishi uyushma tarkibini o'zgartirishi mumkin. Tarjibalar shuni ko'rsatadiki, uyushmadan sun'iy ravishda ba'zi bir tur chiqarilganda chumoli yoki kemiruvchilarda urug'lar bilan oziqlanishi natijasida cho'l biosenozida tur xilma-xilligi oshadi.

Yirtqichlik hamma vaqt ham pastki trofik zvenolarda xilma-xillikni oshirmaydi. Ba'zi hollarda turlararo konkurensiyaning susayishi tur va uning ko'payishini faollashtiradi, bu esa resursning iste'mol qilinishini oshiradi. Yirtqichlik biosenozning bir trofik zvenosida «pog'onali» effektni tug'dirishi mumkin, boshqasida esa xilma-xillikni kamaytirishi mumkin.

Yirtqich va o'lja soni tebranishining bog'liqligi. Kuzatishlar shuni ko'rsatadiki, yirtqich o'ljani butunlay yo'qotmaydi. Ko'pgina hollarda har ikkala populyatsiya sonining bog'liq ravishda tebranib turishini noma'lum vaqtgacha kuzatish mumkin. Bunday holatni quyon va silovsin sonining siklik tebranishida ko'rish mumkin (10.7-rasm). Bunda tabiiy savol tug'ilishi mumkin: yirtqich o'lja sonini nazorat qiladimi yoki o'lja yirtqichnikinimi? Dala kuzatishlari shuni ko'rsatadiki, bu misolda o'lja yirtqich sonini nazorat qiladi, ya'ni yirtqich soni oziqa resursiga bog'liq.

Bayon qilinganlar asosida uyushma va biosenoz tarkibini aniqlovchi asosiy mexanizm bu – konkurensiya, yirtqichni esa ba'zi hollarda turlar xilma-xilligini boshqarishi mumkin, deb xulosa qilish lozim. Shuning uchun ham murakkab biosenozlarda tur yoki populyatsiya sonida birdaniga ko'payish yuz bermaydi.



10.7-rasm. “O'lja-yirtqich” sistemasidagi populyatsiya dinamikasi: “silovsin-quyon” misolida (berilganlar teri soni bo'yicha Gudzon kompaniyasining kuzatishlari asosida olingan)

100, 1000 yoki undan ortiq yillar davomida yirtqich-o'lja yoki xo'jayin-parazit konkurensiyali munosabatida bo'lgan murakkab uyushma yoki biosenozlar, umuman olganda, turg'un holatda bo'lishadi. *Agar ana shunday turg'un holatli uyushma yoki biosenozda tabiiy yoki sun'iy ravishda boshqa bir yangi tur kirib kelsa va bu yangi tur uchun qulay sharoit tug'ilsa, bunda uyushma yoki biosenozning turg'unligi buzilishi mumkin.* Bunday holatga Avstraliyada 1859-yilda quyonlar introduksiyasi va Shimoliy Amerikada kashtan daraxtining po'stlog'ini kasallaydigan zamburug'ni keltirish mumkin. Bunda Avstraliya ekinzorlari va Shimoliy Amerikadagi kashtan daraxtlari juda katta talafot ko'rgan.

Yirtqich va o'lja munosabatiga doir nazariy mulohazalarni qarab chiqamiz. Bunga eng yaxshi misol B.Вольтерра (1976) va A.Н.Колмогоров larning (1972) matematik modellari hisoblanadi.

Bir populyatsiyaning individlari ikkinchi populyasiyaning individlari uchun oziqa rolini o'tashini ko'rsatuvchi V.Volterraning yirtqich-o'lja modeli hisoblanadi. Bunday model birinchi qarashda populyatsiyalar dinamikasining noma'lum davriy tebranishlarini tushuntiradiki, buni hech bir muhit omillarining davriy o'zgarishi bilan bog'lab bo'lmaydi. Xuddi shunday o'zgarishlarni uyushmalarda ko'rish mumkin, bunda bir turning individlari boshqa tur individlariga parazitlik qiladi. Bunday tipdagi munosabatni parazit-xo'jayin munosabati, deb atash mumkin.

$X(t)$ va $Y(t)$ o'zgaruvchilar muvofiq ravishda o'lja va yirtqich sonlari dinamikasini akslantirsin. Faraz qilamizki, o'lja sonining ko'payishini cheklovchi yagona omil – yirtqich tomonidan ko'rsatiladigan bosim bo'lsin, yirtqichni ko'payishini cheklovchi yagona omil – ov qilingan o'ljalar soni. Unda yirtqichlarning yo'qligi o'ljaning eksponensial nisbiy α sur'atda o'sishini va yirtqich esa o'ljaning yo'qligida eksponensial nisbiy m sur'at bilan qirilishni taqozo qilsin. Bu yerda α va m muvofiq ravishda o'ljaning tabiiy o'sishi va yirtqichlarning tabiiy qirilishi koeffitsientlari. Bunday gipotezalardan kelib chiqib, uyushmani matematik modelini yozish mumkin:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy \\ \frac{dy}{dt} = k\beta xy - my \end{cases} \quad (10.9.1)$$

Bu yerda β - yirtqichning o'ljani uchratish tezligi koeffitsiyenti; βx - vaqt birligi ichida bitta yirtqich o'zlashtirishi mumkin bo'lgan o'ljalar

soni, shu biomassadan olinadigan energiyaning k - qismi yirtqichning ko'payishiga sarflanadi.

Bu modelning asosiy natijalaridan biri shuki, o'zgarmas muhitda populyatsiyalarning soni davriy tebranishlarga ega ekanligini isboti edi. Ю.М.Сви́режев va Д.О.Логофет larning (1978) fikricha, bunday modellar katta kamchilikka ega: Volterra sikllarini, ya'ni fazoviy koordinatalarning juda kichik o'zgarishlarida sistemaning kichik o'zgarishlarining mavjudligi (bir sikldan boshqa bir siklga o'tishi), ya'ni bunday sistemalarning turg'unligini past ekanligi.

Volterra modeli – differensial tenglamalar sistemasi – biologik uyushmalarni tadqiqot qilish maqsadida qurilgan, xususan, teng muvozanatli rejimlar va ular turg'unligining analizi uchun.

А.Н. Колмогоров (1972) bu yo'nalishda sifat gipotezalardan sifat natijalarni olishga asoslangan modelni yaratdi. Kolmogorovning Volterra ishidan farqi shuki, Kolmogorov ikki xil tur uyushmasi dinamikasi va ularning o'zaro ta'sirini sifat ko'rinishli differensial tenglamalar sistemasi (qayerda funksiyalarning aniq ko'rinishi berilmagan) orqali akslantirishga qaratilgan. Bunda umumiy holat qarab chiqiladi: a) yirtqichlar «o'zaro ta'sir qilishmaydi», ya'ni yirtqichlarni ko'payish koeffitsiyenti K_2 o'lja soni L (vaqt birligi ichida bitta yirtqich orqali ovlanishi mumkin bo'lgan o'ljalarning soni) y ga bog'liq emas; b) kichik vaqt oralig'ida o'ljalarning soni x yirtqichlar bo'lmagan holda ularni o'sishi bilan yirtqichlarning ovlaganlar ayrimasiga teng. Tenglamadagi funksiyalarga nisbatan $K_1(x), K_2(x)$ va $L(x)$ x -ga bog'liq ravishda tabiiy farazlar yuritilgan. Model quyidagi ko'rinishga ega:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = K_1(x)x - L(x)y \\ \frac{dy}{dt} = K_2(x)y \end{cases} \quad (10.9.2)$$

Bu modelning qulaylik tomoni shundaki, turlarning o'zaro ta'siriga nisbatan juda sodda va tabiiy farazlar asosida yirtqich-o'lja sistemasining ko'p xilli tabiiy holatlarini analiz qilish mumkin.

10.10. Ekosistemalarning funksional bloklari

Ekosistema tarkibida minglab turlar bo'lishi mumkin, ularni funksional roli bo'yicha chekli funksional bloklarga birlashtirish mumkin – produsentlar, konsumentlar va redusentlarga.

Produsentlar – bular avtotrof organizmlar bo'lib, ular organik moddalarni anorganik moddalardan sintez qiladi. Produsent – fotoavtotroflar – o'simliklar. Bundan tashqari okeanda sianobakteriyalar muhim rol o'ynaydi. Fotoavtotroflar fotosintez jarayonida quyosh energiyasidan foydalangan holda suvdan kislorodni ajratib chiqaradi. Bunday xilma-xil organizmlar guruhiga gigant sekvoyyava evkalipt, bulardan tashqari suv ekosistemalarining asosiy produsentlari bo'lmish mikroskopik suv planktonlari kiradi. Sianobakteriyalar atmosferadagi azotni yig'ish qobiliyatiga ega. Produsent – fotoavtoroflar (purpur bakteriyalar) kislorod ajratib chiqarmasdan, fotosintez jarayonini bajaradilar, ammo ekosistemani biologik mahsuldorligida ularning hisssasi katta emas. Produsent – xemoavtotroflar – oltingugurt bakteriyalar, metanobakteriyalar, temir bakteriyalar, nitrifikatorli – bakteriyalar va boshqalar, organik moddalarni sintez qilish uchun anorganik birikmalarni oksidlanishidan hosil bo'lgan kimyoviy energiyasidan foydalaniladilar. Bunday organizmlar okeanning rifli zonalaridagi gidrotermal vohalardagi ekosistemalarni va 3-5 km yer osti suvlari ekosistemalarini produsentlari bo'lib, Yer qobig'idagi biogeokimyoviy o'zgarishlarda muhim rol o'ynaydilar. Bu guruhga tuproq nitrofikatorli bakteriyalari ham kiradi, bular ammoniy va nitritlarni oksidlaydilar.

Konsumentlar – bular shunday organizmlarki, oziqlanish uchun tayyor organik moddalarning tirik yoki o'lik ko'rinishlaridan foydalanadilar. Bu blok quyidagi funksional guruhlardan iborat:

Fitofaglar – o'txo'r organizmlar. Bular Yer usti ekosistemalarining juda ham xilma-xil guruhlarini o'z ichiga oladi – hasharotlardan boshlab to yirik sut emizuvchilargacha, misol uchun bug'i, jirafa va fil. Suv ekosistemalarida asosan mayda zooplanktonlar (o'txo'r planktonlar) fitofaglar hisoblanadilar;

Zoofaglar – yirtqichlar. Fitofaglarga o'xshash zoofaglar ham yirik ko'rinishlardan (sher, bo'riva boshq.) to mikroskopik ko'rinishlargacha (zooplankton qisqichbaqalari) mavjud. Yirtqichlarni oddiy va yaylovli tiplariga ajratiladi. Oddiy yirtqichlar – o'ljani o'ldirib (masalan, bo'ri, lochin) oziqlanadi. Yaylovli tipidagi yirtqichlar o'ljani o'ldirmasdan, uzoq vaqt davomida foydalanadi (masalan, ari, slepni (tur Tabanus, hasharot);

Parazitlar – shunday organizmlarki, uzoq vaqt boshqa organizmlar ichida yashab, u bilan oziqlanib rivojlanadi.

Simbiotroflar – shunday mikroorganizmlarki (zamburug'lar, bakteriyalar, bir hujayrali organizmlar), ular o'simliklar va hayvonlar bilan o'zaro foydali munosabatda hamjihat yashaydilar. Ular organizmlar hayot faoliyatining natijasi bo'lgan moddalar bilan oziqlanadilar.

Detritofaglar – bular shunday organizmlarki, detritlar (o'lik o'simliklarni po'stlog'i va hayvonlar yoki ekskremetlar) bilan oziqlanadilar.

Redusentlar (destruktorlar) – bular bakteriyalar va zamburug'lar bo'lib, o'z organizmlarda hayot faoliyati davomida hosil bo'lgan organik qoldiqlarni anorganik moddalarga aylantiradilar, ya'ni tabiatda moddalarning aylanma siklini oxiri va boshlanishini bog'lovchi zvenosi hisoblanadilar. Tabiatdagi hamma moddalarni aylanma siklini boshida produsentlar tursa, oxirida redusentlar turadi.

Yuqorida bayon qilingan funksional bloklar va guruhlar har qanday tabiiy ekosistemaning muvofiq mexanizmlari hisoblanib, ekosistemadagi turg'un energiya oqimini ta'minlashda muhim rol o'ynaydi. *Agar ana shu mexanizmlarni ba'zilar ekosistema tarkibidan chetlashtirilsa, tashqi ta'sir ostida ekosistemadagi energiya oqimini turg'unligi izdan chiqadi va ekosistemaning normal hayot faoliyati buziladi, bunday holat ekosistemaning atrofidagi boshqa ekosistemalarga ta'sir qilmasdan qolmaydi.*

10.11. Ekosistemalar klassifikatsiyasi

Ekosistemaga doir misollarni tahlili shunga olib keladiki, ularni energiya manbasi va funksional strukturasi bo'yicha bir necha ko'rinishlarga ajratish yoki klassifikatsiyalash mumkin. Albatta, bunday bo'linishlar shartlidir.

Energiya va uglerod manbayi bilan ta'minlanish bo'yicha ekosistemalarni avtotrof va geterotrof guruhlariga bo'lish mumkin. Avtotrof ekosistemalar tarkibiga produsentlar kirib, geterotrof biotopni modda va energiya bilan ta'minlaydi. Geterotrof ekosistemalar tarkibida produsentlar deyarli yo'q, agar bo'lgan taqdirda ham muhim rol o'ynamaydi, organik modda ularga tashqaridan kelib turadi. Shunday qilib, geterotrof ekosistemalarning mavjudligi avtotrof ekosistemalarning faoliyatiga bog'liq. Chunki organik moddalar faqat avtotrof ekosistemalarda ishlab chiqiladi. Bunday organik modda detrit bo'lishi mumkin. Detrit nafaqat hozirgi zamon ekosistemasini biologik

mahsuloti, balki uzoq o'tmish ekosistemalarning mahsuli (toshko'mir, neft, gaz) ham bo'lishi mumkin.

Bundan tashqari avtotrof–geterotrof ekosistemalar mavjud. Bunday ekosistemalarga produsentlar foydalanadigan quyosh nuri va anorganik uglerod bilan birgalikda organik modda yig'ilgan «tayyor» energiya ham katta rol o'ynaydi. Misol uchun, katta bo'lmagan o'rmon ko'lini ekosistemi, bu yerga daraxt barglari va boshqa har xil o'rmon detritlaridan tashqari suv oqimi bilan barcha organik moddalar ham kelib tushishi mumkin.

Ekosistemalarni tabiiy va sun'iy (antropogen) turlarga bo'lish ham mumkin. Misol uchun, intensiv foydalanilayotgan yaylovlar, qo'riqxonalar, milliy dam olish bog'lari. Bu xildagi ekosistemalar bir vaqtda ham tabiiy va ham sun'iydir. Quyidagi jadvalda ekosistemalarning klassifikatsiyasi keltirilgan:

10.1-jadval

Energiya manbai bo'yicha bo'linish		Odam ta'siri bo'yicha bo'linish	
		tabiiy	sun'iy
Avtotrofli	fotoavtrofli	Tundralar, botqo-qlar, ko'llar, o'rmonlar va boshq.	Agroekosistema-lar. Dengiz «po-lizlari», sun'iy o'rmon. va boshq.
	xemoavtotrofli	Yer osti suv ekosistemalari va okeandagi rifli zonalaridagi ekosiste.	-
geterotrofli		Baland tog' muz-liklari, okean chu-qurliklaridagi va qorong'i g'orlar ekosistemalari	Shahar va ishlab chiqarish korxonalari, biologik tozalash qurilmalari, baliqchilik ho-vuz., shampinon plantatsiyalari

10.12. Ekosistemadagi energiya. Oziqa zanjiri

Ekosistema «ishi» asosini ikki o'zaro bog'liq jarayon tashkil qiladi: produsentlar, konsumentlar va redusentlarning hayot faoliyati natijasi hisoblanmish moddalarning aylanma harakati va energiyani tashqaridan kelib tushishi. Energiyadan bir marta foydalaniladi va moddalarning aylanma harakati «qaytarilishi» uchun sarflanadi.

Fiziklar energiyaning ishini bajarilishi yoki har xil temperaturadagi obyektlar orasida issiqlik almashinishidek qobilyatini tushunadilar. Energiya – har qanday ekosistemadagi jarayonlarning(ishining) asosini tashkil qiladi: sintez va moddalarning bir turdan boshqa turga ko'p marotaba aylanib turish jarayoni yuz berib turadi.

Energiyaning asosiy manbayi bu quyoshdir. Hatto geterotrof ekosistemalar ham avtotrof ekosistemalar vositasida quyosh energiyasidan foydalaniladilar. Ю.Одум (1986) hatto ekologiyani yorug'lik va ekosistemalar orasidagi bog'liqlikni va ekosistemalarda energiya bir turdan boshqa bir turga aylanish mexanizmlarini o'rganuvchi fan, deb ta'riflagan.

Quyosh energiyasining oqimi doimo fotoavtorof ekosistemalardan o'tadi. Bunda energiya bir organizmdan ikkinchisiga berilganda oziqa zanjirida, albatta, ma'lum bir qismi issiqlik ko'rinishida atrof-muhitga tarqaladi. *Bunda har bir biologik obyekt quyosh energiyasini bir turdan boshqa tur (kimyoviy tur) energiyalarga aylantiruvchi mexanizmlar hisoblanadi.* Quyoshdan kelayotgan energiya faqatgina 2% dan ortiq bo'lmagan qismigina o'zlashtiriladi xolos (eksperimentda dengiz planktonlari (suv o'simliklari) quyosh energiyasini 3,5% ni o'zlashtirishga erishilgani qayd qilingan). Energiyaning katta qismi transpiratsiya uchun foydalaniladi, barglar orqali akslantiriladi, atmosferani, suvni va tuproqni isitishga sarflanadi.

Oziqa zanjirining ikki ko'rinishi farqlanadi: *yaylovli* (avtotrofli) – birinchi trofik zvenoda o'simlik joylashgan (o't – sigir – odam, o't – quyon – tulki, fitoplankton – zooplankton – olabug'a baliq– cho'rtan baliq va boshq.) va *detritli* (geterotrofli) zanjirining birinchi trofik zvenosida o'lik organik modda joylashgan bo'ladi (qurigan barg – yomg'ir chuvalchangi – chug'urchiq – lochin).

Oziqa zanjirida trofik zvenolar 1-2 dan to 5-6 gacha bo'lishi mumkin. Suv ekosistemalarining oziqa zanjiri odatda yer usti ekosistemalarining oziqa zanjiridan uzunroq bo'ladi.

Oziqa zanjiri bu organizmlar orasidagi trofik munosabatni akslantiruvchi ideallashtirilgan ko'rinishi, real ekosistemalarda oziqa zanjiri emas, balki *oziqa to'ri* deyiladi.

Oziqa zanjiri orqali energiyani uzatish ikki xil ko'rsatgichga bog'liq:

1. To'laligicha iste'mol qilish (oldingi trofik zvenodagi organizmlarni qisman tirikligicha istemol qilinishi).
2. Energiyaning effektiv o'zlashtirishi (keyingi trofik zvenoga o'tgan qisman solishtirma energiyani har bir o'zlashtirilgan biomassa birligi hisobidan).

To'laligicha iste'mol qilish va energiya ning effektiv o'zlashtirilishi trofik zvenoning o'sishi bilan ko'payadi va ekosistema tipiga bog'liq ravishda o'zgaradi. Masalan, o'rmon ekosistemasida fitofaglar

o'simliklarning 10% dan kam energiyasini o'zlashtiradi (qolganlari detrofaglar uchun yem bo'ladi), cho'lda esa – 30% gacha. Suv ekosistemalarida bunday ko'rsatgich yana ham yuqori to 40% gacha o'zlashtirish bo'lishi mumkin.

Oziqa zanjirini yuqori zvenolarida energiyani o'zlashtirish ko'rsatkichlari o'sadi, yuqori darajali yirtqichlar o'z o'ljalarining 90% gacha biomassasini o'zlashtiradilar, shuning uchun bunday hayvonlar orasida o'zini tabiiy o'limigacha yashaydiganlari soni katta. Suv ekosistemalarida bunday ko'rsatgich yana ham kattaroq, masalan, detridga yirtqich baliqlarni 100% biomassasi o'tadi (ularni tabiiy holda hech kim iste'mol qilmaydi va ularning populyatsiya zichligi parazitlar orqali nazorat qilinadi). Bunday detrid dengiz tubiga tushib, bir qismi detritofaglar orqali o'zlashtiriladi, qolganlari dengiz tubida qoladi. Detritning dengiz tubiga cho'kib qolish miqdori dengiz ekosistemasining mahsuldorligiga to'g'ri proporsionaldir.

Oziqa zanjirida energiyaning o'zlashtirish koeffitsiyentini baholashda ko'pincha «Lindeman soni» dan foydalanadilar, ya'ni bir zvenodan ikkinchisiga 10% energiya o'tadi. Bu, albatta, juda ham soddalashtirilgan ko'rsatgich, chunki biz bilamizki, oziqa zanjirining o'sishi bilan energiyaning iste'mol qilish effektivligi o'sadi. «10% qonun» bu faqat avtotrof ekosistemalardagi oziqa zanjirining birinchi zvenolaridan ikkinchisiga o'tishida to'g'ri bo'lishi mumkin.

Ekosistemalarda energiya aylanish jarayoni termodinamikaning birinchi va ikkinchi qonunlariga bo'ysunadi. *Termodinamikaning birinchi qonuni* (energiyaning saqlanishi) – ekosistemada energiya o'z-o'zidan paydo bo'lmaydi, u quyosh nuri orqali tashqaridan keladi yoki kimyoviy reaksiya natijasida va produsentlar orqali o'zlashtiriladi. Keyinchalik bu energiyaning bir qismi konsumentlar va simbiotroflar «xizmatidagi» o'simliklar, qisman – redusentlar orqali o'zlashtiriladi. Agar biz bu energiyaning hammasini yig'sak, fotosintez jarayonida hosil bo'lgan energiyaga teng bo'ladi. *Termodinamikaning ikkinchi qonuni* – energiyani bir ko'rinishdan ikkinchi ko'rinishiga o'tganda uni ma'lum bir qismini muqqarar atrof muhitga yoyilishi (ya'ni energiya sifatining pasayishi). Bu qonunga doir oziqa zanjirida energiyaning bir zvenodan ikkinchisiga o'tayotganda ma'lum bir qismini yo'qolishi, ya'ni organizmning o'zlashtirilgan energiyasi hech qachon uni ko'payishiga 100% sarflanmasligi (energiyaning ma'lum bir qismi harakat, nafas olish va hokazolarga sarflanishi). Bu jarayonning umumiy ko'rinishini «Lindman soni» yaxshi akslantiradi.

10.13. Ekosistemalardagi detrit

Detrit – o'lik organik modda bo'lib, vaqtincha oziqa elementlarning biologik davriy aylanishidan chetlashtirilgan. Detritning saqlanish vaqti kam (hayvonlar o'ligi va ekskrementi issiq vaqtda chivin lichinkalari bir necha kunda, o'rmondagi yerga tushgan barglar - bir necha oyda, daraxt tanalari - bir necha yilda tegishli detrofaglar orqali qayta ishlanadi) yoki juda ham uzoq (gumus, sapropel (balchiqsimon organik chiqindi), torf, ko'mir, neft) bo'lishi mumkin.

Detrit – *ekosistemadagi oziqa moddasi zaxirasi hisoblanadi, u ekositemani normal hayot faoliyatini ta'minlash uchun zarur*. Detritning asosiy ko'rinishlarini qarab chiqamiz:

1. **Gumus** – qora tuproqning organik moddasi bo'lib, o'simlik va hayvonlar qoldiqlarini bioximik yemirilishi natijasida tuproq yuqori qatlamini tashkil qiladi va gumusli qatlam deb ataladi. *Gumusning katta qismi (85-90%) gumusli moddalardan – gumin, fulvokislotalar, guminli kislotalar va boshqalardan iborat, qolganlari – kam yemiriladigan o'simlik va hayvon qoldiqlaridir*. Gumus tarkibidagi uglerod 50% ni tashkil qiladi. Gumus miqdori ikki xil qarama-qarshi yo'nalishdagi mikrobiologik jarayonlarning faoliyati natijasida ushlab turiladi – gumifikasiya (hayvon va o'simlik qoldiqlarini gumusga aylanishi aerobli jarayonlar) va mineralizasiya (gumusni oddiy organik va mineral bog'lamlarga bo'linishini ta'minlaydigan aerob jarayonlar). Tabiiy ekosistemalar tuproqlarida bunday jarayonlar muvozanatda bo'ladi. *Gumus – tuproq hosildorligining asosiy manbaidir*.

Bunday tabiiy jarayonlarda insonni aralashishi yuqorida bayon qilingan muvozanatni buzilishiga va natijada parnik effekti kuchayishiga olib keladi.

Har xil tipdagi tuproqlar o'zining tarkibi va gumusli gorizontining o'lchami bilan farq qiladi. Gumusga eng boy tuproq – qora tuproqlardir. Bunday tuproqlarda gumus 10% gacha bo'lib gumus gorizontini qalinligi 1 m. gacha bo'lishi mumkin, ammo bunday tuproqlarda gumusni mineralizasiya-lanish darajasi juda past, *tropik namli o'rmon tuprog'ida gumusning mineralizasiyalanish darajasi yuqori*. SHuning uchun tropik namli o'rmonlarda moddalarning aylanma harakati tezligi hisobidan bunday ekosistemalarni biologik mahsuldorligi katta bo'ladi.

O'rmon xazon qatlami – o'rmon tuprog'i ustidagi detrit qatlami. Xazon qatlami o'rmon ekosistemi uchun katta rol o'ynaydi. Birinchidan, xazon qatlamida juda ko'p va har xil detritofaglar yig'iladi,

bundan tashqari redusentlar (asosan zamburug'lar) uchun yaxshi muhit hisoblanadi. Xazon qatlamining o'rmon er osti suvlarining rejimi, tozaligini ta'minlashda ham o'ziga xos roli bor.

O'rmon xazon qatlamining massasini barg va shoxlarning yillik tushish massasiga nisbati detritni yemirilish ko'rsatgichi hisoblanadi. Qanchalik bunday ko'rsatgich katta bo'lsa, moddalarning aylanish intensivligi shuncha past bo'ladi. Xazon qatlami zaxirasi (T/ga) va yemirilish (yil) sur'atining ko'rsatgichi: Tundrada – 44(50), taygada – 14 (10-17), bargli o'rmonlarda – 14(3-4), savannalarda – 3(1), cho'lda – 3(2), namli tropik o'rmonlarda – 3(0.1) ni tashkil qiladi.

Torf – botqoq ekosistemalarida yig'ilgan, sekin yemirilgan o'simlik qoldiqlari. Har xil tipdagi botqoqlar har xil darajadagi mineral va organik moddalarni hosil qilishi mumkin. Yuqori botqoqlarga nisbatan past botqoqlar mineral moddalarga boy bo'ladi. Suv tubidagi cho'kmalar (sapropel) – organik qoldiqlardan iborat bo'lib, mineral cho'kmalar bilan aralashgan kontinental suv havzalari cho'kmalari hisoblanadi. Gumusdan farqi faqatgina yuzasining 5 sm qalinligini hisobga olmaganda, bunday cho'kmalar moddalarning aylanma harakatiga qo'shilmaydi. Bunday ekosistemalarda qancha hosildorlik katta bo'lsa, shunchalik suvda kislorod tanqisligi kuchli bo'ladi. Suvli ekosistemalarni tezda ishdan chiqishining sababi ham ana shunda.

10.14. Biologik mahsulot va biomassa zaxirasi

Biologik mahsuldorlik – ekosistemada biomassani to'planish sur'ati bo'lib, bunda organizmlar o'z hayot faoliyati davomida organik moddani ishlab chiqishini akslantiradi.

Biologik mahsuldorlik vaqt birligi ichida maydon birligida organik moddaning miqdori ko'rinishida o'lchanadi (T/ga/yil, kg/m²/yil, g/m²/kun va hokazo).

Avvalgi (o'simlik va boshqa avtotroflar) va keyingi (geterotroflar) orqali hosil qilingan biologik mahsulotlar farq qilinadi. Avvalgi mahsulot tarkibida umumiy (fotosintez mahsuloti) va toza biologik mahsulot – «daromad» (o'simliklar nafas olishidan va organik moddalarning ildizi orqali tuproqqa chiqarilganidan tashqari bo'lgan mahsulot) kiradi.

Р.Уиттекер (1980) avvalgi biologik mahsulot (quruq modda) bo'yicha ekosistemalarni to'rt sinfga bo'ladi:

1. Juda yuqori (2 kg/m² yildan ko'proq). Bunday mahsuldorlik namli tropik o'rmonlar, marjon riflari, chuqur suvli okeanlarning

geotermal «oazis» rifli zonalari, Volga daryosi deltalaridagi zich o'sadigan qamishzorlari uchun xarakterli.

2. Yuqori ($1-2 \text{ kg/m}^2$ yilida). Bunday ko'rsatgich lipa-emanli o'rmonlar, ko'l qirg'oqlaridagi qamishzorlar, makkajo'xori ekinzorlari va ko'p yillik sug'oradigan o'tli erlar uchun xarakterli.

3. Me'yorida ($0.25-1 \text{ kg/m}^2$ yilida). Qishloq xo'jalik ekinzorlarida, qarag'ayli va qayinli o'rmonlarda, yem-xashak maydonlarida va sahrolarda, suv o'tlari o'sgan ko'llarda bo'ladi.

4. Past (0.25 kg/m^2 yilidan kam). Issiq iqlimli cho'llarda, shimoliy muz okeanining arktik cho'llarida, Kasbiy dengiz bo'yi yarim cho'llarida va shunga o'xshash zonalarda uchraydi.

Er shari bo'yicha o'rtacha biologik mahsuldorlik yiliga $0,3 \text{ kg/m}^2$ dan oshmaydi.

Biomassa – tirik organik moddaning (o'simliklar, hayvonlar, zamburug'lar, bakteriyalar) zaxirasi (miqdori), ekosistema «boyli» bo'lib, bunda fitomassa (o'simliklar massasi), zoomassa (hayvonlar massasi), mikroblar massasiga bo'linadi. Quruqlikda o'rtacha 0.5 kg/ga biomassa to'g'ri keladi.

Biomassaning asosiy kimyoviy elementi – uglerod bo'lib, 1 g organik uglerod quruq biomassaning 2.4 g ga to'g'ri keladi. Biomassadagi 100 qism uglerodga 15 qism azot va 1 qism fosfor to'g'ri keladi. Uglerod va azotning nisbati hayvon va o'simliklar biomassasidan farq qiladi, bu esa ulardagi oziqa resursi sifatining farqi bilan tushuntiriladi.

Biomassada uglerod, azot va fosfordan tashqari ko'p miqdorda kislorod, vodorod va oltingugurt ham mavjud.

10.15. Ekosistema biotasining tarkibi (biokilma-xillik)

Biofizika uchun ekosistema birinchi navbatda – funksional hodisa bo'lib, undagi energiya oqimi jadalligini, moddalarning aylanma harakatining xarakteri, biologik mahsuldorlik miqdorini baholash orqali aniqlanadi. Bundan tashqari bunday hodisadagi biotani, ya'ni ekosistemaning tirik ishtirokchilarining xilma-xilligini aniqlash ham muhim rol o'ynaydi.

Ko'pgina ekosistemalarning biotasini tarkibi murakkab bo'lib juda xima-xil taksonlardan iborat. Har qanday ekosistemada o'simliklar, hayvonlar va mikroblarni xima-xil turlari mavjud. Bunday xilma-xillik ko'pgina ekosistema o'lchamlari, yoshi, geografik joylanishiga bog'liq bo'ladi.

Albatta, har qanday bioekosistema uchun bunday xilma-xillikni aniq o'lchash mumkin, ammo juda murakkab. Murakkabligi juda ko'p sonli mutaxassislarni jalb qilish va uzoq muddatli kuzatishlarni olib borishi bilan belgilanadi. Shu vaqtgacha biror bir tabiiy o'rta o'lchamdagi ekosistemalar uchun bunday masala yechilmagan. Chunki oladigan natija sarf qiladigan mablag'ga nisbatan juda ham kichik. Bunday qiyinchiliklar asosida «xilma-xillik xilma-xillikni tug'diradi» prinsipi yotadi.

Odatda ekosistema bioxilma-xilligini o'simliklar va hayvonlardagi xilma-xillik bilan taxminiy baholaydilar.

P. Уиттекер ning (1980) fikricha, prognozlashtirishning eng qiyin muammoridan biri ekosistemaning tur boyligini aniqlashdir. Bu masalani yana bir qiyinligi shundaki, ekosistema bioxilma-xilligi juda ko'p ekologik omillarga bog'liq hisoblanadi. Agar ekologik omillarning o'zgaruvchanligini ko'z oldimizga keltirsak, unda bu masalaning yechimi yanada qiyinligini aniqroq tasavvur qila olamiz.

Ekosistema bioxilma-xilligi bilan yana bir muhim masala, ya'ni ekosistema turg'unligining bioxilma-xilligiga bog'liqligi. Albatta, to'g'ridan to'g'ri bog'liqlik mavjud emas. Chunki ko'p ekosistemalar bioxilma-xilligi juda past, ammo turg'un (misol uchun, tundradagi ekosistemalar, tog' ekosistemalar) bo'lib, buni teskarisi ham mavjud (misol uchun, ko'pgina namli tropik o'rmonlar ekosistemasida bioxilma-xillik darajasini kattaligiga qaramasdan, turg'unmas va buzilgandan so'ng juda ham sekin qayta tiklanadi). Hali bu muammo ham ekosistemalar uchun o'z yechimini topgani yo'q.

Bobga doir sinov savollari:

1. Ekosistema biofizikasi nimani o'rganadi?
2. Oziqa zanjiri va oziqa to'rini tushuntiring?
3. Ekologik piramidaning qanday turlarini bilasiz?
4. Biologik zo'riqish qoidasini tushuntiring?
5. Volteraning yirtqich va o'lja matematik modelining xulosalari nimadan iborat?
6. Kolmogorovning yirtqich va o'lja matematik modeli xulosalari nimadan iborat?
7. Ekosistemalarning umumiy funksional bloklari nimadan iborat?

11-BOB. BIOSFERA BIOFIZIKASI

Ekosistema konsepsiyasini bayon qilganda biz undagi energiya va moddalarning oqimi haqida to'xtalib o'tdik. Energiya transformatsiyasini xarakterlash uchun Lindiman (10% qoida) qonunini va bu qonundan chetlanishlarni ham tushuntirdik. Ammo moddalarning siklik sirkulyatsiyasi qonuniyligi haqida gapirmadik. Chunki ekosistemaning o'lchamsizligini nazarda tutganda moddalarning siklik sirkulyatsiyasi haqida gapirishning aniq ekosistema uchun iloji yo'q. Bunday masalani eng katta ekosistema – biosfera uchun qarash anchagina qulay hisoblanadi (Миркин, Наумова, 2005).

Biosfera haqida tasavvurlar A.Lavuaze, J.B.Lamark va A.Gumbold ilmiy ishlarida keltirilgan. Ammo «biosfera» terminini birinchi bo'lib avstralik olim E.Zyuss 1875-yilda taklif qildi. Bunday termin orqali u Yer sharining tiriklik mavjud bo'lgan ma'lum bir qavatini belgiladi. Biosfera ilmiy nazariyasiga katta hissa qo'shgan olimlardan yana biri bu rus olimi V.I.Vernadskiydir (1926). U tirik organizmlarni geologik qayta tiklash rolini o'rganib chiqqan olimlardan biri hisoblanadi. Tirik organizmlar katta geologik quvvatga ega kuch bo'lib, biosferani yaratgan va hozirgi kunda uni ana shu holatini saqlab turibdi.

11.1. Biosferaning strukturaviy tuzilishi

Biosfera uch tarkibiy qismdan iborat – atmosfera, gidrosfera va litosfera.

Atmosfera – Yerning tashqi gazsimon qobig'i bo'lib, u 100 km balandlikkacha masofani egallaydi. Atmosfera tarkibini – azot (78%), kislorod (20.95%), argon (0.93%), karbonad angidrid (0.03%) tashkil qiladi. Atmosfera bir tomondan organizmlar hayot faoliyatining mahsuli bo'lib, 20-45 km balandlikda ozon qavatini joylashgan. Bu qavatda ozon miqdori atmosferaning boshqa qavatlariga nisbatan 10 marta ko'p bo'ladi. Ozon qavatini Yer sharining tirik organizmlari uchun noqulay bo'lgan radiatsiyali ultrabinafsha nurlaridan himoya qiladi.

Atmosfera va Yer yuzasi orasida doimo issiqlik, namlik va kimyoviy elementlar bo'yicha almashinuv bo'lib turadi. Bundan tashqari atmosfera holatiga inson hayot faoliyatining ta'siri katta. Bunday ta'sir natijasida atmosferada metan, azot oksidlari va boshqa gazlar ham paydo bo'ladi, ular, o'z navbatida, har xil jarayonlarni yuzaga keltiradi, misol uchun, parnik effekti, ozon qatlamining buzilishi, kislotali yomg'irlar, smog (qurum, kul zarrachalari) va boshqa holatlarni.

Gidrosfera – uzlukli qobig' bo'lib, dengiz va okeanni o'z ichiga olib, Yer yuzasining 2/3 qismini egallaydi. Quruqlik qismida gidrosfera alohida-alohida ko'llar, daryolar va yerosti suvlari ko'rinishida mavjud (11.1-jadval).

11.1-jadval

Yer gidrosferasida suv massasining taqsimlanishi

Gidrosfera qismlari	Suv hajmi ming. km ³	Suv hajmining umumiy miqdori, %
Dunyo okeanida	1370000	94
Yer osti suvlari	60000	4
Muzliklarda	24000	1.7
Ko'llarda	280	0.02
Tuproq suvlari	80	0.01
Atmosfera bug'larida	14	0.001
Daryolarda	1.2	0.0001
Umumiy gidrosferada	1454000	100

Gidrosferaning 94% ni okean va dengiz sho'r suvlari tashkil qiladi. Daryo suvlari atmosferadagi suvga nisbatan 10 marta kam. Chuchuk suvning 3/4 qismi organizmlar uchun foydalanish mumkin bo'lmagan Arktika va Antraktida muz tog'larida yig'ilgan. Hozirgi kunda chuchuk suvning yetishmaslik muammosi insoniyat sivilizasiyasining taraqqiyoti bilan birgalikda kundan kunga murakkablashib bormoqda.

Litosfera – yerning yuqori qattiq qobig'i bo'lib, qalinligi 50-200 km dan iborat bo'lishi mumkin. Litosferaning yuza qismi Yer po'stlog'i deyiladi. Litosferani tashkil qiluvchi modda qisman organizmlarning (molyuska, dengiz hayvonlari) faoliyati bo'lib, bu nafaqat torf, toshko'mir, yoqilg'i slanslari, balki keng tarqalgan karbonat kalsiydan iborat. Litosferadagi asosiy muhit litosfera va atmosfera chegarasida joylashgan qismi – tuproqdir.

Hozirgi vaqtda tuproqning insoniyat hayot faoliyatining texnogen ta'sirlari ostida ko'p qismi ishdan chiqqan, ya'ni qishloq xo'jalik va tabiiy ekosistemalarning normal faoliyati uchun yaroqsiz bo'lib qolmoqda. Sun'iy tuproqlar (texnogen) shaharlarning 55% ni, bir xil urbanizatsiyalashgan joylarda (Yevropa, Yaponiya, Gonkong va boshq.) 95-100% ni tashkil qiladi va qalinligi bir necha o'n metrlargacha boradi. 2001-yilga kelib quruqlikning 1/6 qismini har xil injener inshootlardan (bino, yo'l, suv havzalari va omborlari, kanallar) tashkil qilgan.

Biosfera gidrosferaning barcha qismini, atmosfera va litosferaning bir qismini o'z ichiga oladi. Uni yuqori chegarasi dengiz sathidan 6 km

balandlikda joylashgan bo'lib, quyi chegarasi esa 15 km qalinlikda Yer po'stlog'iga kirgan (bunday chuqurlikda neftli suvlarda bakteriyalar mavjud) va 1 km okean chuqurligicha cho'zilgan. Yer *diametriga (13000 km) nisbatan biosfera – uning yuza qismining yupqa pardasi hisoblanadi*. Ammo asosiy hayot manbayi biosferaning yana ham tor qalinligidagi qismida to'plangan. Asosiy hayot qobig'ini quruqlik, atmosfera va okeanning bir necha 10 metrlik qismi tashkil qiladi (11.2-jadval).

11.2-jadval

Biosfera biomassasining strukturasi (quruq modda hisobida)

Muhit	Organizmlar Guruhi	Massa, 10^{12} t	Qisman, %
Kontinentlar	Avtotroflar	2.40	99.2
	Getrotroflar	0.02	0.8
	Hammasi	2.42	100
Okeanlar	Avtotroflar	0.0002	6.3
	Getrotroflar	0.0030	93.7
	Hammasi	0.0032	100
Atmosfera	Avtotroflar	2.4002	99.0
	Getrotroflar	0.0232	1.0
	Hammasi	2.4234	100

Biosferada hamma moddalar aylanma harakat qiladi, ya'ni ular organik moddalarni sintez qiladi va yemirilish jarayonlarida ko'p marotaba ishtirok etadi. Kimyoviy elementlarning qariyb hammasi ma'lum darajada moddalarning aylanma harakatida ishtirok etadi, ammo biosfera uchun eng muhim bo'lgani – suv, kislorod, uglerod, azot va fosforning davriy harakati hisoblanadi.

11.2. Biosferada asosiy moddalarning davriy aylanishi

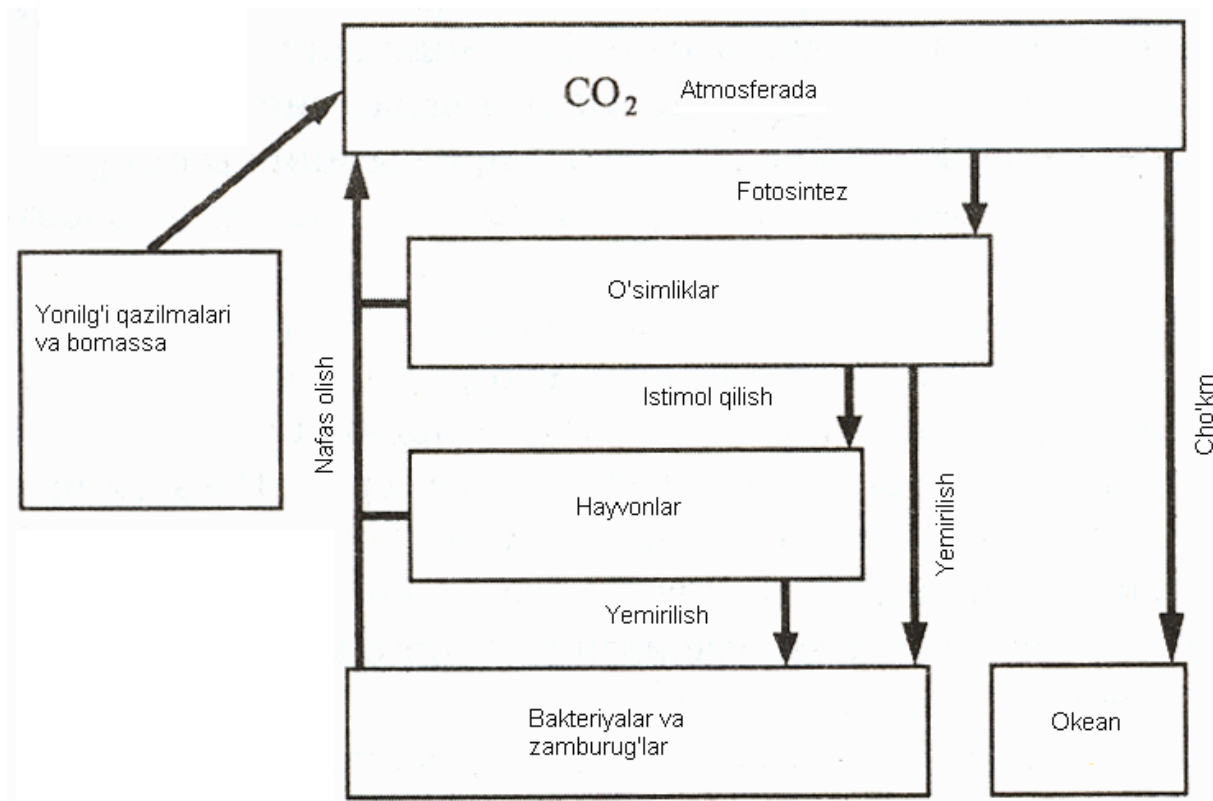
Biogen va abiogen sabablar asosida biosferada moddalarning davriy aylanishi biosferaning muhim funksional xarakteristikalaridan hisoblanadi. Hozirgi kunda insoniyat sivilizatsiyasining taraqqiyoti biosferaning bunday muhim funksional xarakteristikasiga ta'siri katta bo'lmoqda. Bunday ta'sirlar biosferadagi jarayonlarni tabiiy oqimiga manfiy ta'sir qilib, kelajak avlod uchun juda ham og'ir oqibatlarni tug'dirishi mumkin. Asosiy biogen moddalarning davriy aylanishini ko'rib chiqamiz (Миркин, Наумова, 2005).

Biosferaning bir butunligini ta'minlab turuvchi mexanizm bu undagi modda va energiya ning muntazam aylanma harakati hisoblanadi.

Shular ichida eng asosiysi bu – suv, kislorod, uglerod, azot va fosforning muntazam aylanma harakatlari hisoblanadi. Biosferadagi qolgan hamma elementlarning aylanma harakati suv, kislorod, uglerod, azot va fosforning muntazam siklik aylanma harakatiga bog'liq hisoblanadi.

11.2.1. Uglerodning davriy aylanishi

Uglerod biosferaning eng asosiy davriy aylanishlaridan biri hisoblanadi, chunki *uglerod organik moddalarning asosiy qismini tashkil qiladi*. Davriy aylanishda karbonat angidridning ahamiyati juda ham muhim (11.1-rasm).



11.1-rasm. Uglerodning biosferadagi davriy aylanishi.

Quruqlik va okeanda organizmlar tarkibidagi «**tirik**» **uglerod** zaxirasi berilganlarga ko'ra 550-750 Gt (1Gt – 1 mlrd t.)ni tashkil qiladi, shundan 99.5% quruqlikda, qolgan qismi okeanda hisoblanadi. Bundan tashqari okeanda 700 Gt uglerod erigan organik modda tarkibida mavjud.

Anorganik **uglerod** zaxirasi yetarli darajada katta. Quruqlik va okeanning har bir kvadrat metrda 1 kg atmosfera uglerodi va okeanning har bir kvadrat metri ostida 4 – 100 kg uglerod karbonat va biokarbonat ko'rinishda mavjud. Uglerodning bunday ko'p miqdori cho'kma jinslar tarkibida mavjud.

Uglerodning, taxminan, 1/3 «tirik» qismi (200 Gt) sirkulyatsiyalanadi, ya'ni har yili fotosintez jarayonida organizmlar orqali o'zlashtiriladi va qayta atmosferaga chiqariladi. Taxminan, shuncha okeanda o'zlashtirilib, atmosferaga chiqariladi. 50%i (ba'zi bir berilganlarga ko'ra – 90%) karbonat angidrid ko'rinishda tuproq mikroorganizmi – redusentlar orqali atmosferaga qaytariladi. Bunday jarayonda bakteriya va zamburug'larning hissassi teng. Hamma organizmlar orqali nafas olish jarayonida karbonad angidridni chiqarish redusentlar faoliyatiga nisbatan kam bo'ladi.

Ba'zi bir bakteriyalar karbonad angidriddan tashqari metan gazini hosil qiladi. Tuproqdan metanni ajralib chiqishi tuproq namligiga bog'liq, agar namlik ko'p bo'lsa, metan hosil qiluvchi bakteriyalar faoliyati faollashadi. Botqoqlarda metanning ko'p ajralib chiqish sababi ham shunda.

Hozirigi kunda yoqilg'i qazilmalarini ko'p yoqilishidan, tuproqlarni degumifikasiyalash va botqoqlarni quritish sabablariga binoan uglerodning davriy aylanishi anchagina buzilgan. Umuman olganda, atmosfera tarkibidagi karbonad angidridning miqdori har yili 0.6 % ga oshib bormoqda. Bundan ham tezroq esa metan miqdori 1-2 % ga oshmoqda. Ular atmosferadagi parnik effektining asosiy sababchilari bo'lib, bunda 50% karbonad angidrid va 33% i metan gaziga bog'liq.

Biosfera uchun parnik effektining kuchayishi qaysi holatlarga olib kelishi hozircha aniq ilmiy asosga ega emas, ammo katta ehtimol bilan aytish mumkin bo'lgan holat esa yer iqlimining o'rtacha haroratining oshishidir. Iqlimning «mashinasi» dengiz oqimlari hisoblanadi, ularning o'zgarishi, muzliklarning erishi natijasida ba'zi rayonlar ob-havosining sovishiga olib kelishi mumkin (shu jumladan, Yevropada Golfstrim oqimining o'zgarishi natijasida). Karbonad angidrid konsentratsiyasining o'zgarishi ta'sirida katta tabiiy ofatlarning tez-tez sodir bo'lishining ehtimoli katta bo'lishi mumkin, misol uchun, cho'llashish, suv toshqini va boshqalar.

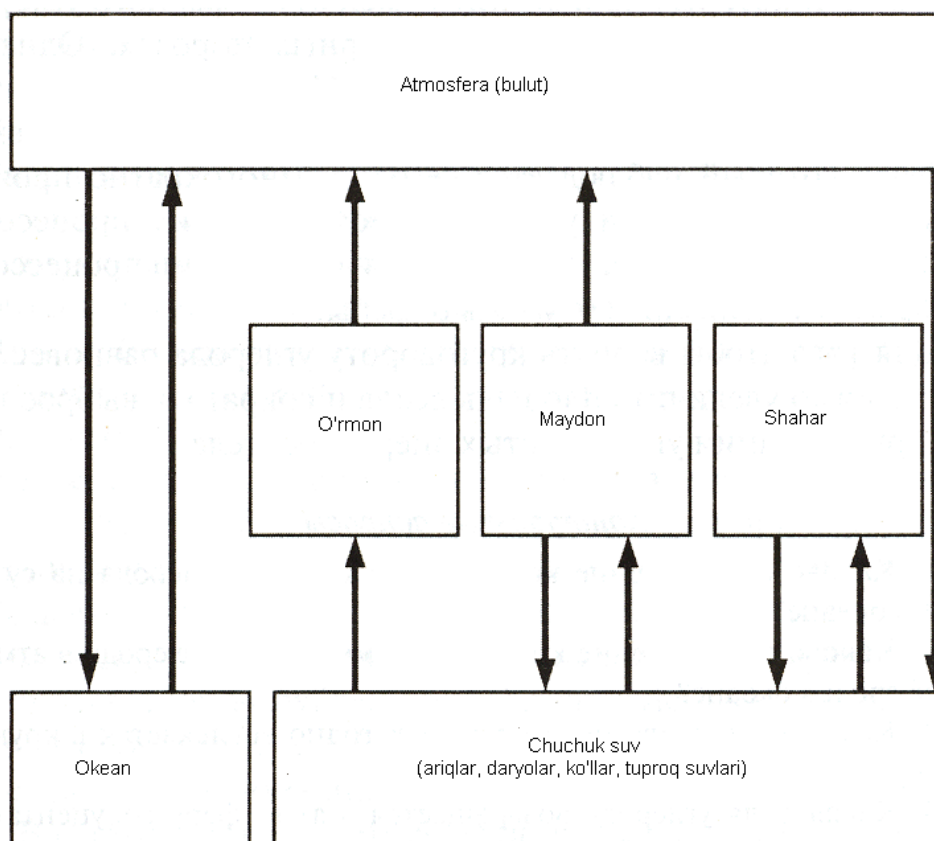
Uglerodning biosferadagi davriy aylanishini muvozanat holatiga keltirish uchun o'rmonlarni kengaytirish va uglerodli yonilg'i manbalarini yoqish natijasida gazlarni atmosferaga chiqarilishini ancha kamaytirish zarur.

11.2.2. Suvning davriy aylanishi

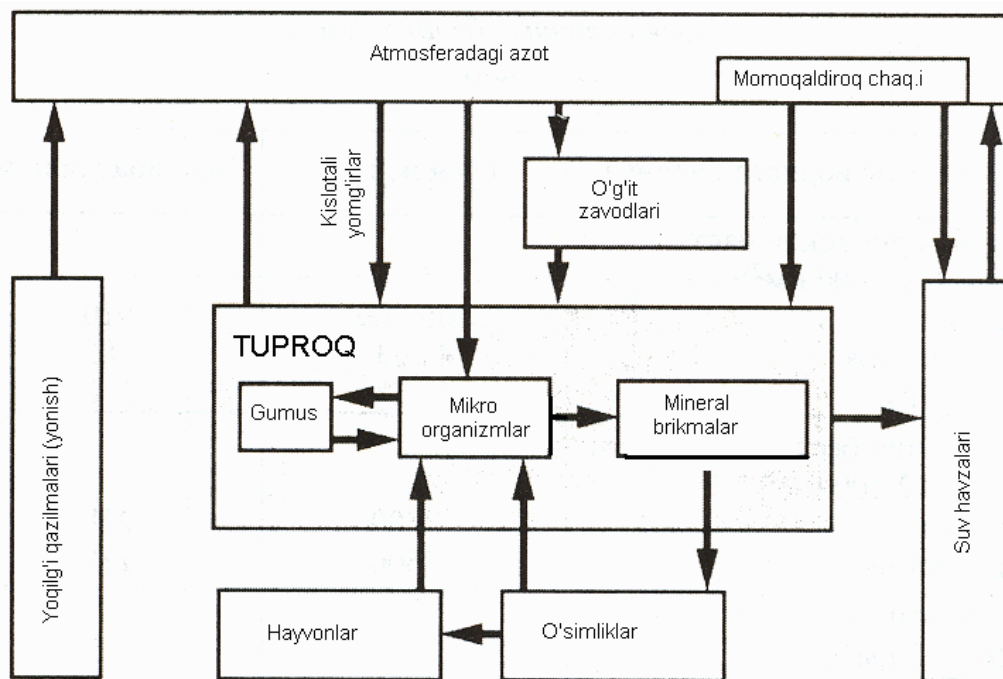
Suv nafaqat suv havzalaridan va tuproqdan, balki tirik organizmlardan ham bug'lanadi, chunki ularning organizmi 70% suvdan iborat. Suvning

katta miqdori (taxminan, 1/3 qismi) o'simliklar orqali, ayniqsa, daraxtlar orqali bug'lanadi: *1 kg organik moddani saqlash uchun har xil joylarda 200 dan 700 litrgacha suv sarflanadi*. Suvning umumiy davriy aylanishi 9.16-rasmda keltirilgan. Gidrosfera suvini har xil fraksiyalari davriy aylanishiga har xil va xilma-xil sur'at bilan ishtirok etadi. Misol uchun, muzliklar tarkibidagi suvning to'la almashinishi uchun 8 ming yil, yer osti suvlari uchun 5 ming yil, okean uchun - 3 ming yil, tuproq suvlari uchun – 1 yil vaqt lozim. Atmosfera bug'lari va daryo suvining to'la almashunuvi uchun 10-12 sutka lozim.

Keyingi paytlardagi insonning atrof-muhitga bo'lgan ta'siri natijasida suvning biosferadagi tabiiy davriy aylanishining muvozanati buzilgan. O'rmon suvlarining bug'lanishi o'rmonzor yerlarning kamayganligi tufayli ancha kamaygan, ammo qishloq xo'jaligining faollashishi natijasida tuproq yuzidan suvning bug'lanishi ko'paygan. Okean yuzining ko'p qismi neft pardasi bilan qoplanganligi natijasida suv bug'lanishi kamaygan. Suv davriy aylanishining biosferadagi turg'unligining buzilishi juda yomon oqibatlarga olib keladi. Suvning davriy aylanish sxemasi 11.2-rasmda keltirilgan.



11.2-rasm. Biosferada suvning davriy aylanishi.



11.3-rasm. Biosferada azotning davriy aylanishi.

11.2.3. Azotning davriy aylanishi

Biosferada azot sirkulyatsiyasi quyidagi sxema bo'yicha o'tadi (11.3-rasm):

- atmosferadagi inert azotning o'simliklar uchun qulay ko'rinishga aylanishi (biologik azotifikatsiya, chaqmoq bo'lganda amiakning hosil bo'lishi, azotli o'g'it ishlab chiqarish zavodlari);
- o'simliklar orqali azotning aylanishi;
- o'simliklardan azotning hayvonlarga o'tishi;
- detritda azotning yig'ilishi;
- detritli mikroorganizm – redusentlar yordamida molekulyar azot ko'rinishigacha parchalanishi.

Dengiz ekosistemalarida azotifikatorlar rolini sianobakteriyalar bajaradi, ular azotni ammiakka bog'laydi, bu ko'rinishdagi bog'lamni fitaplanktonlar bajaradi.

Hozirgi kunda tabiiy ekosistemalardagi biologik azotifikatsiyani uni sun'iy ravishda ishlab chiqarishiga nisbatan kamayishi va 2020-yilga borib ishlab chiqarishni hozirgi kunga (90-130 va 140 mln. tonna yiliga) nisbatan 60 % ga ko'payishini nazarda tutsak, suv havzalarining evtrofikatsiya jarayonining yanada kuchayishini kutish mumkin. Bunday holat yangi ekologik muammolarni paydo qiladi. Bunday muammolar – suv havzalarining evtrofikatsiyalanishi va kislotali yomg'irlarning yog'ilishini (hozirgi kunda AQSh da yomg'ir orqali 20-50 kg/ga, bir xil

nohiyalarda 150 kg/ga gacha yog'ilishini) va hokazo muammolarning tug'dirishini tasavvur qilish qiyin emas.

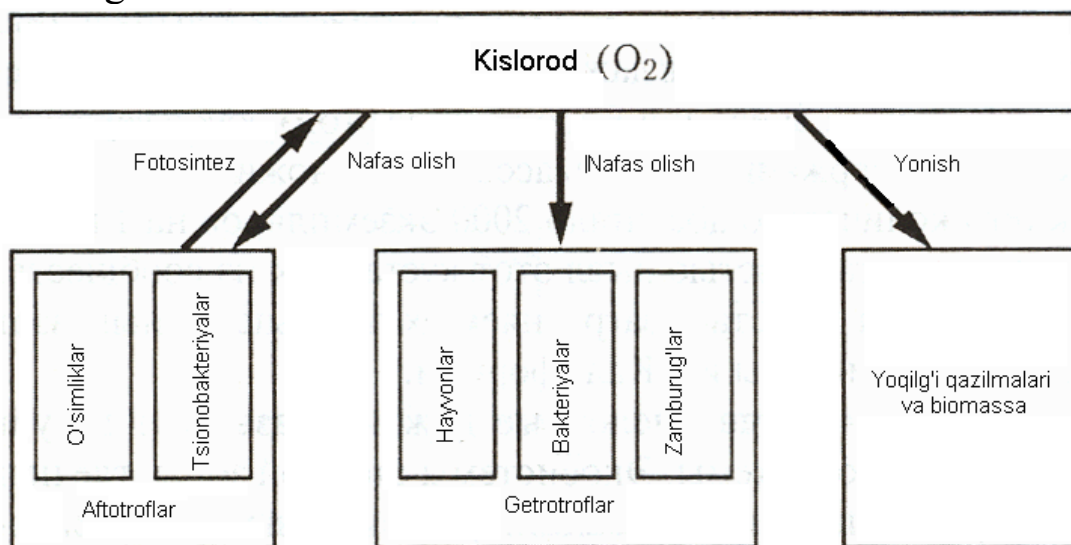
Azot emissiyasi 10-30 kg/ga bo'lsa, ekologik xavfsiz hisoblanadi. Bundan ortig'i ekosistemalarda yetarli darajada o'zgarishlarni tug'diradi: tuproqning achishi, past gorizontlarda oziqa elementlarining ishqorlanishi, daraxtlarning qurishi va nitrofil – turlarning yoppasiga ifloslanishining rivojlanishi yuz berish mumkin. Bundan tashqari o'simliklarda azotning ko'pligi natijasida ularni iste'mol qilish darajasi oshadi va ularning o'simliklar jamoasidagi dominantligi pasayib yo'qolib ketishi mumkin.

Bunday holat cho'l zonalar uchun teskari holatga ham olib kelishi mumkin, ya'ni cho'l hosildorligini oshirishi bilan qo'shimcha azot to'planishi mumkin.

Azotning tabiiy davriy aylanishini tiklash uchun azot ishlab chiqarish va uning atmosferada chiqarilishini kamaytirish orqali erishish mumkin.

11.2.4. Kislorodning davriy aylanishi

Atmosferadagi kislorod biogen chiqishga ega va uni biosferadagi sirkulyatsiyasi atmosferadagi zaxirasi o'simliklarning fotosintezi, organizmlarning nafas olishi hamda issiqlik qazilmalarining yondirilishi jarayoni natijasida to'ldirilib turishi tufayli sodir bo'ladi (11.4-rasm). Bundan tashqari kislorodning bir qismi atmosferaning yuqori qismlarida quyoshning ultrabinafsha nurlarining suv bug'lariga ta'siri va ozonning parchalanishi natijasida hosil bo'ladi. Vulqonlarning otilishi natijasida kislorodning bir qismi yer usti qobig'idagi oksidlanish jarayonlariga sarflanadi.



11.4-rasm. Biosferada kislorodning davriy aylanishi.

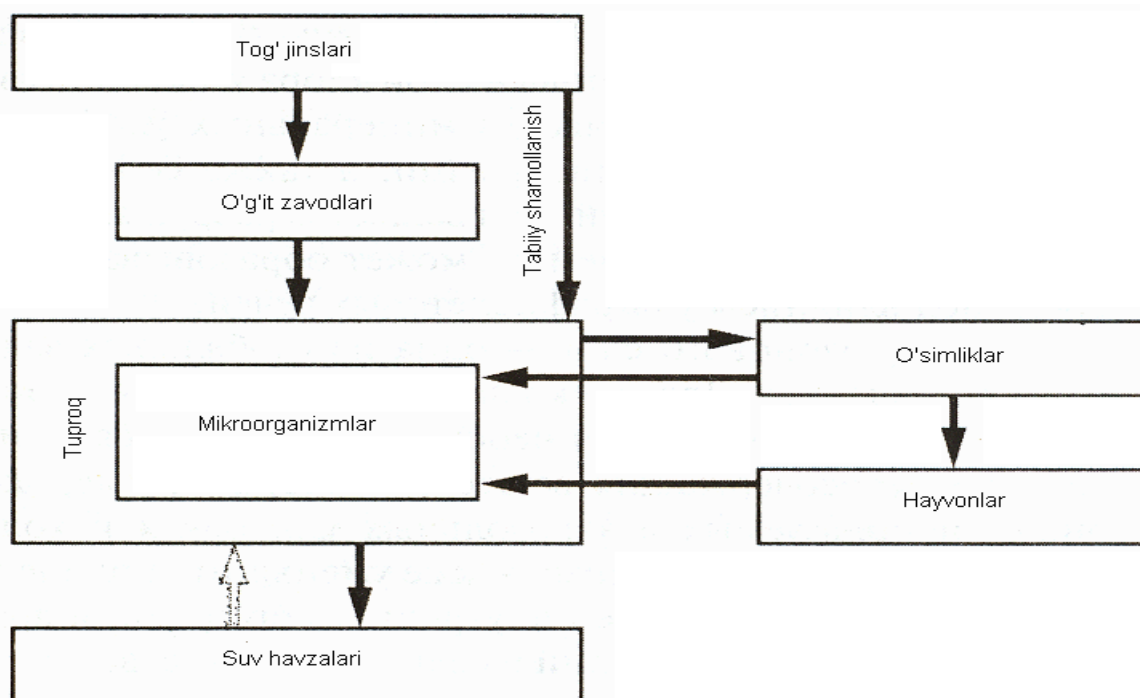
Bunday davriy aylanish juda murakkab, chunki kislorod har xil reaksiyalarda ishtirok etadi va juda ko'p organik va anorganik birikmalar tarkibiga kiradi. Kislorodning atmosferada to'la davriy aylanishi uchun 2000 yil vaqt sarflanadi (har yili, taxminan, atmosferaning $\frac{1}{3}$ karbonat angidrid yangilanadi). Hozirgi vaqtda kislorodning davriy aylanishi turg'un holati saqlanmoqda, faqat ayrim aholisi zich bo'lgan shaharlarda naqliyot(transport) va ishlab chiqarish korxonalari ko'p bo'lgan joylarda lokal ko'rinishda buzilishlar bo'lishi mumkin.

11.2.5. Fosforning davriy aylanishi

Fosforning davriy aylanishini aniq aytish muammo, faqat ma'lum bir yaqin vaqt davomida shartli ravishda aytish mumkin. Chunki fosfor uglerod, kislorod va azotga nisbatan ancha og'ir va tez parchalanadigan bog'lamlarni hosil qiladi. U faqat quruqlikdan okeanga o'tishim mumkin, qaytishi esa geologik o'zgarishlar natijasida quruqlikka ko'tarilishi tufayli yuz berishi mumkin. Shuning uchun fosforning davriy aylanishini «ochiq» deyishadi (11.5-rasm).

Fosfor tog' jinslarida bo'lib, ishqorlanish natijasida tuproqqa tushadi va o'simliklar orqali o'zlashtiriladi, keyinchalik oziqa zanjiri orqali hayvonlarga o'tadi. O'lik hayvon va o'simliklarning yemirilishi bilan fosforning bir qismi davriy aylanishda ishtirok etadi, boshqa bir qismi tuproqdan yuvilib, suv havzalariga (ariqlar, ko'llar va dengizlarga) tushadi. U yerda fosfor suv tagiga cho'kib, deyarli quruqlikka qaytmaydi, juda kam qismi dengiz mahsulotlari bilan qaytishi mumkin.

Bilamizki, quruqlikda fosfor zaxirasi juda ham chegaralangan, hozirgi kunda uni okean tubidan olish katta muammo hisoblanadi. Shuning natijasida kelajakda fosfor tanqisligi vujudga kelishi mumkin. Shuning uchun fosfor resursini tejash maqsadga muvofiqdir.



11.5-rasm. Biosferada fosforning davriy aylanishi.

11.3. Biosferaning tirik mavjudotlari

V.I.Vernadskiyning biosfera ta'limotining «tamal toshi» - tirik mavjudotlar hisoblanadi. Biosferada tirik mavjudotning biogeokimyoviy xususiyati quyidagicha ta'riflanadi: yer yuziga doimiy ta'sir qilib turadigan tirik organizmlardek juda ham katta natijaviy kimyoviy kuch yo'q.

Hozirgi kunda qarib 300 mingga yaqin o'simlik va 1.5 mln hayvon turlari aniqlangan. Shulardan 93%i quruqlikdagilar, 7%i suvdagilarni tashkil qiladi. Quruqlikdagi organizmlar biomassasining umumiy jamg'armasining 99.2% ini o'simliklar (2.4×10^{12} t) va 0.8%ini hayvonlar va mikroorganizmlar (0.2×10^{11} t) tashkil qiladi. Suv muhitida o'simliklar 6.3% (0.2×10^9 t), hayvonlar va mikroorganizmlar 93.7% (0.3×10^{10} t)ni tashkil qiladi. Suv yer yuzining 70% ini qoplashiga qaramasdan, undagi tirik organizmlar biomassasi yer yuzi umumiy biomassasining 0.13%ini tashkil qiladi.

Mutaxassislarning hisob-kitoblari shuni ko'rsatdiki, o'simliklar yer yuzidagi umumiy turlarning 21%ini tashkil qilsa ham, yerdagi umumiy organizmlar biomassasining 99% ini o'simliklar, faqat, 1% ini hayvonlar va mikroorganizmlar tashkil qiladi. Hayvonlar orasida 96%ini umurtqasizlar, 4%ini umurtqalilar, umurtqalilarning atigi 10% igina sutemizuvchilar tashkil qiladi. Bunday nisbatlar tirik tabiatdagi fundamental qonuniyatni, ya'ni – biosferada past rivojlangan turlar soni

yuqori rivojlangan turlarga nisbatan ancha ustunligini akslantiradi. Boshqacha qilib aytganda, tirik organizm o'zining biomassasi bo'yicha piramidasimon ko'rinishdagi qonuniyatga bo'ysunadi (Николайкин и др., 2003).

Har qanday quyi formadagi tur undan yuqori bo'lgan tur uchun fundament hisoblanadi, shuning uchun ham quyi formadagi tur biomassasi undan yuqori bo'lgan tur biomassasidan ancha ko'p bo'lishi zarur, chunki bu tabiiy hol hisoblanadi. Bu tabiat strukturaviy tuzilishining asosiy prinsiplardan biridir.

11.3.1. Biosferadagi hayot funksiyasi va xossalari

Tirik mavjudotlarga xos xususiyatlar:

- o'rab turgan atrof-muhitni o'zi bilan to'ldirishga intilish – N.F. Reymers (1990) bo'yicha «hayot bosimi» deyiladi. Atrof-muhitni o'zlashtirishga erishish uni jadal ko'payishi bilan bog'liq (chegaralovchi ekologik omillar ta'sir qilmaganda ba'zi bir oddiy formalardagi organizmlar bir necha soatda yoki kunda Yer sharini qoplashi mumkin edi). Misol uchun, 1 gektardagi o'simlik barglarining yuzalari 8-10 ga yer yuzasini qoplashi mumkin;
- fazo bo'yicha erkin joylanishining mumkinligi, misol uchun, suv oqimiga, og'irlik kuchiga, shamolga qarshi va hokazolarga;
- hayotiy jarayonda turg'un va o'lgandan keyin tezda yemirilishi mumkin bo'lgan o'ziga xos kimyoviy birikmalarning mavjudligi (oqsillar, fermentlar va boshq.);
- haddan tashqari xilma-xil formalarning mavjudligi, o'lchamlari, yashash sharoitiga yuqori moslashish xususiyatlari;
- Planetamizdagi fizik jarayonlarga nisbatan tirik tabiat jarayonlarning juda yuqori sur'atda yuz berishi. Masalan, eshkak oyoqli qisqichbaqa – epishura bir yilda Baykal ko'li suvini uch marotaba filtrlashi mumkin, bir metr qalinlikdagi yer planetamiz tuprog'ini yomg'ir chuvalchaglari tanasidan (ko'zga tutilgan tuproq massasi butun insoniyat massasidan 10 marotaba ko'p) 150-200 yil davomida o'tishi va membrana yuzidagi har qanday molekula fosfolipidlarni o'rtacha 1 sekunda o'n millionlab joy almashtirish xususiyatiga ega ekanligi (Антонов и др., 2000).
- tirik mavjudotlarning yuqori sur'atda qayta tiklanishi – biosfera uchun bunday ko'rsatgich o'rtacha 8 yilni, quruqlik uchun – 14 yil, okean uchun, qisqa muddatli hayot kechiradigan organizmlar ustvorligini hisobga olib (misol uchun, plankton) – 33 kunni tashkil qiladi. Shunday

qilib, yerda hayotning boshlanganidan hozirgi paytgacha bo'lgan tirik biomassaning yig'indisi Yer sharining massasidan **12** marta ortiq ekan.

Biosferadagi tirik mavjudotlarning faoliyati ma'lum ma'noda quyidagi funksiyalardan iborat bo'lishi mumkin (A.V.Lapo bo'yicha): energetik, gaz, oksidlanish-qaytarilish; konsentratsiyalanish; destruktivlik; naqliyot; muhit yaratuvchanlik; tarqaluvchanlik.

Tirik mavjudotlarning xususiyatlari ulardagi katta energiya konsentratsiyasining borligi bilan aniqlanadi.

11.4. Biogeokimyoviy sikllar

Tirik mavjudotlar massasi biosferada yemirilib o'zlashtirilgan moddaning 0.01-0.02 %ni tashkil qiladi va biosferadagi jarayonlarda eng muhim rol o'ynaydi.

Biosferada tirik mavjudotlarning mahsuloti har yili 232.5 mlrd t quruq organik moddani tashkil qiladi. Shu vaqt oralig'ida planetada 115×10^9 t quruq organik modda fotosintezlanadi va 123×10^9 t kislorod hosil bo'ladi. Buning uchun 170×10^9 t karbonat angidrid va 68×10^9 t suv, 6×10^9 t azot, 2×10^9 t fosfor, shuningdek, kaliy, kalsiy, oltingugurd, temir sarflanadi.

Tirik mavjudot biosferaning eng faol komponentlaridan hisoblanadi. U yirik geokimyoviy ishlarni bajarib, geologik vaqt masshtabida Yer qobig'ini o'zgartiradi.

Tirik materiyaning barcha kimyoviy elementlarining biosferadagi davriy aylanishi ma'lum bir xarakterli yo'nalishga ega, ya'ni atrof-muhitdan organizmga o'tib va organizmdan yana atrof-muhitga qaytadi. Bunday jarayon u yoki bu darajadagi yopiq trayektoriya bo'lib, biogeokimyoviy sikl (yoki aylanma harakat) deyiladi.

Har qanday sikl ikki qism yoki ikki xil fondga bo'linadi:

- zaxira fondi – katta massali sekin harakatlanuvchi, biologik bo'lmagan komponent;
- harakatchan yoki almashinuvchi fond – kam, ammo juda ham aktiv, organizmlar va ularning atrof-muhiti orasida tez almashish xarakteriga ega.

Biosferadagi barcha biogeokimyoviy harakatlar: atmosferadagi gazli yoki gidrosferadagi moddalarning aylanma harakatidagi va yerdagi cho'kma zaxira fondlariga bo'linadi.

Antropogen ta'sir hozirgi kunda biosferadagi jarayonlarga undagi biogeokimyoviy sikllarning borishini tezlashtirishi yoki sekinlashtirishi

mumkin. Har ikkala holda ham tirik tabiatdagi jarayonlarning o'zgarishiga olib keladi, bu esa, o'z navbatida, har xil turg'unmasliklarga, o'z vaqtidan oldin ma'lum bir turni yo'qolib ketishiga, biror bir populyatsiya sonining haddan ziyod ko'payib ketishiga (populyatsion portlash), ekosistemaning bir turdan boshqa turga o'tishiga va hokazolarga sabab bo'lishi mumkin.

Amaliy ekologiyaning asosiy vazifalaridan biri - atmosferadagi jarayonlarga antropogen ta'sirni kamaytirish yoki bunday ta'sirni differensiatsiyalashdan iboratdir.

Ozon qatlamining buzilish natijasida «ozon teshiklari» paydo bo'lmoqda. Bunday holat yer qutblarida kuzatilmoqda. Bu, albatta, ekologik xavfli holat hisoblanadi. Vaqtinchalik «ozon teshiklari» yerning boshqa rayonlarida ham kuzatilmoqda, misol uchun, Rossiyaning kontinental rayonlarida. Bunday holatlarning sababi ozon qatlamida xlor va erkin oksidlarning paydo bo'lishidir. Xlor va erkin oksidlar, asosan, tuproqda mineral o'g'itlarning mikroorganizmlar yordamida yemirilishi va naqliyotning chiqaradigan tashlandiq gazlari tarkibida bo'lishi sababli ajralib chiqish holatlari yuz berishi mumkin. Bunday moddalar ozon qatlamini katta sur'atlarda buzadi.

Ozon qatlamini saqlab qolish – dunyo jamoasining global masalalaridan biri hisoblanadi. Ozon qatlamining buzilishi va uning tiklanishi uchun tarkibida xlor bo'lgan moddalar – xlorafter uglerodlar (freonlar) dan foydalanmaslik maqsadga muvofiq. Qishloq xo'jaligida bunday mineral o'g'itlarni, naqliyotdan chiqadigan gazlarni kamaytirish zarur. Ozon qatlamida ozonni tabiiy me'yoridan oshishi va kamayishi inson uchun xavfli.

Bobga doir sinov savollari:

1. Biosferaning strukturaviy tuzilishining qisqacha tasnifini bering?
2. Biosferaning asosiy aylanma harakatda bo'lgan elementlari xarakteristikasini bering.
3. Biosferaning hayot funksiyasi va xossalarini tushuntiring.
4. Biosferadagi biokimyoviy sikllarning borishini xarakterlab bering.
5. Biosferaning boshqaruv mexanizmi nimadan iborat?
6. Biosferaning umumiy biokimyoviy sikllarini tushuntiring.

12-BOB. EKOLOGIK OMILLARNING O'ZARO TA'SIR NAZARIYASI

12.1. Ekologik omillar

Muhit omillarini har xil fanlar o'rganadi: ob-havoni – klimatologiya, relyefni – geomorfologiya, tuproqni – tuproqshunoslik, suv va uning sifatini, taqsimot qonunlarini – gidrologiya va gidroximiya va hokazolar (Гуламов М.И., 2009).

Ammo ekologiya muhit omillarini omil sifatida emas, balki ularning organizmlarga ta'siri, ya'ni har bir omilga organizmlarning «ko'zi» orqali qarashni taklif qiladi.

Odatda «omil» (faktor) termini ostida harakatga keltiruvchi kuch yoki biror bir jarayondagi holat, hodisa, sharoit yoki muhit komponenti tushuniladi. Ana shu ma'nolarda ekologik omil degani tabiatan to'g'ri hisoblanadi. Ekologik omillarning quyidagi ta'rifi keng tarqalgan: **ekologik omil deb – tirik organizmlarni hech bo'lmaganda biror bir individual taraqqiy qilish fazalarining davomida musbat yoki manfiy ta'sir qiluvchi atrof-muhit komponentlariga aytiladi.**

Bu ta'rif keng tarqalishiga qaramasdan ekologik omillarning asl mohiyatini ochib bermaydi, chunki ekologik omil – organizmlarda va ekosistemalarda yuz beradigan jarayonlar yo'nalishini va tezligini belgilab beruvchi *tashqi* va *ichki* kuchdir.

Ekologik omillarni bunday konsepsiyasiga ko'ra tashqi ta'sirning mohiyatiga nisbatan tirik organizmlarda uch xil asosiy javob reaksiyasini ajratishi mumkin:

1. Bunday reaksiyaning sodda ko'rinishi – ta'sir qilish manbasiga nisbatan organizmlarning o'z joyini o'zgartirishi, ya'ni avvalgi turg'un holatini saqlash uchun yashash joyini o'zgartirishi.

2. Murakkabroq tip reaksiyalarga tashqi ta'sir ostida organizmlar hayot faoliyati jarayonida ularda miqdoriy o'zgarishlarning yuz berishi kiradi. Misol, organizmlarda moddalar almashinuvi tezligining o'zgarishi. Bunday holatlarda organizm yashash joyini o'zgartirmaydi, faqat moslashadi xolos.

3. Juda ham murakkabroq javob reaksiyalarda organizmlarda hayot faoliyati xarakterining o'zgarishi yuz beradi, ya'ni diapauza holatlari, uyquga ketish, anabioz, kun va tunning almashinishi va shunga o'xshash ko'pgina hayotiy siklning sifat o'zgarishlari nazarda tutiladi. Bunday javob reaksiyalari tashqi ta'sir uzoq muddatli bo'lganda yoki jadalligi

o'zgarganda paydo bo'lishi mumkin (mavsumiy almashinuvi, parazitlarning ta'siri, toksik moddalar ta'siri va hokazolar). Bunday sharoitda organizmlar yashovchanligi energetik balansni saqlashi orqali emas, balki hayot sharoiti o'zgarishlariga moslashishi bilan belgilanadi.

Yuqorida bayon qilingan organizmlarning javob reaksiyalari shunday elementlar orqali chaqiriladiki, vaqt bo'yicha o'zgarishi tez yuz beradi. Ularning ana shu o'zgarishlarining o'zi – organizmlarga ta'sir qilishning yetarli sharti bo'lib, ularda ekologik-fiziologik javob reaksiyalari chaqirishga undaydi.

Atrof-muhit omillarining vaqt bo'yicha o'zgarishi doimiy-davriy bo'lib, sutka vaqti, yil mavsumi, okeandagi suvning quyilishi va toshish ritmiga bog'liq ravishda o'zgarib turadi. Ular birlamchi va ikkilamchi guruhga bo'linadi. Doimiy-birlamchi ekologik omillar guruhiga harorat, yorug'lik, dengiz suvining ko'tarilishi, tushishi va bir necha boshqa omillar kirib, Yerning Quyosh atrofida aylanishiga bog'liq. Ikkilamchi-davriy omillarga doimiy-birlamchi guruh omillarining o'zgarish natijasi bo'lgan omillar kiradi. Misol uchun, havo namligi (haroratga bog'liq), o'simlik oziqasining mavjudligi (o'simlik o'sishiga bog'liq), biotik tur ichidagi ta'sirlar (organizmlar, populyatsiyalarning o'zaro ta'siri). Nodavriy va doimiy bo'lmagan ekologik omillarning o'zgarishi to'satdan yuz beradi. Bunga har xil yillardagi ob-havoning o'zgarishi, inqirozli xarakterli hodisalar (chang-to'fon, jala, suv toshqini, vulqonlarning otilishi), parazitlarning ta'siri va boshqa har xil turlarda biotik ta'sirlar, shuningdek, antropogen ta'sirlarning har xil ko'rinishlari misol bo'ladi.

Ko'pchilik hollarda bunday omillarga organizmlarda moslanish bo'lmaydi, shuning uchun ham zararkunanda organizmlarga qarshi kurashda odatda kimyoviy va biologik usullardan foydalaniladi.

12.2. Ekologik omillarning klassifikatsiyasi

Ekologik omillar o'zining kelib chiqishi, tirik organizmlarga ta'sir xarakteri, ta'sir vaqti va boshqa xususiyatlarga ko'ra xilma-xildir. Muhit komponentlari va shart-sharoitlari har xil va ko'p sonli bo'lganligi uchun ularni klassifikatsiyalash tabiiy holdir.

Ekologiya sohasidagi har qanday tadqiqot ekologik omillarni klassifikatsiyalash masalasi bilan chambarchas bog'liq. Misol uchun, qishloq xo'jalik zararkunanda hasharotlarining dinamikasining tadqiqoti: avval zararkunanda hasharotlarning yashash fazalari va ular rivojlanishini xarakterlaydigan tashqi omillar, keyinchalik qaysi

hasharotlar bilan raqobatda yoki hamjihat va qaysi yashash fazalariga bunday o'zaro ta'sir to'g'ri kelishi o'rganiladi. Bunday sxemadan qaysi ekologik omillar, qanday qilib va qaysi vaqtda o'zaro ta'sir qilishi kelib chiqadi. Bunday usul ekologik omillarning tabiatda birgalikda mavjudligi, ularning tipi va ta'sir xarakteri bo'yicha klassifikatsiyalash hisoblanadi.

Ekologik omillarni ma'lum bir jadvalda, bir necha sahifada yoki o'rta hajmdagi monografiyada to'la bayon qilishning iloji yo'q, chunki ekologik omillar potensial cheksizdir (Федоров В.Д., Гильманов Т.Г., 1980). Shuning uchun bu sohada qilingan juda ko'p ishlar aniq obyektlarga nisbatan olingan bo'lib, misol uchun, konkret ma'lum bir ekosistemaga, uyushmaga, biotaga nisbatan nisbiy xarakterga ega.

Adabiyotlarda ekologik omillarni ko'pincha quyidagi klassifikatsiyasi ko'p uchraydi:

- kelib chiqishi bo'yicha (kosmik, abiotik, biotik, tabiiy-antropogen, antropogen);
- muhitdan kelib chiqqan holda (atmosferaali, suvli, geomorfologik, fiziologik, populyatsion, ekosistemali, biosferali);
- ta'sir darajasiga ko'ra (letal, ekstremal, cheklovchi, mutagen, konserogen va boshqalar);
- vaqtga ko'ra (evolutsion, tarixiy, ta'sir qiluvchi);
- ta'sir xarakteriga ko'ra (geofizik, geografik, biogen, biotik, evolutsion).

Hozirgi kunda ekologik omillarni uch guruhga ajratib o'rganish dunyo mutaxassislari orasida eng ko'p tarqalgan. Bular: abiotik, biotik va antropogen omillar.

Abiotik omillar – fizik tabiatga ega omillar: yorug'lik, issiqlik, havo (uning harakati va tarkibi), namlik (har xil ko'rinishdagi yog'ingarchilik, havo namligi, tuproq namligi), radiatsiya va boshqalar.

Abiotik omillar organizmlarga bevosita yoki bilvosita ta'sir qilishi mumkin. Masalan, muhit harorati organizmga bevosita ta'sir qilib, unda fiziologik jarayonlarning borishini aniqlaydi. Shu bilan birga harorat omili organizmlar yashash muhiti sharoitini o'zgartirishi bilan ularga bilvosita ham ta'sir qilishi mumkin

Organizmlarning yashash faoliyatiga ta'sir ko'rsatuvchi asosiy abiotik omillarga iqlim omillarini kiritish mumkin (yorug'lik, harorat, havo va tuproq namligi, qor qalinligi, radiatsiya). Shulardan harorat va yog'ingarchilik miqdori yer yuzi bo'ylab, asosan, yer usti ekosistemalarning joylanishini aniqlaydi.

Organizmlarning o'zgaruvchanligi va zonalar bo'yicha joylanishining asosiy shartlaridan biri muhitning kimyoviy tarkibi hisoblanadi.

1. Biotik omillar – tirik mavjudotlarning bir-biriga ta'sirini xarakterlaydigan shart-sharoitlardan kelib chiqib populyatsiya va ekosistemalarning mavjudligi asosi bo'lib hisoblanadi. Misol uchun, populyatsiya individlarning soni, zichligi, biomassasi, ko'payish tezligi, konsentratsiya miqdori, tarqalish tezligi, tuxumlar soni va hokazolar. Bundan kelib chiqqan holda bunday guruh omillarini quyidagilarga ajratish mumkin: birinchidan, individ va populyatsiya darajasida genetik informatsiyalar (bunday omillar ontogenez, organizmlarning trofik bog'liqligi, ko'payish jadalligi, xulq xarakteri, biosenotik va tabiiy tanlashni aniqlashi mumkin); ikkinchidan, biosenotik sfera omillari bo'lib, ular ekosistema biotasining rivojlanishini xarakterlaydi (tirik organizmlarning bir-biriga ta'sir formalari).

Har qanday organizm boshqa tirik mavjudotlarning bilvosita yoki bevosita ta'sirida bo'ladi, ya'ni o'z turiga mansub bo'lgan va boshqa tur individlari bilan aloqada bo'lib (o'simliklar, hayvonlar, mikroorganizmlar bilan), ularga bog'liq bo'lishi va ularga ta'sir qilishi. Bunday holat biotik omillarni quyidagicha ajratishimizga asos bo'la oladi: 1. *Fitogen omil* – o'simliklarning ta'siri (bevosita yoki bilvosita). O'simliklarni bir-biriga bunday ta'siri ularning hamjihat yashovchanligida katta ahamiyatga ega, ya'ni boshqa tur o'simliklarning o'sishiga stimul yoki ingibitorlanuvchi xarakterli ta'sir o'tkazishi mumkin.

2. Zoogen omillar – hayvonlarning ta'siri (oziqlanish, poymol qilish va boshqa xil mexanik ta'sirlar, changlatish, urug'larning tarqatish va muhitga ta'sir o'tkazish). Shu jumladan, bunday omillar ochiq yerda o'simliklarni biologik himoya qilish rolini ham o'taydilar. Misol uchun, parazit hasharotlar (trixogramma, gabrabrakon, oltinko'z va boshqalar). O'simlik zararkunanda hasharotlarni nazorat qilib turadi, bu esa o'simliklarni normal o'sishiga katta ahamiyatga ega.

3. Mikrobojen va linosogen – mikroorganizmlar va zamburug'larning ta'siri (parazitlanish, muhitni o'zgartirish). Mikroorganizmlar (bakteriyalar va zamburug'lar) rizosfera va patogen organizmlarga ta'sir qilishadi.

4. Antropogen omillar (yunoncha Anthropos – odam, genos – tug'ilish) – odam hayot faoliyati natijasining atrof-muhitga ta'siri. Antropogen omillarning muhitga ta'siri evolutsiya mahsuli bo'lmish – juda ko'p

hayvon va o'simlik turlari yo'qolib ketganligi, ularning hamjihat yashovchanligining murakkab sistemalarni – biosenozlarning buzilganligi aniqlangan. Ko'pgina ekosistemalarning buzilishi ularga to'g'ridan to'g'ri ta'sir qilish (yong'inlar, yer yuza qatlamlari va suvning tez o'zgarishi), har xil texnogen moddalar bilan ifloslanishi, doimiy fitomassa va zoomassani (asosan, agroekosistemalarda) olib turishi, o'rnini to'ldirmaslik bilan bog'liq o'zgarishlar, antropodinamik almashinishlar, ekosistemani agroekosistemaga aylantirishlar bilan bog'liq.

12.3. Ekologik omillarning ta'sir qilish prinsipi

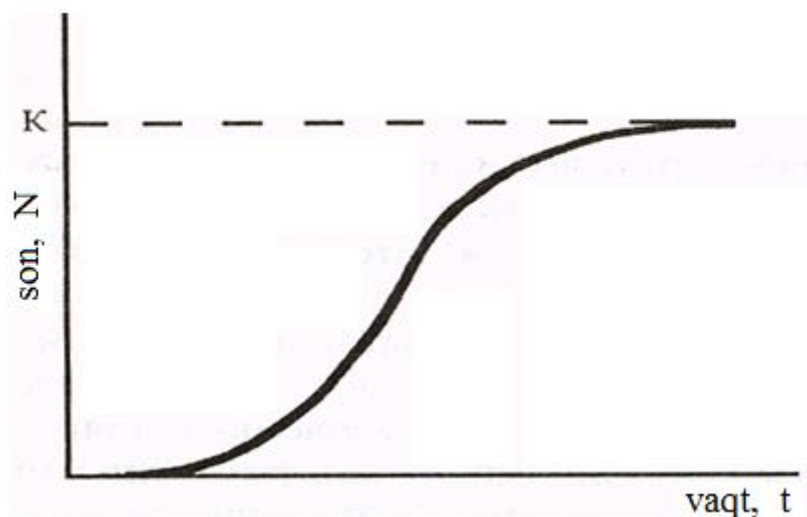
Shart tushunchasi ekologiyada omil tushunchasi bilan almashtirilgan. Har qanday organizm o'zining yashash muhitida har xil iqlimiy, edafik va biotik faktorlar ta'sirida bo'ladi. «Ekologik omil» - tirik organizmning rivojlanishini hech bo'lmaganda biror bir yashash fazasiga bevosita yoki bilvosita ta'sir qilish qobiliyatiga ega bo'lgan muhitning har qanday bo'linmas elementidir (Бродский А.К., 1999). Bu ta'rifda ekologik omillarni quyidagi kriteriyalarini alohida ta'kidlab o'tish zarur:

1. Bo'linmas element. Misol uchun, suv chuqurligi va dengiz sathiga nisbatan yashash joyi balandligini ekologik omil deb bo'lmaydi, chunki chuqurlik tirik organizmlarga to'g'ridan to'g'ri ta'sir qilmasdan, balki suv bosimi, kislorod va sho'rlanish miqdori bilan ta'sir qilishi mumkin. Balandlikning ta'siri, haroratning tushishi, atmosfera bosimining o'zgarishi va hokazolar orqali namoyon bo'lishi mumkin. Demak, harorat, yorug'lik, bosim, sho'rlanish muhitning ekologik omili bo'la oladi.

2. Ekologik omillarning ta'siri bilvosita bo'lishi mumkin, ya'ni bir necha sabab-oqibat bog'liqliklari orqali. Buni qushlar “bozorida” juda ham ko'p qushlarning yig'ilishi misolini qarab chiqamiz. Bunda qushlarning zichligi yuqoriligi sababi nimad0.a degan savolga javob berishga harakat qilamiz. Bu yerda asosiy rolni biogen moddalar o'ynaydi: qushlarning ekskrementi suvga tushadi, bunday moddalar suvda bakteriyalar orqali mineralizasiya qilinadi, bu esa, o'z navbatida, suvo'tlarining ko'payishiga olib keladi. Keyinchalik bunday joyda plankton organizmlar konsentratsiyasi ko'paya boshlaydi. O'z navbatida, planktonlar bilan oziqlanuvchi baliqlarning ko'payishiga olib keladi. Shu sababli qushlar “bozorida” baliqlar bilan oziqlanuvchi qushlarning ko'payishiga sabab bo'ladi. Shunday qilib, biz qarab

chiqqan misolda qushlarning ekskrementi qushlarning zichligini aniqlaydigan ekologik omil rolini o'ynashini ko'rish mumkin. Muhim element sifatida u bo'linmas bo'lib, ekologik omillarni murakkab o'zaro ta'sir sistemasi orqali namoyon bo'ladi.

Ekologik omillar qanday tabiatga ega bo'lishidan qat'iy nazar ularning ta'sirini ekologik taqqoslash mumkin, chunki ular hamma vaqt organizmlarning yashovchanligi orqali ifodalanib (12.2-rasm), populyatsiya sonini o'zgartiradi.



12.1-rasm. Populyatsiya o'sishining logistik modeli (K —chegaraviy hajm).

Bunday bog'liklikdan kelib chiqqan holda quyidagi qonuniyatlarni alohida ta'kidlash mumkin:

1. Omillarni ma'lum bir qiymatlarida shunday bir sharoit yaratiladiki, bunda organizmlarning yashovchanligi juda yuqori bo'ladi. Bunday sharoit optimal deyiladi, bunga muvofiq hudud omilining qiymatlar shkalasida – optimal interval hisoblanadi.
2. Omil qiymati qanchalik optimal intervalidan ko'proq chetlansa, shunchalik organizmni zararin oshadi. Bundan kelib chiqqan holda, ularni yashovchanlik zonasi ajratiladi.
3. Omil qiymatlar diapazonida normal yashovchanlik mumkin bo'lmagan chegara chidamlilik chegarasi deyiladi. Bunda quyi va yuqori chidamlilik chegarasi ajratiladi.

Ekologik omil tushunchasining yuqorida keltirilgan bayonidan kelib chiqib, birinchidan, ekologik omillar ma'lum bir kuch bo'lib, muvofiq qonunlar bo'yicha o'zgaradi; ikkinchidan, ularning soni potensial cheksiz bo'lganligi uchun ularning har birining o'zgarish qonunlarini o'rganish mumkin emas, bu, o'z navbatida, ularning bir-

biriga bog'lik emas, deb hisoblashimizga asos bo'la oladi; uchinchidan, organizmlarning ekologik omillar ta'siriga moslanishi ularning yashovchanlik darajasi ko'rsatgichiga ega ekanligidadir.

Agar organizmning maxsus moslanish reaksiyasini organizmlar yashovchanligi deb tushunsak, unda ekologik omillarning organizmlarga ta'sirini xarakterlaydigan minimal va maksimal yashovchanligi haqida gapirishimiz o'rinlidir. Bu esa, o'z navbatida, har bir ekologik omil o'zgaruvchisi bo'yicha muvofiq ma'lum bir optimal interval mavjudligidan darak beradi. Bunday intervalda organizmning yashovchanligi maksimal bo'ladi.

Yuqorida keltirilgan ekologik omillar ta'rifining tahlili asosida xulosa qilish mumkinki, tashqi omillarning organizmga ta'siri, organizmlarda bunga javoban moslanish reaksiyalarini biotik omil sifatida qarama-qarshi qo'yilishining o'zi ekologik omillarning o'zaro ta'sirini namoyon bo'lishini ko'rsatadi (Гуламов М.И., 1994).

12.4. Muhit

Ekologik omillarning ta'rifida «ekologik omillar – muhit elementlari» deganda tasavvurimizda muhit xuddi ekologik omillarning yig'indisidan iborat joydek tuyiladi, aslida bunday emas.

Ekologik omillarning o'zaro ta'sirida ma'lum bir holat vujudga keladi va biz bunday holatni muhit deymiz. Agar biz muhit – yaratuvchi va aniqlovchi jarayon, deb taxmin qilsak, unda masala oydinlashadi, ya'ni muhit ekologik omillarini organizmga bir vaqtda va birgalikda ta'sir qilishini bildiradi. Yuqorida bayon qilingan ekologik omil tushunchasidan kelib chiqib aytish mumkin, muhit – ekologik omillarning o'zaro ta'sirida vujudga kelgan holat. Faqat shu ma'nodagina yashash muhiti haqida gapirsa bo'ladi (Шапов А.А., 1985).

Demak, vujudga kelgan har qanday muhit – bizni o'rab turgan atrofimizdagi ekologik omillarning o'zaro ta'siri holati hisoblanadi. Ekologik omillarning o'zaro ta'siri xarakteriga ko'ra vujudga kelgan muhit biologik tur uchun yaroqli yoki yaroqsiz bo'lishi mumkin. O'z navbatida, tur ham o'z muhiti bilan o'zaro ta'sirda bo'lib, ma'lum vaqtdan so'ng muhitni o'zgartirishi mumkin, bor muhitning imkoniyat darajasida. Muhitni yaroqlilik yoki yaroqsizlik darajasi o'zaro ta'sirda bo'lgan muvofiq ekologik omillarning uyushmasiga va ularning soniga bog'liq. Tabiatdagi muhitning xilma-xilligi va dinamik o'zgarishi, tabiatni bir jinsli emasligini keltirib chiqaradi (Гуламов М.И., 1994).

Misol uchun, o'rmon ekosistemi: o'rmon ustida atmosfera muhiti mavjud, u o'rmon daraxtlariga va o'simliklariga ta'sir qilib turadi, ammo o'rmon ichida boshqa muhit bo'lib, o'z navbatida, o'rmon ichidagi har xil o'simliklarning o'sishiga va har xil o'rmon jonivorlarining yashashiga imkoniyat yaratadi. Shunday qilib, abiotik omillar o'zaro ta'sir qilib, shunday muhitni yaratadiki, unda daraxtlar o'sishiga imkoniyat yaratiladi. Paydo bo'lgan daraxtlar o'z atrof-muhiti bilan o'zaro ta'sir qilib, keyinchalik boshqa bir muhitni yaratadi, bu muhit, o'z navbatida, o'rmon ekosistemasi yaratadi.

Ekologik omillarning o'zaro ta'sir mexanizmini bilish muhitni hisoblashga imkon yaratadi va ekologik omillarni har xil o'zaro muvofiq uyushmasi va tiplaridagi o'zaro ta'sirlar natijasi bo'lmish muhitni hisoblash muammosining yechimi zarurligini taqozo qiladi (Гуламов М.И., 1994; Gulamov M.I., Logofed D.O., 1997).

Hozirgi zamon ekologiyasida quyidagi asosiy muhit tushunchalarini ajratishadi (Агроэкология, 2000):

Atrof muhit – organizmlarga ham musbat va ham manfiy ta'sir qilish imkoniyatiga ega bo'lgan, ularni o'rab turgan modda, energiya va fazo hisoblanadi.

Tabiiy muhit – inson ishtirokisiz, o'simliklarga, hayvonlarga va boshqa organizmlarga nisbatan olingani tabiiy abiotik va biotik omillarning o'zaro ta'sirlar to'plami. Tabiiy muhit geografik qatlam, biogen, abiotik va ba'zi bir boshqa muhit ko'rinishlarini o'z ichiga olishi mumkin.

Antropogen muhit – inson tomonidan tabiiy muhitni o'zgartirgan holati. U o'z ichiga olishi mumkin «kvazitabiiy muhit»ni (madaniylashgan landshaftlar, agrosenozi va boshqa shularga o'xshash obyektlarni); «arttabiiy muhit» (odamlarni sun'iy o'rab turgan – inshootlar, qurilmalar, asfaltlashtirilgan yo'llar tabiiy elementlar bilan birga – tuproq, o'simliklar, havo, yorug'lik va hokazolar); odamni o'rab turgan muhit – «kvazi tabiiy» va «arttabiiy» bilan uyushgan abiotik va sosial omillarni to'plami.

Yashash muhiti – tirik organizmlarni o'rab turgan tabiiy muhitning bir qismi bo'lib, ular doimo o'zaro ta'sirda bo'lishadi. Yashash muhitining elementlari va xossalari ko'p xilli, o'zgaruvchan bo'lib, ba'zi elementlari organizm uchun zarur, boshqalari befarq, yana biri manfiy ta'sir qilishi mumkin (Гуламов М.И., 2005)

12.5. Ekologik nisha

Ekologik nisha ekosistema strukturaviy tuzilishining asosi hisoblanib, ekosistemani biofizikasini o'rganishda muhim rol o'ynaydi.

Ekologik nisha ekologiyaning fundamental tushunchalaridan biri hisoblanadi. Ekologik nishani – ekologiya fani binosining poydevori deyish mumkin. Gapimizning asosi sifatida Э.Пианка ning (1981) fikrlarini keltiramiz: «nisha tushunchasi ekologiyani hamma sohalariga singib ketgan. Agar «ekologik nisha» terminiga bunchalik ko'p turli ta'rif berilmaganida, ekologiyaning nisha haqidagi fan deb ta'riflash mumkin edi».

Ekologik adabiyotlarda «nisha» termini Grinnellning (Grinnell, 1917; 1928) haqiqiy ishlaridan so'ng keng qo'llanila boshlandi. Grinnell nisha termini asosida organizmning uyushmadagi funksional roli va u tutgan mavqeyini tushunadi. Ma'no jihatdan Grinnell nishani, har qancha uning tarqalish birligini ta'kidlab o'tmasa, xulq birligi deb tushunadi(shuning uchun nisha tushunchasi fizik muhitning fazoviy tomonlarini ham qamrab oladi). Agar biz Grinnellning ishlarini diqqat bilan o'rgansak, unda u nishani nafaqat yashash joyi, yoki biotopday, balki xulqiy, morfologik va atrof-muhit sharoitiga fiziologik moslanishlar kompleksiday qarashini ko'rishimiz mumkin (Хлебосолов Е.И., 1999). Keyinchalik Elton (Elton, 1927) hayvon nishasini xuddi uning biologik muhitidagi joyi, uning oziqa va dushmanlariga bo'lgan munosabati yoki xuddi «organizmning uyushmadagi mavqeyi» deb ta'riflaydi. Bu ta'rifdan Elton ko'pincha energetik munosabatlarni hisobga olganligi uchun, uning bunday variantini trofik nisha deb atash mumkin.

Keyinchalik Ю.Одум (1975, 1986) 1959-yilda ekologik nishani xuddi «strukturaviy adaptatsiyasidan, fiziologik jarayonlardan va maxsus xulqdan kelib chiqqan holda organizmning uyushmada va ekosistemadagi o'rni yoki mavqeyi» deb ta'rifladi. Odum «organizmning ekologik nishasi nafaqat uni qaerda yashashiga, balki nima qilishiga ham bog'liqligini» takidlab o'tdi.

Э.Пианка (1981) ekologik nishani organizm birligini adaptasiyalari yoki ma'lum muhitga uni moslanishini xilma-xil yullarini umumiy yig'indisidek tarifladi. Atrof muhit va organizm nishasining bir-biridan farqi shundaki, organizm nishasi organizmni atrof muhitini o'zlashtirishga bo'lgan imkoniyatini va uni amalda o'zlashtirib foydalanishini anglatadi.

Ekologik nisha – keng tushuncha bo'lib, nafaqat organizmning egallab turgan fizik fazosi, balki uning uyushmadagi funksional roli (misol uchun trofik o'rni) va tashqi omillar (harorat, namlik, tuproqni rN va boshqa yashash sharoitlari) gradiyetlariga bo'lgan nisbiy munosabatlarni ham qamrab oladi. Nisha konsepsiyasi turlarni bir-biridan (yoki tur ichida har xil joyda va har xil vaqtda) farqini bir yoki bir necha alomatlar bo'yicha miqdoriy baholashda katta amaliy ahamiyatga ega.

Nishani xarakterlashda hammadan oldin uni ikki o'lchamga - nishalarning kengligiga va bir-birini qoplash darajasiga e'tibor beriladi. Funksiyalari o'xshash va nisha o'lchamlari bir-biriga yaqin bo'lgan uyushmadagi tur guruhlariga gildiyalar deyiladi. Har xil geografik oblastlarda va bir xil nishani egallaydigan turlarga ekologik ekvivalent turlar deyiladi (Одум Ю., 1986, 2 т.).

Ekologik nisha nazariyasi asosan ikki yo'nalishda rivojlanib keldi. Shulardan biri – uyushmadagi turlarning yashash sharoitini o'rganish va ularning nishalarini yozish. Boshqasi – tabiiy uyushmalarning tuzilishidagi hayvonlarning raqobatlik munosabati rolini o'rganish (Хлебосолов Е.И., 1999). Ikkinchi yo'nalish ustuvor yo'nalish bo'lib qoldi va ko'pgina tadqiqotlar shu yo'nalishda olib boriladi. Raqobat, nishalarning kengligi va qoplanish darajasining bog'liqligini o'rganish. Raqobat, asosan, turlar orasida organizmlarning ekologik xilma-xilligining paydo bo'lishida eng asosiy mexanizm, deb qaray boshladilar: MacArthur(1961;1968;1970;1972), MacArthur, Levins (1967), MacArthur, Pianka (1966) (Гуламов М.И., 2012).

12.6. Ekologik omillarning o'zaro ta'sirining matematik tadqiqoti

12.6.1. Asos tushunchalar

Ekologik omillarning o'zaro ta'siriga doir yuqorida aytib o'tilgan muammolarni hal etishda va ekologik omillarni o'zaro ta'siri modelini yaratishda asos bo'lib xizmat qiladigan tushunchalarni qarab chiqamiz. Bunday tushunchalar formal modelning «g'ishtchalari» hisoblanadi. Bunday asos tushunchalar ikki shartni qoniqtirishi lozim: 1) o'rganilayotgan obyektning asosiy xarakteristikalarini akslantirilishi; 2) o'rganilayotgan hodisaning formal tilda yozilishiga imkon berishi. «G'ishtchalar» ham ma'lum materiallardan tayyorlangan. Material sifatida ekologik omil xizmat qiladi. Bundan kelib chiqib biz kiritadigan

asos tushunchalar ekologik omillar tabiatini har xil tomonlarini akslantirilishi lozim (Гуламов М.И., 2012).

Yuqorida bayon qilingan va ekologik omil ta'rifidan kelib chiqqan holda quyidagilarni taklif qilish mumkin:

1. Ekologik omil – ma'lum bir qonuniyat ($f(A)$) bo'yicha o'zgaruvchan kuch bo'lib, atrof-muhitning sharti yoki elementi (A) sifatida namoyon bo'ladi. U tirik organizmga bevosita yoki bilvosita ta'sir qilish qobiliyatiga ega:

$$f(A_i), \text{ bunda } A_i = \{a_i^1, a_i^2, \dots, a_i^n\}, i = 1, 2, \dots$$

2. Ekologik omillar bir-biriga bog'liq emas:

$$f(A_i) \cap f(A_j) \neq \emptyset$$

3. Populyatsiya – bir turga mansub uzoq evolutsion davr davomida ma'lum bir arealni, genetik sistemani tashkil qilgan va o'z ekologik nishasiga ega bo'lgan, o'z-o'zini yaratadigan minimal individlar guruhi hisoblanadi.

4. Yashovchanlik – organizm yoki populyatsiyaning muhit ekologik omillarining ta'siriga qarshi javob berish qobiliyatidir. Bu foiz nisbatida organizmning yashab qolishi yoki populyatsiyaning yashab qolgan individlarining qismini bildiradi.

5. Yashovchanlik funksiyasi – ekologik omil (A_i) ta'sirini xarakterlovchi yashovchanlikning miqdoriy belgilanishi ($\alpha(A_i, t)$):

$$\forall i \alpha(A_i, t) : R \rightarrow [0, 1], i = 1, 2, \dots$$

6. Optimallik intervali – ekologik omil gradiyetidagi organizm yoki populyatsiya individining yashovchanligi 100% ni tashkil qiladi:

$$[a_l, a_{l+k}] \in A_i, \text{ bunda } \alpha(A_i, t) = 1.$$

7. Ekologik omillarning o'zaro ta'sirini muvofiq tarzda yashovchanlik funksiyalarining o'zaro ta'siri sifatida tasavvur qilishimiz mumkin:

$$\alpha(A_1, t) \cap \alpha(A_2, t) \cap \dots \cap \alpha(A_n, t) \neq \emptyset.$$

8. Muhit – ekologik omillarning o'zaro ta'sirining shakllanuvchi va aniqlovchi holati $\vec{\alpha}(A, t)$.

9. Muhit ekologik omillari organizmga yoki populyatsiya individiga bir vaqtda va birgalikda ta'sir qiladi:

$$N(t+1) = \vec{\alpha}(\vec{A}, t) \cdot N(t),$$

$$\vec{\alpha}(\vec{A}, t) = \alpha(A_1, A_2, \dots, A_n, t),$$

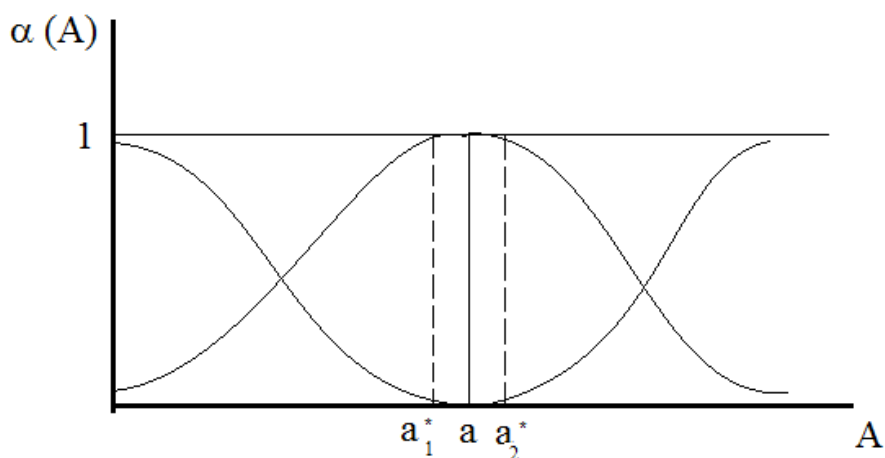
$$0 < \vec{\alpha}(\vec{A}, t) \leq 1.$$

12.6.2. Populyatsiya individlarning yashovchanlik mexanizmlarining sifat tadqiqoti

Tabiiy sharoitda populyatsiya sonining dinamikasi tabiatini aniqlovchi omillar o'zining ta'sir qilish xarakteriga ko'ra quyidagi gipotezalarni yuritishga asos bo'la oladi (Гуламов М.И., 1994; 2012):

1. Populyatsiya zichligiga bog'liq bo'lmagan tashqi omillar o'zining optimal qiymatlari yoki intervallari bilan xarakterlanadi, bunda populyatsiya individlarining yashovchanligi maksimal bo'ladi. Bunday omillarga harorat, namlik, radiatsiya, oziqaning mavjudlik davri va hokazolar kiradi.

Yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyasining ($\alpha(A)$) sifat tabiati bu sinf omillari uchun quyidagi ko'rinishga ega (12.2-rasm).



12.2-rasm. Ekologik omil (A) ning organizm (populyatsiya, uyushma) yashovchanligiga ta'sirining mumkin bo'lgan sifat ko'rinishlari.

Bunday ko'rinishdagi funksiyalar uchun miqdoriy bog'liqliklarni quyidagicha yozish mumkin:

$$\alpha(A) = \begin{cases} \exp(-\gamma(a_1^* - a(t))), & a(t) < a_1^* \text{ uapmda} \\ 1, & a_1^* \leq a(t) \leq a_2^* \text{ uapmda} \\ \exp(-\gamma(a(t) - a_2^*)), & a(t) > a_2^* \text{ uapmda} \end{cases} \quad (12.6.1)$$

yoki

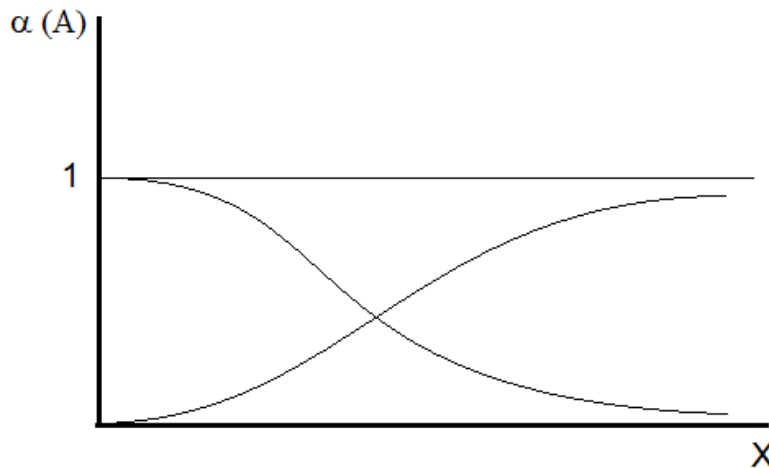
$$\alpha(A) = \begin{cases} 1 - \exp(-\gamma(a_1^* - a(t))), & a(t) < a_1^* \text{ uapmda} \\ 0, & a_1^* \leq a(t) \leq a_2^* \text{ uapmda} \\ 1 - \exp(-\gamma(a(t) - a_2^*)), & a(t) > a_2^* \text{ uapmda} \end{cases} \quad (12.6.2)$$

optimal miqdor holatida $a_1^* = a_2^* = a^*$. Bunda A - zichlikka bog'liq bo'lmagan ekologik omil, $a_1^*, a_2^* \in A$ - optimal intervallarning hududiy

qiymatlari, $\alpha(A)$ - A omil bo'yicha yashovchanlik koeffitsiyentini t vaqt momentidagi qiymati, $\gamma > 0$ - eksponenta egriligini xarakterlovchi parametr.

2. Populyatsiya zichligiga bog'liq bo'lgan omillar: populyatsiya zichligi, biomassasi, o'zaro ta'sir formalari, kasallik, joy, tuxumlar soni (yoki avlodlar soni) va hokazolar.

Yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyasini ($\alpha(A)$) sifat tabiati bu sinf omillari uchun quyidagi ko'rinishga ega (12.3-rasm).



12.3-rasm. Ekologik omil (X) ning organizm (populyatsiya, uyushma) yashovchanligiga ta'sirining mumkin bo'lgan sifat ko'rinishlari.

Bunday ko'rinishdagi funksiyalar uchun miqdoriy bog'liqliklarni quyidagicha yozish mumkin:

$$\begin{aligned}\alpha(x(t)) &= \exp(-\theta(x(t-1)/x(t))), \\ \alpha(X(t), Y(t)) &= \exp(-\eta(y(t)/x(t))), \\ \alpha(X(t)) &= 1 - \exp(-\theta(x(t-1)/x(t))), \\ \alpha(X(t), Y(t)) &= 1 - \exp(-\eta(y(t)/x(t))),\end{aligned}\tag{12.6.3}$$

bunda $x(t-1)$ va $x(t)$ - xo'jayin yoki o'lja populyatsiyasining $t-1$ va t vaqtning muvofiq momentlaridagi zichligi, θ va η parametrlar, $y(t)$ - parazit (yirtqich) populyatsiyasining t vaqt momentidagi zichligi.

Bundan tashqari taxmin qilinadiki, vaqtni har qanday momentidagi populyatsiya individlarining yashovchanligi ekologik omillarning (zichligiga bog'liq va bog'liqmas) kompleks ta'siri bilan aniqlanadi:

$$\begin{aligned}\alpha(\overrightarrow{A(t)}) &= \alpha(A_1(t), A_2(t), \dots, A_n(t)), \\ \alpha(A_n(t)) &: \forall n \ 0 < \alpha(A_n(t)) \leq 1, \\ x(t+1) &= \alpha(\overrightarrow{A(t)}) \cdot x(t),\end{aligned}\tag{12.6.4}$$

Bunda $(A_1(t), A_2(t), \dots, A_n(t))$ - zichlikka bog'liq va bog'liqmas omillar to'plami, $\alpha(\overrightarrow{A(t)})$ - natijaviy yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyasi, muhit omillarining kompleks ta'sirini xarakterlaydi.

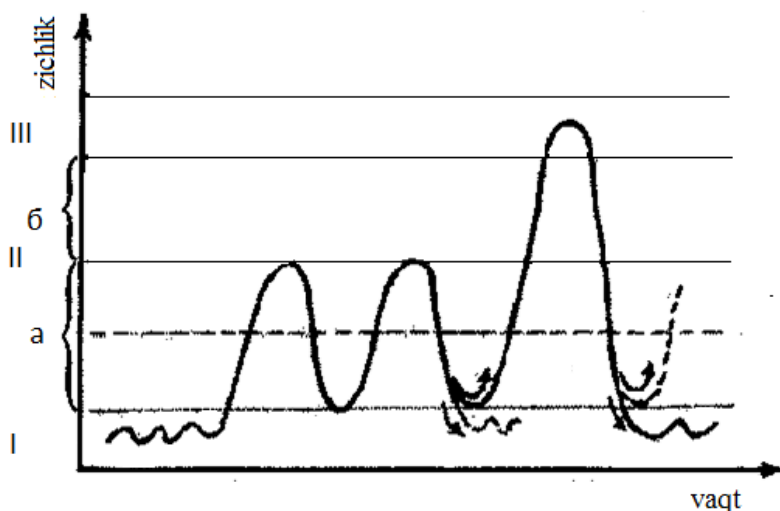
Endi yuqorida keltirilgan gipotezalarga asoslanib populyatsiya soni dinamikasining mumkin bo'lgan har xil sathlarini fikran eksperiment o'tkazish yordamida tahlil qilamiz.

Birinchi va ikkinchi guruh omillarining har xil qo'shilmasiga bog'liq ravishda turli xil tur populyatsiyalarining soni har xil o'zgarishi mumkin. Har qanday populyatsiya sonining har xil bo'lishidan qat'iy nazar o'ziga xos quyi va yuqori chegarasi mavjud (Одум Ю., 1975).

Populyatsiya sonlarining sathlari spektri haddan tashqari xilma-xilligi ularni analiz qilishni qiyinlashtirishi sababli biz ularni shartli ravishda shunday sathlarga bo'lamizki, ularning analizi populyatsiya sonining dinamikasini to'la akslantirishi mumkin bo'lsin. Bunday fikrdan kelib chiqib populyatsiya sonlari spektrini uch sathga bo'lamiz:

- 1) quyi mumkin bo'lgan sath;
- 2) o'rta sath;
- 3) yuqori mumkin bo'lgan sathga.

Yuqorida bayon qilingan gipotezalar asosida populyatsiya sonlari dinamikasining nazariy grafikaviy modelini quyidagicha tasavvur qilish mumkin (12.4-rasm).



12.4-rasm. Populyatsiya dinamikasining grafikaviy gipotetik modeli.

Quyi mumkin bo'lgan sath (12.4-rasmda I diapazon) zichlikka bog'liqmas ($A(t) \rightarrow \min$) yoki bog'liq ($X(t) \rightarrow \min$) bo'lgan omillar guruhidan birining rolining dominantligi orqali aniqlanadi. Bu sathda tur adaptatsiyalanadi va ba'zi bir xossalarga ega bo'ladiki, bu esa, o'z navbatida, individlarning noqulay sharoitda yashovchanligini oshiradi. E.Piankaning (1981) fikriga ko'ra bunday sharoitda populyatsiya sust

raqobatni his qiladi va asosan r - tanlashga moyil bo'ladi. O'xshash ekologik sharoitda quyi mumkin bo'lgan sath o'rta sathga o'tish uchun potensial asos bo'lib xizmat qiladi.

O'rtacha sathda (12.4-rasmda II diapazon) populyatsiya sonlarining o'zgarishida to'yinish sathidan past bo'lib (12.4-rasmda II a diapazon) zichlikka bog'liqmas va bog'liq omillar guruhlari orqali aniqlanadi. Bu zichlik sathi har ikkala guruh omillari bo'yicha yashovchanlik koeffitsiyentlarining o'rtacha bir xilligi bilan xarakterlanadi ($\alpha(A) \approx \alpha(X)$). Omillarning bunday kombinatsiyasiga И.А.Шилов ning (1985) ekologik optimum sharti javob beradi – «bu ekologik omillarning eng yaxshi kombinatsiyasi bo'lib, deyarli har bir omil o'zining fiziologik optimum qiymatining to'g'ri kelish momenti hisoblanadi». Har ikkala guruh omillarining bunday kombinatsiyasi populyatsiya soni sathini turg'un holatga keltiradi, ya'ni shu sath chegarasida uncha katta bo'lmagan sonlarning tebranishi yuz beradi. Bundantashqari kam vaqt muddatida shartli statsionar holat o'rnatilishi mumkin, ya'ni $x(t) = x(t-1) = x^*$ bajarilsa. Bunday statsionar holat zichlikka bog'liq statsionar omilni tug'dirishi mumkinki, uning qiymati $\alpha(x^*) = \exp(-\theta)$ (2 gipotezaga qaralsin) bilan xarakterlanadi. Statsionar zichlikka bog'liq omil vaqtni keyingi momentida $(t+1)$ qaralayotgan sathda turg'unlikning buzilishiga sabab bo'lishi mumkin, bu esa, o'z navbatida, sonlarning tebranishiga olib keladi. $\alpha(A(t))$ qiymatining o'zini o'rtacha qiymatidan ($\alpha_{cp}(A(t))$) og'ishi sonlarning ko'payishiga yoki kamayishiga olib keladi. Populyatsiya sonining kamayishi uni yana quyi mumkin bo'lgan sathga tushirishi, ko'payishi esa – to'yinish zonasiga (12.4-rasmda II b diapazon) ko'tarishi mumkin, bu diapazon populyatsiya sonining yuqori mumkin bo'lgan sathga (12.4-rasmda III diapazon) ko'tarilishiga yaxshi turtki bo'la oladi. To'yinish zonasida $\alpha(A(t))$ o'zining fiziologik optimum qiymatiga yaqin bo'lsa, tur o'zining maksimal ko'payish ehtimolini namoyon qilishi mumkin va natijada sonlar fluktuatsiyasi yuz beradi (Гуламов М.И., 1994).

Agar populyatsiya soni to'yinish zonasida bo'lib, $\alpha(A(t)) \rightarrow \max$ ga erishsa, unda yuqori mumkin bo'lgan sathga ko'tariladi. Bunday holatda sonlar fluktuatsiyasi yuz beradi. Bu esa «sahnaga» zichlikka bog'liq omillar tasirining kuchayishiga olib keladi ($\alpha(X(t)) \rightarrow \min$) va, o'z navbatida, populyatsiya sonining sathi pasaya boradi.

O'tkazilgan fikran eksperimentning natijalari asosida quyidagi xulosalarga kelish mumkin:

atrof-muhit omillarining tegishli yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyalarining o'zaro ta'siridan hosil bo'lgan giperhajmdir.

Faraz qilamiz, bizga ba'zi bir atrof-muhit omillarining t vaqt momentidagi qiymatlari $A^1(t), A^2(t), \dots, A^n(t)$ uchun tegishli yashovchanlik ko'effitsiyenti funksiyalari - $\alpha_1(A^1(t)), \alpha_2(A^2(t)), \dots, \alpha_n(A^n(t))$ (monoton egriliklar) berilgan va $\forall i \ 0 < \alpha_i(A^i(t)) \leq 1, \ i = \overline{1, n}$ shart bajarilsin. Shartlashganimizdek, omillar bir-biriga bog'liqmas (12.6.1 ning 2 asosiy tushunchasi). Bunda muhit omillarining o'zaro ta'siri deganda quyidagi silindrik yuzalarning kesishmasi tushuniladi:

$$\begin{aligned} H_1 &= \{\alpha_1(A^1, t) \mid A^1, A^2, \dots, A^n\}, \\ H_2 &= \{\alpha_2(A^2, t) \mid A^1, A^2, \dots, A^n\}, \\ &\dots\dots\dots \\ H_n &= \{\alpha_n(A^n, t) \mid A^1, A^2, \dots, A^n\}, \end{aligned} \tag{12.7.1}$$

bunda $A^i \in R$, $i = \overline{1, n}$, atrof-muhit omillarining birgalikdagi ta'siri deganda $H = \bigcap_n H_i$ yashovchanlik giperhajmi tushuniladi. Bunday giperhajm t vaqt momentidagi yashovchanlikning minimal giperhajmi hisoblanadi (Gulamov, Logofet, 1997). Bunday yashovchanlik minimal giperhajm (H) yuzasining har bir nuqtasi quyidagicha aniqlanadi:

$$\alpha(A^1, A^2, \dots, A^n, t) = \min\{\alpha_1(A^1, t), \alpha_2(A^2, t), \dots, \alpha_n(A^n, t)\}. \quad (12.7.2)$$

Bundan kelib chiqadiki, bunday giperhajmning yuzasining har bir nuqtasi shu vaqt momentidagi yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyasining minimal qiymati bilan aniqlanar ekan, ya'ni Libix prinsipi bo'yicha amalga oshadi. Fazoviy koordinatlarni hisobga olganda biosferaning ma'lum bir uchastkasidagi populyatsiya individlarining yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyasini quyidagicha yozish mumkin:

$$\alpha(A_{x,v}, t) = \min\{\alpha_1(A_{x,v}^1, t), \alpha_2(A_{x,v}^2, t), \dots, \alpha_n(A_{x,v}^n, t)\}, \quad (12.7.3)$$

x, y - joy koordinatalari, $A_{x,y}(t) = \{(A_{x,y}^1, t), \dots, (A_{x,y}^n, t)\}$, $\alpha_i(A_{x,y}^i, t)$ - i -chi omil bo'yicha yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyasining qiymati (x, y) koordinatali joyda.

Ekologik omillar o'zaro ta'sirining yana bir muhim tomoni – omillar o'zaro ta'sirining xarakterini hisobga olinishidir. Tingey va Reynart (Tingey, Reinert, 1975), Shin va boshqalar (Shin and al., 1976), Xou va boshqalar (Hou and al., 1977), va Raneklz (Ранеклз В.С., 1988) ishlarining tahlili shuni ko'rsatdiki, omillarning o'zaro ta'siri tabiatda uch xil ko'rinishda bo'lishi mumkin. Omillarning birgalikdagi ta'siri antagonistik, additivlik yoki sinergetik effektlarga olib kelishi mumkin:

1. **Additivlik** – aralashmaning ta'sirining effekti (ya'ni, alohida moddalarning yig'indisi) moddalarning alohidalikdagi ta'sir effektidan farq qiladi;
2. **Sinergizm** – bir necha moddalar aralashmasining ta'sir qilish effekti har bir moddaning alohidalikdagi ta'sirlarining yig'indisi effektidan yuqori;
3. **Antogonizm** – aralashma ta'sirining effekti har bir moddaning alohidalikdagi ta'sirlar yig'indisining effektidan past.

Ekologik omillar ta'sirining bunday xarakteristikalarini hisobga olishda biz to'plamdagi omillarning sonini (n), ya'ni additivlikda $\alpha_i(A^i, t)$, sinergizmda $\alpha_i(A^i, t, n)$ va antogonizmda $\alpha_i(A^i, t, n)$ hisobga olishimiz zarur. Omillarning birgalikdagi o'zaro ta'siri effektlarini yuqoridagi ta'sir qilish tabiati ta'rifidan kelib chiqqan holda yozish mumkin:

$$\alpha(A_{aum}, t, n) < \alpha(A_{ao}, t) < \alpha(A_{cun}, t, n) \quad (12.7.4)$$

Yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyasi hisoblanayotganda ekologik omillarning soni funksiya ifodasidagi eksponentani tarkibiga kiradi (12.6.1, 12.6.2 va 12.6.3 formulalar) va quyidagi ko'rinishga ega bo'ladi:

- 1) additivlikda - $\exp(-\gamma \Delta a_i(t))$;
- 2) sinergizmda - $\exp(-\gamma \Delta a_i(t) \cdot n)$;
- 3) antogonizmda - $\exp(-\gamma \Delta a_i(t) / n)$,

bunda $\Delta a_i(t)$ – i –chi ekologik omilning t moment vaqtidagi qiymatni interval chegarasidagi qiymati bilan farqi yoki boshqa hollardagi nisbatini anglatadi.

12.8. Ekologik nishaning formal tilda bayoni

Xatchinsonning (Hutchinson, 1959; 1978; 1991) ekologik nishaga bergan ta'rifi eng ko'p mutaxassislarni o'ziga jalb qildi. To'plam nazariyasidan foydalanib muammoni formallashtirdi va nishani xuddi yashash va o'zini qayta tiklash uchun mumkin bo'lgan sharoitlarining to'plami yig'indisidek ta'rifladi.

Organizm birligining yashash va o'zini qayta tiklash uchun mumkin bo'lgan hamma optimal sharoitlarning to'plamini Xatchinson fundamental nisha deb atadi. Xatchinson fundamental nishaga ko'p o'lchamli fazodagi oblast yoki giperhajmdek qaraydi, bunda shart-

sharoitlar populyatsiyaning uzoq muddatli mavjudligini ta'minlaydi. Demak, *fundamental nisha – gipotetik abstrakt nisha bo'lib*, populyatsiya individlari uchun muhit optimal va ular o'z «dushmanlari» bilan to'qnashmaydi. Masalan, konkurentlar va yirtqichlar. Bunga qarama-qarshi, fundamental nishadan hamma vaqt kichik yoki teng bo'lgan *organizmning yashash sharoitlarini haqiqiy diapazonlari to'plamini xarakterlaydigan nishaga amaldagi nisha deyiladi*.

Ko'p organizmlarning amaldagi nishasi fizik va biologik muhit o'zgarishi bilan bog'liq holda vaqt va fazoda o'zgaradi. Nishaning vaqtinchalik o'zgarishini ikki darajada ko'rish mumkin: 1) kichik vaqt o'zgarish darajasida (ekologik vaqt masshtabida), odatda bir individ hayoti davomida yoki ko'pi bilan bir necha avlod davomida; 2) uzoq muddatli vaqt o'zgarishlar darajasida evolyutsion vaqt masshtabida yuz berishlar va ko'p avlodlarga tegishli bo'lishi mumkin. Shunday qilib, doimo o'zgaruvchan amaldagi nisha fundamental nishaning to'plam ostisi bo'lib, ko'p o'lchamli fazo tilida, - tebranib turuvchi giperhajm, ya'ni fundamental nishaga muvofiq giperhajm bilan chegaralangan (Пианка Э., 1981).

Muhitni aniqlovchisi, ko'p o'lchamli fazoning o'lchamlari bo'lib muhit omillarini gradiyentlari hisoblanadi. Agar muhit n omil bilan aniqlansa, unda ekologik nishani muvofiq n - o'lchamli fazo terminida yozish mumkin.

Misol uchun, omillarning o'zaro bog'liqmaslik shartida ekologik nishani quyidagicha tassavur qilish mumkin. Faraz qilamiz, ekologik fazoni (E_n) har bir omili x_j uchun populyatsiyaning tolerantlik intervali $[x_{j1}, x_{j2}]$ mavjudki, bunda o'zini yaxshi his qilish funksiyasi $f_j(x_j)$ x_j omil bo'yicha interval ichida birga teng, tashqarida nolga teng bo'ladi. Muvofiq koordinatalari tolerantlik intervalida bo'lgan n -o'lchovli fazoni $(x_1, x_2, \dots, x_n)$ nuqtalar to'plami quyidagi shartlarni qanoatlantiradigan

$$\begin{array}{l} x_{11} \leq x_1 \leq x_{12} \\ x_{21} \leq x_2 \leq x_{22} \\ \text{-----} \\ x_{j1} \leq x_j \leq x_{j2} \\ \text{-----} \\ x_{n1} \leq x_n \leq x_{n2} \end{array} \quad (12.8.1)$$

n - o'lchamli parallelepipedni tashkil qiladi

$$[x_{11}, x_{12}] \times [x_{21}, x_{22}] \times \dots \times [x_{n1}, x_{n2}] \quad (12.8.2)$$

tomonlari koordinata o'qlariga $X_1, X_2, \dots, X_n$ parallel bo'lgan n - o'lchovli fazo hisoblanadi. Misol uchun, $n=3$ bo'lganda bu oddiy uch o'lchovli parallelepipeddir:

$$[x_{11}, x_{12}] \times [x_{21}, x_{22}] \times [x_{31}, x_{32}].$$

Albatta, omillarning o'zaro bog'liqmaslik shartida ekologik nishaga muvofiq n - o'lchovli oblast murakkab konfiguratsiyaga ega bo'lishi mumkin.

Xatchinsonning ekologik nisha ta'rifi ekologik nazariyani rivojlantirishda revolyutsion ta'sir qildi. Bu, birinchidan, Xatchinson nishasining formal tilda yozilishi va u bilan matematik hisob-kitoblarning bajarilishi mumkinligi bilan bog'liq. Ikkinchidan, nishani u organizm xossalaridan va uyushmadagi o'zaro munosabatlardan kelib chiqqan holda yozilishi. Bundan tashqari Xatchinson organizmlarning yoki uyushmaning evolyutsion o'zgarish jarayonida turning egallab turgan avvalgi nishasining o'zgarishi va boshqa ixtisoslashgan turlar orasida bo'lib olinishi mumkinligini ta'kidlab o'tgan edi (Hutchinson, 1978; Николайкин Н.И. и др., 2003). Uchinchidan, ekologik nisha konsepsiyasining rivojlanishida Xatchinson tomonidan ishlab chiqilgan fundamental nisha tushunchasi muhim ahamiyatga ega. Fundamental nishani ba'zida raqobat oldi yoki potensial nisha deb aytishadi, amaldagi nishani – raqobatdan keyin yoki real nisha deyishadi. Bunday yondashish hayot muhiti resurslarini taqsimlashda raqobat rolining o'rganishga ko'proq ahamiyat berilishi bilan bog'liq yo'nalishga asos soldi. Bunday yo'nalishga misol qilib MacArthur (1961; 1968; 1970; 1972), MacArthur, Levins (1967), MacArthur, Pianka (1966), MacArthur, Wilson (1967) ishlarini keltirish mumkin (Гуламов М.И., 2012).

Ekologik nishaga Grinnell, Elton, Odum, Pianka va Xatchinsonlarning bergan ta'riflarining diqqat bilan qilingan tahlili shuni ko'rsatadiki, ular mazmun jihatdan bir xil. Ulardagi farq har xil tushunchalarning ishlatilishi, bundan tashqari bu ta'riflar ekologiyadagi bunday yondashishlarning har xil taraqqiyot etaplarini akslantirishidadir.

Hozirgi zamon ekologik nisha konsepsiyasi Xatchinson tomonidan ko'p o'lchovli nisha modelini ishlab chiqqaniga asoslanishga qaramasdan, ekologik nisha ko'pincha bir yoki bir necha asosiy nisha o'lchamlariga (yoki o'lchash mumkin bo'lgan parametrlarga) asoslanib, resurslardan foydalanish spektriga tenglashtirilgan holda o'rganiladi. Bunga sabab nishaning n - o'lchovli giperhajm modeli juda ham abstrakt ko'rinishga ega bo'lganligidir. Bunday modelni ko'pchilik parametrlari

oshkormas ko'rinishga ega (sifat tabiatli hisoblanadi), misol uchun o'zini yaxshi his qilish funksiyasining aniq ko'rinishi berilmagan. Qachonki ekologik omillar soni uchtdan ko'p bo'lganda (9.4.11), ifoda o'zining ayonligini yo'qotadi va hokazolar. Shuning uchun ham odatda bir necha muhim bo'lgan o'lchovlar ajratib olinadi, ular bo'yicha resurs taqsimlanishi va turlarning nishalar bo'yicha joylanishi yuz beradi – oziqa, fazo va vaqt.

Yuqorida bayon qilinganlardan kelib chiqib, ekologik nisha tushunchasi sifat ahamiyatiga ega, shuning uchun amaliy masalalarni yechishda ancha noqulaylikni tug'dirishi mumkin. Shunga qaramasdan, B.B.Яхонтов (1969), Э.Пианка (1981), Ю.Одум (1986), П.Джиллер (1988) ishlarida bir necha aniq ekologik masalalarni yechishda ekologik nisha konsepsiyasi qo'llangaligiga doir misollar keltirilgan. Bu misollar, asosan, yashash joyining o'lchamlariga, populyatsiyaning o'sish tezligiga, moslanishga, r va K – tanlash bo'yicha rivojlanishiga, vaqtni taqsimlanishiga, morfologik xususiyatlariga (misol uchun, qush tumshug'ining qalinligi va uzunligi) va hokazolarga asoslangan. Ammo bunday misollar sifat xarakteriga ega, ya'ni bunday misollarda miqdoriy baholash yo'q, bunda ekologik nishalarni bir-biriga taqqoslash usulidan foydalanish mumkin bo'ladi.

Albatta, bunday masalalarni hozirgi zamonda, informatsion texnologiyalar rivojlangan bir paytida, miqdoriy yechimni olishga imkoniyat bor. Misol tariqasida quyidagi ishlarni qarab chiqish mumkin (Гуламов М.И., Терехин А.Т., 2004):

Peterson (Peterson A.T., 2001) ekologik nishalarni modellashtirish yordamida biologik xilma-xillikni o'rganish maqsadida har xil turlarning geografik tarqalishini prognozlashtirish masalalarini qarab chiqadi. Tadqiqot, asosan, intellekt GARP va GIS algoritmlaridan foydalanib, har xil turlarning ekologik nishalarini geografiyaga bog'lagan holda turlari xilma-xilligini aytib berishga aslangan.

Sibli va Xon (Sibly, Hone, 2002) atrof-muhit omillarining kompleks ta'siri va populyatsiyaning o'sish tezligidan foydalanib, ekologik nishaning shakllanishini qarab chiqadilar. Ushbu ishda mualliflar reallikka ancha yaqin xulosalarni qilishadi, ya'ni ekologik nisha – atrof-muhit omillarini kompleks ta'siri va populyatsiya o'sish tezligining o'zaro ta'siri natijasi ekanligini ta'kidlashadi. Mualliflar omillarni «kompleks ta'sirini» o'zlarining ishlarida aniq yoritib bermaydilar.

Anderson va boshqalar (Anderson at al., 2002) o'zlarining ishlarida Janubiy Amerika dala sichqonlarining (Heterde australs and H.anomals) geografik tarqalishini GISga asoslangan holda ekologik nishalarni modellashtirish metodi orqali o'rganganlar. Bu modellashtirish asosida qaralayotgan turga nisbatan optimal omillar kompleksining jadvali tuziladi va maxsus metod orqali geografik joylarning berilganlari bilan taqozi tahlil qilish g'oyasi yotadi. Bu usul real voqealikni akslantirmasa ham, ilmiy gipotezalarining dala va laboratoriya tadqiqotlarda tekshirishni yaxshi asosi hisoblanadi.

Xirzel va boshqalar (Hirzel at al., 2002) o'zlarining ishida ekologik nishani faktorial tahlilidek qarash g'oyasini qarab chiqadilar. Xatchinson konsepsiyasiga asoslanib, ko'p o'lchamli ekologik omillar fazosida ekologik nishani quradilar. Birinchidan, bunday yondashish har xil turlarning to'planish ehtimolligini maksimizatsiyalanishini, ya'ni qaralayotgan hududlardagi har xil turlarning yashash joylarini optimal va o'rtacha darajada quyuglanishlari orasidagi masofani aniqlaydi. Bu esa, o'z navbatida, yashash joyining xaritasini tuzishning imkoniyatini beradi.

Lim va boshqalar (Lim at al., 2002) Gayana sutemizuvchilari uchun turg'un ekologik nisha modelining algoritmini yaratdilar. Bu model Gayana kengliklari va o'rmonlarida xilma-xillikning taqsimlanishining real ekologik masalalarini yechishda qo'llaniladi. Bu ishda qoidalar to'plamini oldindan ayta bilish genetik algoritmi (GARP) dan foydalaniladi.

Peterson va boshqalar (Peterson at al., 2002) ham o'z ishlarida GARPdan foydalangan holda Meksikada 25 tur qushlarning geografik tarqalishining ekologik nisha modelini yaratganlar.

Yuqorida keltirilgan ekologik nisha modellariga oid hozirgi zamon ishlari amaliy xarakterga ega bo'lib Yaxontov, Odum, Pianki va Djiller ishlaridan hozirgi zamon kompyuterlarining imkoniyatidan foydalangan holda o'zining ko'p omillarni qamrab olishi bilan farq qiladi. Bayon qilingan hozirgi zamon ekologik nisha modellari, asosan, Xatchinson ko'p o'lchovli nishasiga asoslangan. Bunday ekologik nisha modellarini (GIS, GARP) ishlash prinsipi jadvali taqqoslashga asoslangan, ya'ni tur (organizm, populyatsiya) bo'yicha berilganlar jadvali, geografik berilganlar jadvali bilan taqqoslanadi. Ana shunday taqqoslash natijalariga asosan tarqalish, bioxilma-xillik va hokazolar bo'yicha tegishli xulosalar qilinadi.

Ekologik nishalarni modellashtrish bo'yicha bayon qilingan ishlarning hammasi Xatchinsonning ko'p o'lchamli ekologik nishasiga asoslangan bo'lib hech qanday ilmiy nazariy yangilikni akslantirmaydi.

Е.И.Хлебосолов ning (1999) ishi yuqorida keltirilgan ishlardan oldin chop qilinganiga qaramasdan, uning xulosalari hozirgi kunga qadar o'z dolzarbligini yo'qotgani yo'q. Har tomonlama kuzatishda berilganlar va nazariy umumlashtirishlarga qaramasdan, ekologik nisha tushunchasi ma'nosi hali to'laligicha aniqlanmagan. Xatchinsonning ko'p o'lchovli nisha nazariyasiga asoslangan hozirgi zamon modellari bir yoki bir necha zaruriy ko'rsatgichlarga asoslanib, nisha enini va bir-birini qoplash darajasini o'lchash yordamida turlarning uyushmadagi o'zaro xarakterini aniqlashdagi urinishlar hisoblanadi. Shu vaqtning o'zida nishaning o'z xossalari va parametrlarini o'rganishga kam ahamiyat berilyapti. Shuning uchun bu masalaga hozirgi zamonda yondashishda ko'p cheklanishlar mavjudki, ular nisha nazariyasining keyingi taraqqiyoti va ekosistema mexanizmlarining shakllanish va bir butun namoyon bo'lishligini tushunishga xalaqit berib kelayapti. Bu uyushma ekologiyasi sohasida tadqiqotlar holatini pessimistik baholashda turtki bo'lib xizmat qiladi va biologlarning nisha bilan bog'liq muammolarni o'rganishda alternativ yondashishlarini axtarishga sabab bo'lishi mumkin.

12.9. Xatchinson ta'rifining umumlashtirilgan holati

Xatchinson ekologik nishani muhit omillari fazosidagi to'plamdek ta'riflaydi. O'z navbatida, fazoda to'plamni aniqlash usullaridan biri xarakteristik yoki indikatorli funksiyalardan foydalanish hisoblanadi (Математический энциклопедический словарь, 1988). To'plam indikator – shunday funksiyaki, to'plam nuqtalarida birga teng va to'plamga tegishli bo'lmagan nuqtalarda nolga teng bo'ladi. Haqiqatda bunday bir o'lchamli indikatorlardan yuqorida eslatilgan o'zini yaxshi his qilish binar (ya'ni faqat ikki qiymat qabul qiluvchi) $h_j(X_j)$ X_j omil bo'yicha funksiyasi hisoblanadi. Bunday holat 12.5-rasmda tasvirlangan (Гуламов М.И., Терехин А.Т., 2004).

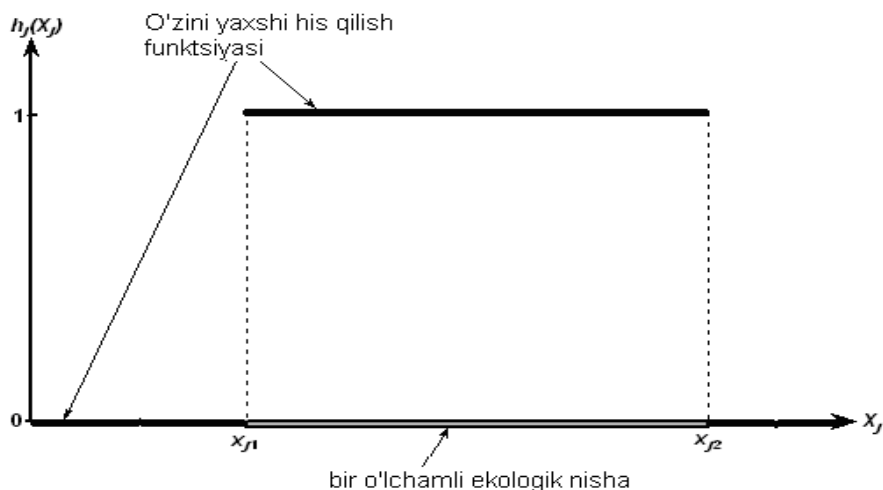
Agar muhit ikki omil (X_j va X_k) orqali ifodalansa, unda o'zini yaxshi his qilish indikator funksiyasi ikki o'zgaruvchiga bog'liq funksiya $h_{jk}(X_j, X_k)$ bo'ladi. 12.6-rasmda ikki o'lchovli indikator funksiyasiga misol keltirilgan bo'lib, X_j va X_k omillar o'zlarining bir

o'lchamli nishalari hududida o'zaro ta'sir qilishmaslik holati akslantirilgan, ya'ni x_j omil bo'yicha bir o'lchamli nisha x_k omil qiymatiga bog'liq bo'lmaydi, uning qiymati shu omil bo'yicha berilgan nisha chegarasidan chiqmasa, x_k bo'yicha berilgan nisha ularning nishaviy hududlarida x_j qiymatlariga bog'liq bo'lmaydi. Bu holatda ikki o'lchamli indikator funksiyasi (nishaning o'zi ham) o'zaro bog'liq bo'lmagan omillar x_j va x_k bilan berilgan bir o'lchamli indikator funksiyalar orqali tiklanishi mumkin, yo ularning ko'paytmasi orqali, yo ularning minimumini tanlash orqali, ya'ni:

$$h_{jk}(X_j, X_k) = h_j(X_j) \times h_k(X_k) \quad (12.9.1)$$

yoki

$$h_{jk}(X_j, X_k) = \min\{h_j(X_j), h_k(X_k)\}, \quad (12.9.2)$$

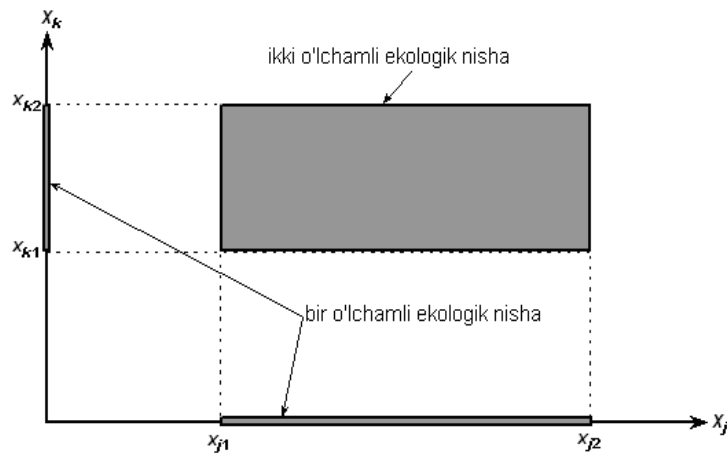


12.5-rasm. Xatchinsonning bir o'lchamli ekologik nishasiga $[x_{j1}, x_{j2}]$ misol, o'zini yaxshi his qilish binar funksiyasi $h_j(X_j)$ orqali berilishi.

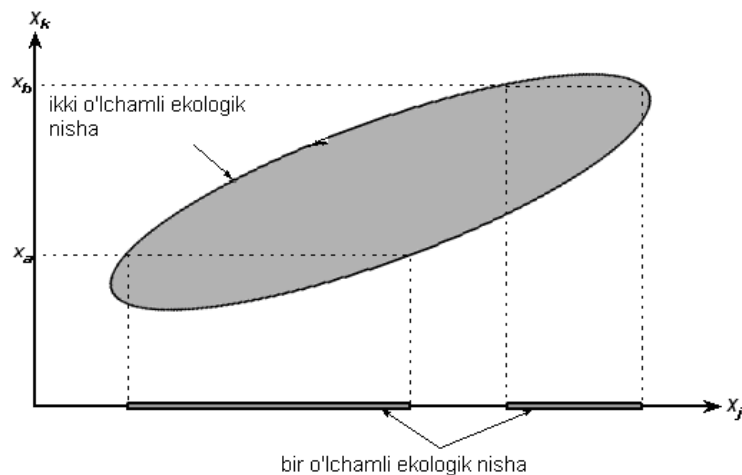
har ikkala holda ham natija bir xil bo'ladi (12.6-rasm). Ammo biz berilgan holatda omillarning o'zaro ta'siri butunlay yo'q, deb aytolmaymiz. Agar berilgan omillarning birining qiymati o'zining nishasi hududidan tashqari chiqsa, unda boshqa omil bo'yicha berilgan bir o'lchamli nisha bo'sh to'plam bo'lib qoladi.

Murakkab holatlarda x_j omil bo'yicha bir o'lchamli nisha x_k omil qiymatlariga bog'liq bo'lishi mumkin, x_k omil bo'yicha bir o'lchamli nisha x_j ni qiymatlariga bog'liqdir. 12.7-rasmda x_j omil bo'yicha bir o'lchamli nishalar, x_k omilga muvofiq ikkita har xil x_{ka} va x_{kb} qiymatlari hatto kesishmaydigan holat tasvirlangan. Bunday holatda ikki

o'lchamli nishani aniqlashda x_k omilning hamma qiymatlari uchun x_j omil bo'yicha bir o'lchamli nishani yoki x_j omilning hamma qiymatlari uchun x_k omil bo'yicha bir o'lchamli nishani bilish kerak.



12.6-rasm. Xatchinsonning ikki o'lchamli ekologik nishasining o'zini yaxshi his qilish binar indikator funksiyasi $h_{jk}(X_j, X_k)$ bilan berilgan misol, soylashgan oblastda birga teng va oblastdan tashqarida nolga (nisha hududlarida o'zaro ta'sir qilmaydigan omillar holati).



12.7-rasm. O'zini yaxshi his qilish binar indikator funksiyasi $h_{jk}(X_j, X_k)$ bilan berilgan Xatchinsonning ikki o'lchamli ekologik nishasiga misol, soylashgan oblastda birga teng va oblastdan tashqarida nolga (omilarning o'zaro ta'siri aniq bo'lgan holat).

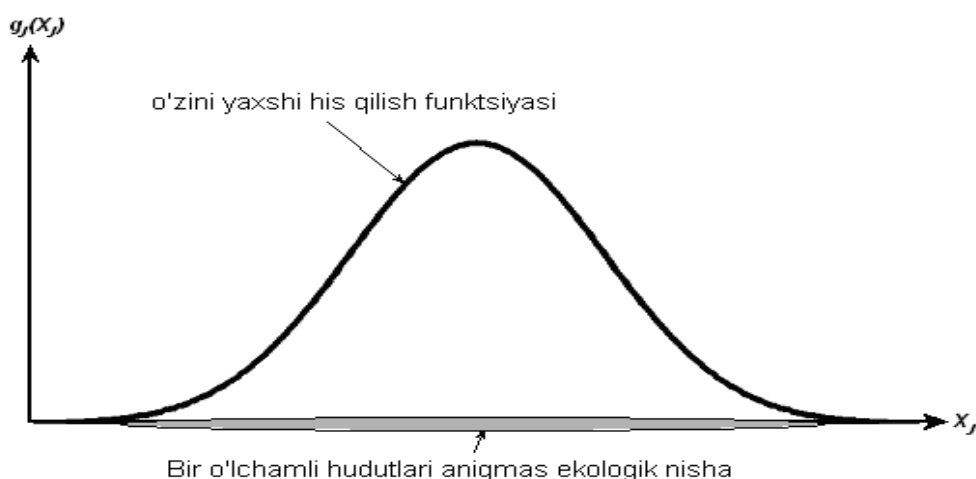
П.А.Задe (1976) to'plam nazariyasining hududlari aniqmas (fuzzysset) to'plam tushunchasini kiritib boyitdi. Agar to'plam nazariyasini klassik ma'nosida binar indikatorli funksiyani berishi fazosining har bir nuqtasining to'plamga tegishli yoki tegishli emasligini ko'rsatsa, hududlari aniqmas to'plam nazariyasida esa ixtiyoriy manfiy bo'lmagan indikatorli funksiya orqali beriladi, bunday funksiyaning har qanday nuqtasidagi qiymati to'plamga tegishliligi darajasini xarakterlaydi. Misol uchun, indikatorli funksiyaning tasodifiy kattalik ehtimoli zichlik funksiyasining xususiy holi deb qarash mumkin.

Xatchinssonning ekologik nisha ta'rifidagi «to'plam» terminini «hududlari aniqmas to'plamga» almashtirilsa, ya'ni indikatorli funksiya sifatida binar bo'lmagan o'zini yaxshi his qilish funksiyasi qaralsa, biz «hududlari aniqmas» ekologik nishani umumlashgan ta'rifini olgan bo'lamiz. Bunday umumlashtirish biz uchun shunchalik tabiiyki, qanchalik binar kontrast funksiyalar o'rniga juda yumshoq har xil darajadagi o'zini yaxshi his qilish funksiyalarini qo'llashdek. Shuhbasiz, hududlari aniqmas ekologik nishalar real holatlarni aniqroq akslantirishi mumkin. 12.8-rasmda bir o'lchamli binar bo'lmagan indikatorli funksiyaga misol tariqasida zichlikning normal taqsimlanish funksiyasi olingan.

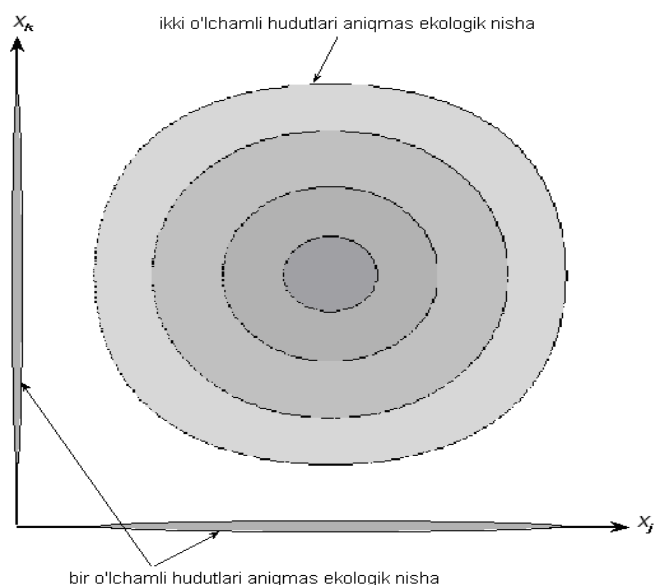
12.9-rasmda hududlari aniqmas ekologik nishaga doir binar bo'lmagan o'zini yaxshi his qilish indikatorli funksiya $g_{jk}(X_j, X_k)$ multiplikativ o'zaro ta'sirda (12.9.1) bo'lgan X_j va X_k omillar ko'rinishida misol keltirilgan.

Fazo nuqtalarini nishaga tegishliligi, ya'ni indikatorli funksiya qiymatlarini kattaligi kulrangning to'qlik darajasi bilan tasvirlangan. $g_{jk}(X_j, X_k)$ funksiya qiymati ikki bir o'lchamli indikatorli funksiyalarning (normal taqsimot zichligi funksiyalari: $g_j(X_j)$ va $g_k(X_k)$) qiymatlarining ko'paytmasi (12.9.1) orqali aniqlangan.

12.10 - rasmda hududlari aniqmas ekologik nishaga doir yana bir misol keltirilgan. Bu holatda ikki o'lchamli o'zini yaxshi his qilish indikatorli funksiya $g_{jk}(X_j, X_k)$ ikkita bir o'lchamli indikatorli funksiyalardan min qiymatini tanlash

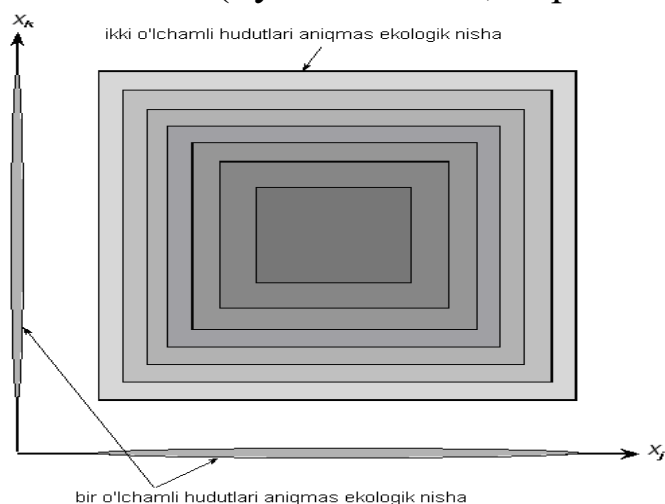


12.8-rasm. Bir o'lchamli hududlari aniqmas ekologik nishaga $[X_{j1}, X_{j2}]$ misol, o'zini yaxshi his qilish binarli bo'lmagan indikatorli funksiya $g_j(X_j)$ orqali berilishi (zichlikning normal taqsimlanish funksiyasi).



12.9-rasm. Binar bo'lmagan indikatorli o'zini yaxshi his qilish funksiyasi $g_{jk}(X_j, X_k) = g_j(X_j) \times g_k(X_k)$ bilan berilgan ikki o'lchamli hududlari aniqmas ekologik nishaga misol. Fazo nuqtalarining nishaga tegishliligi darajasini xarakterlovchi $g_{jk}(X_j, X_k)$ funksiya qiymatining kattaligi shtrixlanishning to'yinganlik darajasi bilan ifodalangan.

orqali aniqlangan (12.9.2) (bunday ko'rinishdagi omillarning o'zaro ta'sirini cheklangan deb atash mumkin). U 12.10 - rasmdagi ikki o'lchamli indikatorli funksiya qo'ng'iroqsimon shaklga ega sathlari chiziqli konsentrik aylanalar yoki eleplardan iborat ko'rinishdan farqli bo'lib, ikki o'lchovli indikatorli funksiya sathlari kvadratik yoki to'g'ri burchakli piramidani eslatadi (Гуламов М.И., Терехин А.Т., 2004).



12.10-rasm. Binar bo'lmagan indikatorli o'zini yaxshi his qilish funksiyasi $g_{jk}(X_j, X_k) = \min\{g_j(X_j) \times g_k(X_k)\}$ bilan berilgan ikki o'lchamli hududlari aniqmas ekologik nishaga misol. Fazo nuqtalarining nishaga tegishliligi darajasini xarakterlovchi $g_{jk}(X_j, X_k)$ funksiya qiymatining kattaligi shtrixlanishning to'yinganlik darajasi bilan ifodalangan.

12.10. Hududlari aniqmas ekologik nisha apparati qo'llanishining amaliy ahamiyatlari

Hududlari aniqmas ekologik nishaning yuqorida bayon qilingan ta'rifidan foydalanib va ekologik omillarni o'zaro ta'siri xarakteriga oid qo'shimcha gipotezalarni kiritib (Gulamov, 1994; Gulamov, Logofet, 1997), muhitni miqdoriy ifodalanuvchi amalda ishlaydigan apparatni olish mumkin.

Turning ekologik nishasini uning "yashash joyi" va "kasbi" orqali xarakterlash mumkin. Yashash joyi ostida turning geografik joylanishi, "kasbi" bo'yicha uning adaptatsiya darajasi tushuniladi. Faraz qilamizki, o'zini yaxshi his qilish funksiyasi $g_k(X_k, x, y, t)$ X_k omil bo'yicha, $k = \overline{1, n}$ turni (x, y) geografik nuqtada vaqtni t momentidagi yashovchanlik aniqlasin (Гуламов М.И., 1982;1994; Gulamov, Logofet, 1997). Bunda $g_k(X_k, x, y, t)$ funksiyani X_k omil fazosida $[0,1]$ oralig'idagi qiymatlarni qabul qiluvchi uzluksiz funksiya, deb hisoblaymiz.

Bunday funksiyalarni hamma omillar fazosi ustida nisbatida qarasak, unda bunday funksiyalar silindrik yuzalarni paydo qiladi, ya'ni shunday yuzalarki, ularni hosil qiluvchisi qolgan fazolarga paralleldir.

Oddiy multiplikativ (12.9.1) yoki cheklangan (12.9.2) o'zaro ta'sirda ko'p o'lchovli yashovchanlik funksiyasini bir o'lchamli funksiyalar orqali tiklash mumkin. *Multiplikativ* yoki *cheklangan* (limitiruyushiy) modellarning qaysi birini tanlash yechiladigan masala tabiatidan kelib chiqqan holda hal qilinadi. Agar yashovchanlik har xil o'zaro bog'liq bo'lmagan o'lim omillari ta'sirida aniqlansa, unda bunday holat multiplikativ model orqali yoziladi (12.9.1). Agar yashovchanlik har xil resurslar bilan ta'minlash darajasiga bog'liq bo'lsa, unda bunday o'zaro ta'sir odatda cheklovchi bo'ladi (12.9.2). Qo'shimcha qilib aytish mumkinki, cheklovchi model bir o'lchovli yashovchanlik funksiyalarini xatoliklariga nisbatan ancha turg'un, ularning o'zaro ko'paytmasi ko'p o'lchovli ekologik nishani asossiz ancha toraytirishi mumkin, ko'p o'lchamli fazo muhitlariga qaraganda bu hol juda ham sezilarli bo'ladi.

Ekologik nishani tashkil qiluvchi ekologik omillarning qiymatlari muvofiq tolerantlik intervallarida bo'lsa, turg'un hisoblanadi. Kompleks omillarning ta'sirini xarakterlovchi natijaviy yashovchanlik funksiyasi qiymatining o'zgarish xarakteriga ko'ra ekologik nishaning turg'unligi haqida mulohaza yuritish mumkin.

Cheklovchi o'zaro ta'sir holatini qarab chiqamiz. Bunday holatda x_k , $k = \overline{1, n}$ omillarning birgalikda ta'sirini akslantiruvchi ko'p o'lchamli

yashovchanlik funksiyasini (x, y) nuqtada vaqtni t momentidagi qiymati quyidagicha aniqlanadi:

$$g_{1,...,n}(X_1, ..., X_n, x, y, t) = \min\{g_1(X_1, x, y, t), ..., g_n(X_n, x, y, t)\}. \quad (12.10.1)$$

Bunda ko'p o'lchamli ekologik nisha fazosini har bir nuqtasidagi yashovchanligi hamma omillar bo'yicha yashovchanlikning minimumi orqali, ya'ni Libix prinsipi bo'yicha aniqlanadi (Одум Ю., 1986).

Shunday qilib, atrof-muhit omillari qiymatlarini bizni qiziqtirgan joyning har xil nuqtalarida vaqtning ma'lum momentlarida bilgan holda bizni qiziqtirgan tur yoki populyatsiya uchun hududlari aniqmas ekologik nishani qurishimiz mumkin. Tegishli hisob-kitoblarni bajarish maqsadida maxsus kompyuter dasturi yozilgan. Atrof-muhit omillari, bizni qiziqtirgan tur, populyatsiya yoki organizmlarga tegishli hamma berilganlar dasturga kiritiladi, natijada biz tegishli hududlari aniqmas ekologik nishaning grafik yoki jadval ko'rinishdagi nusxasini olishimiz mumkin. Bunday dastur atrof-muhit omillarining soniga va tabiatiga bog'liq bo'lmagan holda tez xohlagan geografik kenglik, joy uchun tegishli hududlari aniqmas ekologik nishani hisoblab beradi. Omillarning qiymatini vaqtning ma'lum qadamlarida qiziqtirgan joy uchun berib, hududlari aniqmas ekologik nishaning dinamikasini ko'rish mumkin. Bunday dastur atrof-muhit holatini nazorat qilishning avtomatlashtirish sistemasining asosiy elementi sifatida foydalanish mumkin (Гуламов, 1995; Gulamov, Logofet, 1997).

Shunday qilib, taklif qilingan ekologik nishani formalizatsiyalash yondashishi populyatsiya va turlarning ekologik nishasini hisoblashning va ularning solishtirma tahlilini o'tkazishning real imkoniyatini beradi. Bundan tashqari u amaliy ekologiyaaning bir qancha masalalarini – turni areal bo'yicha tarqalishini prognozlashtirish, atrof-muhit omillarini bizni qiziqtirgan qiymatlari bo'yicha regionni ekologik rayonlashtirish, joyni ekologik baholash va hokazolarni yechishda imkoniyat yaratadi.

12.11. Minimal yashovchanlik fazosi

Ekologik omillarni o'zaro ta'sir tabiatini yashovchanlik giperfazosini bayon qilishdan va yashovchanlik koeffitsiyenti funksiyasining yangicha ta'rifini - ekologik omillarning kompleks ta'siridan foydalangan holda tushuntirish mumkin.

Bunday yondashish bizni qiziqtiradigan joyni xarakterlovchi ekologik omillarning kompleks ta'siri bo'yicha natijaviy yashovchanlik koeffitsiyentini hisoblashga imkoniyat yaratadi. U quyidagi ko'rinishda akslantiriladi:

$$\alpha(A(t)) = \min\{\alpha_1(A_1(t), n), \alpha_2(A_2(t), n), ..., \alpha_n(A_n(t), n)\}.$$

Bu ifodada fazoning har bir nuqtasini xarakterlovchi bir guruh ekologik omillarga yagona natijaviy yashovchanlik koeffitsiyentining moslik qo'yilishi akslantirilgan. Shunday qilib, fazoning har bir nuqtasini tegishli natijaviy yashovchanlik koeffitsiyenti orqali xarakterlash mumkin. Bunday yondashish ko'pincha amaliy ekologik masalalarni yechishda katta imkoniyat yaratadi.

Vaqtni har qanday ma'lum momentlarida bizni qiziqtirgan yashash joyini tegishli koordinatalaridagi atrof-muhit omillarining qiymatlarini bilgan holda biz mumkin bo'lgan minimal yashovchanlik fazosini aniqlashimiz mumkin. Bunday fazoni shartli ravishda minimal yashovchanlik fazosi, deb aytamiz. Minimal yashovchanlik fazosi hamma vaqt ekologik omillar to'plamidagi cheklovchi omili orqali aniqlanadi.

Yashash joyini koordinatalari bo'yicha berilgan kompleks ekologik omillar bo'yicha natijaviy yashovchanlik koeffitsiyenti quyidagicha hisoblash mumkin:

$$\alpha(A_{x,y}(t), n) = \min\{\alpha_1(A_{x,y}^1(t), n), \alpha_2(A_{x,y}^2(t), n), \dots, \alpha_n(A_{x,y}^n(t), n)\},$$

bunda x, y - yashash joyi nuqtasining koordinatalari,

$$(A_{x,y}(t), n) = \{A_{x,y}^1(t), \dots, A_{x,y}^n(t), n\}.$$

Yuqorida keltirilgan ekologik omillarning o'zaro ta'sirini uch xil (additivlik, sinergizm va antogonistik) holatidagi natijaviy yashovchanlik koeffitsiyenti quyidagi tengsizlikni qanoatlantirishi lozim:

$$\alpha(A_{an}(t), n) < \alpha(A_{ao}(t)) < \alpha(A_{cun}(t), n).$$

Minimal yashovchanlik fazosini hisoblash maqsadida maxsus komputer dasturi CMSS (Computationminimalspaceofsurvival) yaratilgan (Гуламов М.И., 1995). CMSS dasturi shu bobda keltirilgan algoritmlar asosida qurilgan, CMSS dasturi BASIC va Maple 7 algoritmik tillarida mavjud.

Bizni qiziqtirgan yashash joyining atrof-muhit omillari va biologik obyekt bo'yicha hamma tegishli berilganlar CMSS dasturiga kiritiladi, natijada biz tegishli biologik obyekt bo'yicha minimal yashovchanlik fazosining grafik va jadvali ko'rinishini olishimiz mumkin. Bunday yondashish bizni qiziqtirgan har qanday yashash joyi va biologik obyekt uchun atrof-muhit omillarining tipi va soniga bog'liq bo'lmagan holda yashovchanlik fazosini tez va aniq hisoblay olamiz. Agar biz ma'lum bir yashash joyi uchun vaqtni har xil momentlaridagi atrof-muhit omillarini o'lchab, ma'lum biologik obyekt bo'yicha berilganlarni dasturga kiritsak, natijada bizni qiziqtirgan obyektning yashovchanlik fazosi dinamikasini kuzatishimiz mumkin.

Gipotetik xarakterga ega bo'lgan misolni qarab chiqamiz. 60x60 kv. km yashash joyi berilgan bo'lsin. Berilgan joyni 20x20 kv. km o'lchamdagi kvadratlarga bo'lib chiqamiz. Har bir kvadrat hududida atrof-muhit omillarining qiymati o'zgarmaydi, deb olamiz. Shunday qilib, 9 ta kvadrat hosil qilamiz. Bu yashash joyini 9 ta kvadrat bo'yicha alohidalikda atrof-muhit omillari bo'yicha berilganlarni yig'ish kerak deganidir. Faraz qilamizki, har bir kvadrat 7 xil atrof-muhit omillari bilan xarakterlansin: $(A_1, A_2, A_3, A_4, A_5, A_6, A_7)$, bunda $A_i \in R$, $i = \overline{1,7}$, ya'ni har bir kvadrat muhiti 7 xil omil bilan aniqlanadi. Har bir kvadrat uchun atrof-muhit omillarining berilganlari 12.4-jadvaldagiday berilgan bo'lsin. Masala quyidagicha qo'yiladi: 60x60 kv. km dagi joyda uch xil tur introduksiya qilinadi. Har bir turga tegishli atrof-muhit omillariga nisbatan optimal qiymatlar 12.5-jadvaldagiday berilgan bo'lsin. Qaysi tur uchun bizni qiziqtirgan joy (60x60 kv. km) yashash uchun qulay va turlarni alohidalikda yashash joyi bo'ylab xizmat qiladi. Jadvaldagi berilganlarni CMSS dasturiga kiritib, quyidagi natijalarni olamiz, natijalar uch o'lchamli fazoviy grafik ko'rinishda keltirilgan (12.11-rasm).

12.4-jadval

A_1	A_2	A_3	A_4	A_5	A_6	A_7
5	12	15	18	17	14	16
10	12	13	16	21	23	18
19	13	14	21	23	25	27
30	21	16	17	13	17	18
23	20	16	21	25	26	28
21	16	25	12	18	16	14
16	17	13	18	21	23	27
1	17	13	18	21	23	27
21	12	15	16	18	19	16

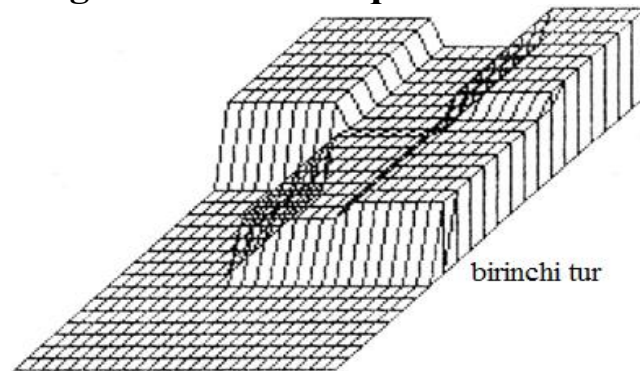
12.5-jadval

Optimal parametrlar	1 – tur	2 – tur	3 – tur
A_1	5	0	8
A_2	15	10	16
A_3	10	20	27
A_4	25	15	25
A_5	12	12	18
A_6	23	23	13
A_7	21	21	11

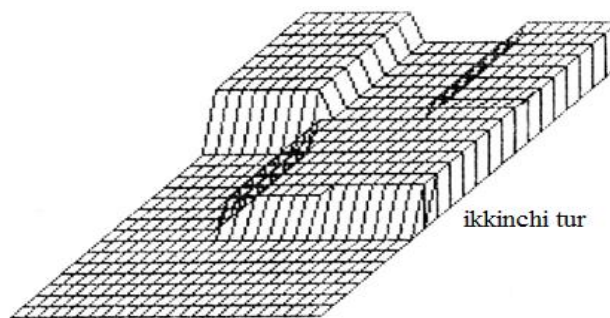
Olingan natijalardan ko'rinib turibdiki, yashash joyi uchinchi tur uchun boshqa turlarga nisbatan eng qulay ekan.

Bundan tashqari yuqorida bayon qilingan yondashish ekologik xaritalarni chizishda eng qulay usulligi ko'rinib turibdi. Ekologik xaritalarning ma'nosi tematik xaritalarni tuzish, ekosistemalarning o'zgarishini prognozlash va baholashlari akslantirilgan bo'lishi mumkin.

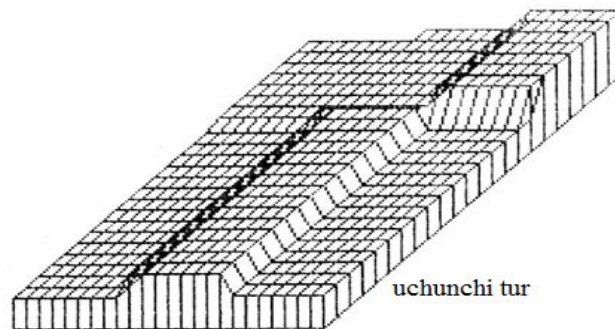
Xulosa: Ekologik omillarning o'zaro ta'sirini matematik modeli ekologik nisha va muhitni biologik ma'nosini tushuntirishda, ularning boshqaruv mexanizmini o'rganishda va bu tushunchalar bilan bog'liq nazariy va amaliy masalalarni yechishda (GIS texnologiyalarini optimallashtirishda) katta ahamiyatga ega. Bundan tashqari ekologik omillarning o'zaro ta'sirining matematik modeli ekologik nisha va muhit nazariyasining asosini tashkil qiladi.



birinchi tur



ikkinchi tur



uchunchi tur

12.11-rasm. Minimal yashovchanlik fazosi

Bobga doir sinov savollari:

7. Ekologik omilning ta'rifini bering va o'z misollaringiz bilan tushuntiring.
8. Muhit degani nima va uning shakllanish mexanizmi nimadan iborat?
9. Ekologik nisha ta'rifini bering va o'z misollaringizni keltiring.
10. Ekologik omillarning o'zaro ta'siri deganda nimani tushunasiz?
11. Populyatsiya individlarining yashovchanligini tushuntiring.
12. Ekologik omillar o'zaro ta'sirining matematik modelini tushuntiring.
13. Ekologik nishaning formal tildagi bayonini tushuntiring.
14. Minimal yashovchanlik giperfazosini tushuntirib bering.

ADABIYOTLAR RO'YXATI

Asosiy adabiyotlar:

1. Антонов В.Ф., Черныш А.М., Пасечник В.И., Вознесенский С.А., Козлова Е.К. Биофизика. Учебник. М.: Владос. 2000. 288 с.
2. Волькенштейн М.В. Биофизика. Учебный пособия. М.: Наука. 1981. 576 с.
3. Гуламов М.И., Палиев В.А., Ходырев А.А., Раскатов В.А. Моделирование взаимодействия экологических факторов. Учебные пособия. Изд-во ТГСХА. Москва-Тверь. 2003. 192 с.
4. Рубин А.Б. Биофизика. Учебник. Книга 1. М.: Высшая школа. 1987. 320 с.
5. Қосимов М.М. Назарий биофизика асослари. Тошкент. Университет. 2006. 220 с.
6. Roland Glazer. Biophysics An Introduction. Second Edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2012. 407 p.

Qo'shimcha adabiyotlar:

1. Бозорбоев М.И., Мулложонов И., Рахимова Х.Ж., Нурматова Ғ.В., Абдужабборова Х.Ж., Собиржонов А.З. ва Сойидназарова И.Ш. Биофизика. Дарслик. Тошкент. 2018. 201 с.
2. Исмоилов Е., Маматкулов Н., Ходжаев Ғ., Норбоев Н. Биофизика. Дарслик. Тошкент. 2013. 207 с.
3. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Основы общей экологии. Учебное пособие. М.: Университетская книга. 2005. 240 с.
4. Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелихова О.П. Экология (учебник). М.: Дрофа. 2003. 622 с.
5. Одум Ю. Экология. М.: Наука. 1986 (а). Т.1. 328 с.
6. Одум Ю. Экология. М.: Наука. 1986 (б). Т.2. 376 с.
7. Ремизов А.Н. Медицинская биологическая физика. Учебник. Второе издание. М.: ГЭОТАР – Медиа, 2012. 646 с.
8. Ғуломов М.И. Биофизика. Ўқув-услубий қўлланма. Бухоро. БухДУ. 2006. 103 с.
9. Ғуломов М.И. Ҳозирги замон экологияси. Ўқув-услубий қўлланма. Бухоро. БухДУ. 2009. 188 с.

Yordamchi adabiyotlar:

1. Агроэкология. М.: Колос. 2000. 536 с.
2. Бродский А.К. Краткий курс общей экологии. СПб: Деан. 1999. 224 с.
3. Бусленко Н.П. Моделирование сложных систем. М.: Наука. 1978. 400 с.

4. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 286 с.
5. Глушков В.М., Иванов В.В., Яненко В.М. Моделирование развивающихся систем. М.: Наука. 1983. 350 с.
6. Гуламов М.И., Пасеков В.П. Имитационная модель системы паразит-хозяин (паразит - озимая совка). М.: Вычислительный центр АН СССР. 1985. 44 с.
7. Гуламов М.И. К взаимодействию экологических факторов. Ташкент. Из-во ФАН. 1994. 97 с.
8. Гуламов М.И. Прикладные вопросы теории взаимодействия экологических факторов// Сборник САНИГМИ. Ташкент. 1995. Вып. 151.С. 127-133.
9. Гуламов М.И., Логофет Д.О. К взаимодействию факторов окружающей среды// Известия РАН. Серия биол. 1997. 1. С. 64.
10. Гуламов М.И., Терехин А.Т. Об одном обобщении определения экологической ниши Хатчинсона// Вестник Российского университета дружбы народов. Серия экология и безопасность жизнедеятельности. 2004. №1 (10). С. 19-26.
11. Гуламов М.И. К понятию экологического фактора// В сб. Геоэкология и рациональное природопользование. Материалы научной конференции посвященной 15-летию кафедры Картографии и геоэкологии Тверской госуниверситета. 28-29 мая 2005. Тверь. 2005. с 86.
12. Гуламов М.И. Теория взаимодействия экологических факторов. – LAP LAMBERT Academic Publishing. Германия. 2012. 94 с.
13. Гуламов М.И. Размышления о природе разнообразия // Universum: Химия и биология : электрон.научн. журн. 2016. № 4(22). URL: <http://7universum.com/ru/nature/archive/item/3024>
14. Гуламов М.И. О природе обновления разнообразия // Universum: Химия и биология : электрон.научн. журн. 2017. № 10(40). URL: <http://7universum.com/ru/nature/archive/item/5124>
15. Гуламов М.И. О природе «материализации» информационных моделей // Universum: Технические науки : электрон.научн. журн. 2018. № 4(49) . URL: <http://7universum.com/ru/tech/archive/item/5797>
16. Джефферес Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир. 1981. 252 с.
17. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир.1988.184 с.
18. Заде П.А. Понятие лингвистической переменной и ее приложений. М.: Мир. 1976. 214 с.
19. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяции// Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1972.25. С.100.
20. Кухлинг Х. Справочник по физике. М.: Мир. 1985. 520 с.
21. Леск А. Введение в БИОИНФОРМАТИКУ. М.: БИНОМ Лаборатория знания. 2009. 318 с.

22. Ляпунов А.А., Багриновская Г.П. О методологических вопросах математической биологии/ В кн. Математическое моделирование в биологии. М.: Наука. 1975. С. 5-18.
23. Математический энциклопедический словарь. Под. ред. Прохорова Ю.В. М.: Советская энциклопедия. 1988. 849 с.
24. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир. 1975. 740 с.
25. Пентел Р. Методы системного анализа окружающей среды. М.: Мир. 1979. 215 с.
26. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 391 с.
27. Ранеклз В.С. Воздействие на растение смеси загрязняющих атмосферу веществ// В кн. Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л.: Гидрометеоиздат. 1988. С.273.
28. Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль, 1990. 639 с.
29. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир. 1979. 424 с.
30. Самарский А.А., Михайлов А.П. Компьютеры и жизнь. М.: Педагогика. 1987. 128 с.
31. Свирежев Ю.М. Математическое моделирование в Биологии// АН СССР. Научный Совет по проблемам Биосферы. М.: Наука. 1975. с.30.
32. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 1978. 352 с.
33. Свирежев Ю.М. Нелинейные волны диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука. 1987. 366 с.
34. Сетров М.И. Информационные процессы в биологических системах. Л.: Наука. 1975. 156 с.
35. Смит А., Хендерсон К. Энергия. Силы. Движение. М.: ООО Издательство «РОСМЕН-ПРЕСС». 2003. 63 с.
36. Уиттекер Р. Сообщества и экосистема. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
37. Форрестер Дж. Основы кибернетики предприятия. М.: Прогресс. 1971. 340 с.
38. Форрестер Дж. Мировая динамика. М.: Наука, 1978. 165 с.
39. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд.-во МГУ. 1980. 464 с.
40. Хлебосолов Е.И. Экологические факторы видообразования. М.: Горизонт. 1999. 284 с.
41. Шаров А.А. Принципы анализа взаимодействующих факторов динамики численности популяции// Журнал Общей Биологии. 1985. 46. 5. С.590.
42. Яхонтов В.В. Экология насекомых. М.: Высшая школа. 1969. 459 с.
43. Фуломов М.И. Математик моделлаштириш элементлари. Бухоро: Бухоро. 2001. 64 с.
44. Anderson R.P., Peterson A.T., Comez-Laverde M. Using niche – based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice// OIKOS. 2002. 98 (1). P. 3-16.

45. Gulamov M.I., Logofet D.O. Towards the Interaction of Environmental Factors// *Biology Bulletin RAN*. 1997. Vol. 24. N 1. P.54-58.
46. Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., Perin N. Ecological – niche factor analysis: How to compute habitat – suitability maps without absence date?// *ECOLOGY*. 2002. 83(7). P. 2027-2036.
47. Hou L.Y., Hill A.C., Solemani A. Influence of CO₂ on the affects of SO₂ and ON₂ on Alfalfa// *Environ. Pollut.* 1977.12. P.7.
48. Hutchinson G.E. Homage to Saints Rosalie, are when the so many kinds of animals?// *Amer. Natur.* 1959. Vol.93. P. 145-159.
49. Hutchinson G.E. *An Introduction to Population*. New Haven: Yale University Press. 1978. 260 p.
50. Hutchinson G.E. Population studies: animal ecology and demography// *Bulletin of Mathematical Biology*. 1991. Vol.53. P.193-208.
51. Lim B.K., Peterson A.T., Engstrom M.D. Robustness of ecological niche modeling algorithms for mammals in Guyana// *Biodiversity and Conservation*. 2002. 11(7). P.1237-1246.
52. Peterson A.T., Ball L.G., Cohoon K.P. Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modeling methods// *IBIS*. 2002. 144(1). P.27-32.
53. Peterson A.T. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling// *CONDOR*. 2001. 103 (3). P. 599-605.
54. Sibly R.M., Hone J. Population growth rate and its determinants: an overview// *Philosophical Transactions of the Royal society of London Series B – Biological sciences*. 2002. 357 (1425). P. 1153-1170.
55. Shinn J.H., Clegg B.R., Stuart M.L., Thompson S.E. Exposure of field-grown Lettuce to geothermal air pollution: Photosynthetic and stomata responses// *J.Environ. Sci. Health*. 1976. A111. P.603.
56. Tingey D.T., Reinert R.A. The effect of ozone and sulphur dioxide singly and in combination on plant growth// *Environ. Pollut.* 1975. 9. P.117.

Интернет материаллар:

1. [cytspb.rssi.ru>education...bioinformatics_2013.pdf](http://cytspb.rssi.ru/education...bioinformatics_2013.pdf)
2. [StudFiles.net>preview/1713924/](http://StudFiles.net/preview/1713924/)
3. ru.wikipedia.org>Биоинформатика
4. [habr.com>company/epam_systems/blog/337892/](http://habr.com/company/epam_systems/blog/337892/)
5. [dereksiz.org>smiryaev...pankina...bioinformatiki.html](http://dereksiz.org/smiryaev...pankina...bioinformatiki.html)
6. Ошибка! Недопустимый объект гиперссылки.>article/10045
7. prinas.org>article/1533
8. megaobuchalka.ru>Археология>27889.html
9. ru.wikipedia.org
10. [novainfo.ru/article? nid=10337](http://novainfo.ru/article?nid=10337)

M. I. GULAMOV

B I O F I Z I K A

*O'zbekiston Respublikasi Oliy va o'rta maxsus ta'lim vazirligi tomonidan oliy
o'quv yurtlarining 5140100 – Biologiya (Umumiy biologiya)
talabalari uchun tavsiya etilgan
darslik*

Муҳаррир:	Исройл Субҳоний
Тех. муҳаррир:	Назиржон Тўраев
Саҳифаловчи:	Шоҳида Амонова

“Бухоро нашр” МЧЖ гувоҳнома рақами:831681. 26.03.2020.
Оригинал-макетдан босишга рухсат этилди. 14.07.2020
Бичими 60x84.кенглиги 16 шпонли. “Times” гарн. Офсет босма
усулида босилди. Офсет қоғози.Босма табоғи 14,5.
Адади.100. Буюртма № 62

«Standart Poligraf» x/k bosmaxonasida chop etildi
Buxoro shahri, Navoiy shohko'chasi 6-uy.