

**O‘ZBEKISTON RESPUBLIKASI OLIY VA O‘RTA MAXSUS
TA‘LIM VAZIRLIGI
TOSHKENT KIMYO-TEKNOLOGIYA INSTITUTI**

Qo‘lyozma huquqida
UDK
579. 85.631.461.557.633.

Otanazarov Denis Xudaynazarovich

**Tuproq unumdorligini oshirishda *Bradyrhizobium japonicum*
bakteriyasi shtammlarining faolligini aniqlash**

Mutaxassislik: 5A320501- biotexnologiya (oziq-ovqat, ozuqa, kimyoviy
mahsulotlar va qishloq xo‘jaligi uchun
biopreparatlar ishlab chiqish)

Magistrlik akademik darajasini olish uchun

DISSERTATSIYA

Ilmiy rahbar:

b.f.n., dotsent Qobilov G‘.U.

Toshkent - 2016

**O‘ZBEKISTON RESPUBLIKASI OLIIY VA O‘RTA MAXSUS TA’LIM
VAZIRLIGI
TOSHKENT KIMYO-TEXNOLOGIYA INSTITUTI**

Fakultet: Magistratura bo‘limi	Magistratura talabasi: Otanazarov Denis Xudaynazarovich
Kafedra: "Biotexnologiya"	Ilmiy rahbar: b.f.n., dotsent Qobilov G‘.U.
O‘quv yili: 2015-2016	Mutaxassislik: 5A320501- biotexnologiya (ozuq-ovqat, ozuqa, kimyoviy mahsulotlar va qishloq xo‘jaligi uchun biopreparatlar ishlab chiqish)

**“Tuproq unumdorligini oshirishda Bradyrhizobium japonicum bakteriyasi
shtammlarining faolligini aniqlash” mavzusidagi magistrlik dissertatsiyasi**

ANNOTATSIYASI

Mavzuning dolzarbligi: Dukkakli o‘simlik birinchi marta tuproqqa qadalganda, rizobiyning o‘ziga xos shtammalari odatda uncha ko‘p sonli bo‘lmaydi va azotni to‘plashning yuqori darajasini ta‘minlash maqsadida hosilning sezilarli darajada o‘shishiga olib keluvchi sun‘iy inokulyasiya zarur hisoblanadi. Dukkakli o‘simliklarni ko‘p yillar mobaynida yetishtirish natijasida tuproqda ko‘psonli maxsus rizobiylar populyasiyasi shakllanadi.

Qishloq xo‘jalik ekinlaridan unumli hosil ko‘tarish jarayonini va tuproqda mikrobbiokimyoviy jarayonlarni boshqarish qishloq xo‘jalik fanida yangi yo‘nalish - tuproq biotexnologiyasini paydo bo‘lishiga olib keldi. Bu yo‘nalish tuproq sharoitida mikroorganizmlar tarkibini o‘rganish va boshqarish muammolariga asoslangan bo‘lib, mikroorganizmlar faoliyatini boshqarish va ular tomonidan olib borilayotgan metabolitik reaksiyalarni, qishloq xo‘jalik ekinlari hosildorligini oshirishga yo‘naltirishni taqazo etadi.

Dukkakli o‘simliklarda azotni to‘plovchi simbiozning kelgusi rivojlanishi *Rhizobiaceae* oilasiga kiruvchi bir qancha urug‘larning bakteriyalar bilan zararlanishiga javoban yuzaga keladi. Tabiatda mazkur o‘simlik simbiiontlari birikkan azotni etkazuvchi sifatida muhim o‘ringa ega.

Ma'lumki, qishloq xo'jalik ekinlarini hosildorligini oshirishda biologik preparatlardan ya'ni asosan bakterial preparatlardan foydalaniladi. Ammo, keyingi yillarda eng dolzarb muammolardan biriga aylanayotgan ekologik holatning buzilib borishi, tuproq mikroflorasi, uning fizik kimyoviy tarkibi, suv havzalarining ifloslanishi, bular oqibatida insonlar va issiq qonli hayvonlar organizmida keskin salbiy oqibatlar hosil bo'layotganligi kimyoviy preparatlardan foydalanish imkoniyatlarini chegaralanib bormoqda.

Keyingi vaqtlarda qishloq ho'jalik ekinlarini hosildorligini oshirish va tuproqlar unumdoligini oshirish maqsadlarida rizobakteriyalardan *Bradyrhizobium*, *Azotobacter*, *Azospirillum* va *Rhizobium* avlodi vakillaridan foydalanishga alohida e'tibor berilmoqda. Chunki, bu avlodlar vakillari boshqa rizobakteriyalarga qaraganda o'simliklar uchun optimal miqdorlarda azot va bir qator fiziologik faol moddalar, jumladan fitogormonlar - auksinlar, gibberellin tabiatli moddalar sintezlaydi, tuproqlardagi qiyin eruvchan fosfatlarni harakatchan shakllarga o'tkaza oladi. Bakterial o'gitlar tuproqning oziqalik rejimiga ta'sir etuvchi foydali mikroorganizmlarning rivojlanishiga yordam beradi. Mikroorganizm va bakteriyalardan biologik usulda tayyorlangan bu o'gitlarning ta'sirchanligi bakteriyalarning turiga va uning tugri qo'llanishiga xamda sharoitga bog'liq.

Shu boisdan ushbu magistrlik ilmiy tadqiqot ishimda tuproq unumdorligini oshirishda *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalari shtammlarining ustida ilmiy tadqiqot ishlari olib bordim.

Tadqiqot maqsadi va vazifalari: ilmiy ishdan asosiy maqsad *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalarining kulturalarini toza holda ajratib olish, ularni morfologik, fiziologik biokimyoviy xususiyatlarini o'rganish, ajratilgan shtammlar asosida tayyorlangan bakterial preparatlarni qishloq xo'jaligida foydalanib ularni tuproq unumdorligini oshirish maqsadida foydalaniladi.

Shu boisdan quyidagilar amalga oshirilishi lozim bo'lgan vazifalar sifatida belgilab olindi:

- *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalarining shtammlarini ajratib olish;

- ajratib olingan shtammlarning morfologik, fiziologik va biokimyoviy xususiyatlarini o'rganish;

- Qishloq xo'jalik ekinlaridan unumli hosil ko'tarish jarayonini va tuproqda mikrobbiokimyoviy jarayonlarni boshqarish.

- tuproq sharoitida mikroorganizmlar tarkibini o'rganish va mikroorganizmlar faoliyatini boshqarish.

↑ **Tadqiqot uslubiyati va uslublari:** Kulturalarni o'stirish va saqlashda asosan №79 ozika muxitiga (g/l)- mannit -10,0; drojjevoy ekstrakt – 1,0; K_2HPO_4 - 0,5; $CaSO_3$ – sledi; NaCl – 0,1; pH 7,0; $MgSO_4$ – 0,2; agar-agar – 20,0, dist. Suv - 1 l, agar-20, pH-7,0) dan foydalanildi. Tekshirishlarni asosan MBI-3 yorug'lik mikroskopida olib bordik (LOMO, Rossiya). Kulturalarni bo'yashda fuksin va Kongo qizil bo'yog'idan foydalanildi. Shtammlarning morfologik-kultural va fiziologik-biokimyoviy xususiyatlari umumiy qabul qilingan mikrobiologik usullar yordamida Berdji aniqlagichi asosida aniqlanadi. Bakterial kulturalar suyuq ozuqa muhitiga ekib, 28-30°C haroratda, 36-48 saot davomida mikrobiologik chayqatgich yordamida minutiga 180-200 aylanma harakatda o'stirildi.

Ilmiy yangiligi: Ajratib olingan *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalarining morfologik, fiziologik va biokimyoviy xususiyatlari o'rganildi.

Bakteriyalarning o'sishi va yuqori hosil to'plashi uchun me'yoriy o'stirish biotexnologiyasi ishlab chiqildi va oziqa muhiti tanlandi. Hujayralar sonining tez ko'payishi va yuqori to'plashining yorug'lik, harorat va muhitidagi ozuqa moddalarning miqdoriga bog'liqligi aniqlandi.

Ishning amaliy ahamiyati: Tadqiqotlar asosida *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalari asosida tayyorlangan bakterial preparatlarni qishloq xo'jaligida foydalanib ularni tuproq unumdorligini oshirish maqsadida foydalaniladi.

Natijalarning e'lon qilinganligi. Dissertatsiya ishining asosiy natijalari 2 ta maqola anjuman ma'ruzalarida e'lon qilingan.

Dissertatsiyaning tuzilishi va hajmi. Dissertatsiya ishi kirish, uchta bob, xulosa, ishlab chiqarishga tavsiyalar, qo'llanilgan adabiyotlar ro'yxati va

ilovalardan iborat. Dissertatsiya ishi 83 iborat bo'lib, kompyuter uslubida yozilgan, 7 ta rasm va 9 ta jadvallarga ega. Qo'llanilgan adabiyotlar ro'yxati 45 ta.

Ish bajarilgan joy. Tadqiqot ishi Toshkent kimyo texnologiya instituti va O'zR FA Mikrobiologiya instituti, Mikroorganizmlar molekulyar biologiyasi va genetikasi laboratoriyasida bajarilgan.

Xulosa va takliflarning qisqacha umumlashtirilgan ifodasi: Olingan natijalarga asoslanib, *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalari asosida tayyorlangan bakterial preparatlarni qishloq xo'jaligida foydalanib ularni tuproq unumdorligini oshirish maqsadida foydalaniladi.

Ilmiy rahbar:

imzo

Magistratura talabasi:

imzo

**MINISTRY OF HIGHER AND SECONDARY SPECIALIZED
EDUCATION REPUBLIC OF UZBEKISTAN**

TASHKENT CHEMICAL-TECHNOLOGICAL INSTITUTE

Faculty: Master's department	Master's student: Otanazarov Denis Hudaynazarovich
Chair: "Biotechnology"	Scientific leader: c.ph.sc.docent Qobilov G.U.
Education year: 2015-2016	Speciality: 5A320501-biotechnology (food-feed, chemical products and production of biopreparators for agriculture

**Annotation to the master's dissertation on the theme "Determination the
activity of Bradyrhizobium japonicum bacteria shtammes in increasing the
fertility of the soil "**

The actuality of the theme: When the bean plants stuck to the soil for the first time, specific shtammes of risoby usually is less numerous, and in order to provide a high level of collecting nitrogen, artificial inoculation, which causes to the significant level increase is very important. As the result of cultivation of bean plants over the years, the population of numerous specific rizoby in the soil is formed.

The process of increasing the efficiency of agricultural plants and managing the microbiological processes in the soil are the new directions in the agricultural subject-caused to the appearance of soil biotechnology.

This direction is based on learning and managing the microorganisms structure in soil condition, it demands directing to the increase the harvest of agriculture plants, managing the microorganism activity and metabolic reactions carried out by them.

The future development of nitrogen collecting symbioz in bean plants, to Rhizobiaceae family including several seeds are affected by the cause of facterias. The given plant's symbionts in the nature has a great role in delivering the united nitrogen also.

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ
РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

ТАШКЕНТСКИЙ ХИМИКО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Факультет: Отдель Магистратура	Студент магистратуры: Отаназаров Денис Худайназарович
Кафедра: "Биотехнология"	Науч. руководитель: к.б.н., доцент Кобиллов Г.У.
Учеб. год: 2015-2016	Специальность: 5А320501 - Биотехнология (производство пищевых, кормовых, химических продуктов и биопрепаратов для сельского хозяйства)

АННОТАЦИЯ НА МАГИСТРАЦИОННУЮ ДИССЕРТАЦИЮ

**На тему «Изучение активность штаммов бактерий *Bradyrhizobium
japonicum* при улучшении плодородность почвы»**

Актуальность темы. При первом посеве бобовых растений, в почве не бывает много особых штаммов ризобия и чтобы улучшать накопление азота в больших количествах необходимо использовать искусственную инокуляцию, при этом урожай значительно увеличивается.

Чтобы увеличить урожайность и управлять микробиологическими процессами в почве в сельском хозяйстве появилась новая наука биотехнология почвы. Это направление изучает состав микроорганизмов в почве и проблемы их управление, управление деятельностью микроорганизмов и процессами метаболических реакции, пути улучшение плодотворность сельскохозяйственных растений.

Чтобы обеспечить симбиотическую жизнь бактерий накапливающих азот и бобовых растений инфицируется несколько семян растений микроорганизмами семейство Rhizobiaceae. В природе этот симбиотическая жизнь играет важную роль проставлении азотистых соединений растениям.

MUNDARIJA

Kirish

I BOB ADABIYOT MANBALARI SHARHI

- 1.1 Tuproq unumdorligini oshirishning biologik asoslari
- 1.2 Dukkakli o'simliklar va rizobial bakteriyalar simbiozi
- 1.3 Tugunaklar hosil bo'lish jarayoni, tugunak va rizosohali bakteriyalar dukkakli va qishloq xo'jaligi o'simliklari rizosohasida, tuproqning sho'rlanishi va azotli ozuqlanish o'zgarishi va tuzli stressda o'simlik rivojlanishining turlari
- 1.4 Dukkakli o'simliklarning stress sharoitlarida dukkakli-rizobial simbiozi, tugunak bakteriyalarning tuproqda osmoadaptatsiyasi
- 1.5 Tugunaklar hosil bo'lishining avtoregulyasiyasi va azotning o'zlashtirilishi

II BOB TADQIQOTLARNING MANBA VA USULLARI

- 2.1 Tajriba uchun xom ashyo manbalari
- 2.2. Tuproq namunalarining kimyoviy tarkibi tahlili
- 2.3. Bradyrhizobium japonicum shtammlarining sho'rlanish va og'ir metallarga chidamliligini aniqlash.

III BOB OLINGAN NATIJALAR VA ULARNING MUXOKAMASI

- 3.1. Tadqiqot ob'ektlarining morfo-kultural, fiziologik va biokimyoviy xususiyatlarini o'rganish
- 3.2. Tuproqda mikrob senozlari faoliyatini boshqarish, organik va mineral o'g'itlar, almashlab ekish
- 3.3. Tugunak bakteriyalarning tuproqda azot muvozanatidagi roli va bakteriyalar asosida preparatlar tayyorlash texnologiyasi

Xulosa

Foydalanilgan adabiyotlar

Ilovalar

KIRISH

Dukkaklilar butun dunyo bo'ylab tarqalgan va iqtisodiy qiymatiga ko'ra boshhoqlilardan keyingi ikkinchi o'rinni egallaydi. Dukkaklilar dunyoda ishlab chiqariladigan oqsilning 25-35 % ta'minlaydi, ular qariyb 250 million gektar maydonni egallagan. *Caesalpinioideae* kenja oilasida faqat ayrim turlarigina (o'rganilgan turlardan 23 %) boshhoqlilarni tashkil etadi, *Mimosoideae* va *Papilionoideae*larning ko'plab turlarida - 90 % i 97 % [1].

Tuproq hosildorligini tashkil etish va boshqarishda biologik omillarni rolini birinchilardan bo'lib tuproqshunoslik fanining asoschilari V.V.Dokuchaev, P.A.Kostichev va V.R.Vilyamsonlar baholab berganlar. Ular tuproq hayotida biologik birikmalarni roli juda ham katta ekanligini isbotlab berdilar. Bu g'oya keyinroq S.N.Vinogradskiy, E.N.Mishustin, M.M.Kononova, D.G.Zvyaginsev, V.T.Emsev, D.I.Nikitin va boshqa olimlarni izlanishlarida o'z rivojini topdi va ancha-muncha aniqlik ham kiritdi. Ayniqsa E.N.Mishustin, D.G.Zvyaginsev, V.T.Emsev va boshqalar tuproq hosildorligida mikroorganizmlarni roli beqiyos ekanligini isbotlab berdilar [2].

Hozirgi vaqtda mikroorganizmlar o'zlarining faoliyati va massasi bilan tuproq hosildorligini belgilashda asosiy rol o'ynashi aniq bo'lib qoldi. Shunday ekan, har xil qishloq xo'jaligi tizimida tuproq hosildorligini oshirish va uni saqlab turish, bu jarayonni boshqarish ko'p ma'noda, tuproqda mikrobiologik jarayonlarni boshqarish bilan uzviy bog'liq [4].

Rhizobiace oilasi o'simliklar bilan o'zaro munosabatga kirishuvchi 6 urug' bakteriyalarni: *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*, *Azorhizobium*, *Agrobacterium*, *Phylobacterium* o'z ichiga oladi. Yaqinda 7-urug' *Mezorhizobium* ajratish taklif etildi. *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mezorhizobium*, *Sinorhizobium*, *Azorhizobium* urug'lari vakillari oddiy tuproq organizmlari hisoblanmaydi, boisi erkin yashovchi geterotroflarning normal bosqichiga qo'shimcha ravishda ularning hayot siklida dukkakli o'simliklar bilan simbiotik ta'sir bosqichi ham kuzatiladi. Bunday «ikkitalik hayot» bakteriyalar oldiga ko'plab muammolarni yuzaga keltiradi, biroq qo'shimcha imkoniyatlar ham ochadi. Yangi dukkakli o'simlik

birinchi marta tuproqqa qadalganda, rizobiyning o'ziga xos shtammalari odatda uncha ko'p sonli bo'lmaydi va azotni to'plashning yuqori darajasini ta'minlash maqsadida xosilning sezilarli darajada o'sishiga olib keluvchi sun'iy inokulyasiya zarur hisoblanadi. Biroq dukkakli o'simliklarni ko'p yillar mobaynida yetishtirish natijasida tuproqda ko'p sonli maxsus rizobiylar populyasiyasi shakllanadi. Shundan so'ng sun'iy inokulyasiya tugunaklar sonining uncha ko'p bo'lmagan oshishini ta'minlaydi xalos va har doim ham hosil ko'payishi kuzatilmaydi [3].

Dukkakli o'simlik birinchi marta tuproqqa qadalganda, rizobiyning o'ziga xos shtammalari odatda uncha ko'p sonli bo'lmaydi va azotni to'plashning yuqori darajasini ta'minlash maqsadida xosilning sezilarli darajada o'sishiga olib keluvchi sun'iy inokulyasiya zarur hisoblanadi. Dukkakli o'simliklarni ko'p yillar mobaynida yetishtirish natijasida tuproqda ko'psonli maxsus rizobiylar populyasiyasi shakllanadi [5].

Qishloq xo'jalik ekinlaridan unumli hosil ko'tarish jarayonini va tuproqda mikrobbiokimyoviy jarayonlarni boshqarish qishloq xo'jalik fanida yangi yo'nalish - tuproq biotexnologiyasini paydo bo'lishiga olib keldi. Bu yo'nalish tuproq sharoitida mikroorganizmlar tarkibini o'rganish va boshqarish muammolariga asoslangan bo'lib, mikroorganizmlar faoliyatini boshqarish va ular tomonidan olib borilayotgan metabolitik reaksiyalarni, qishloq xo'jalik ekinlari hosildorligini oshirishga yunaltirishni taqazo etadi.

Tuproq mikrobiologiyasi fanining asosiy muammosi tuproqda, ayniqsa o'simliklar rizosferasi va rizoplanida o'tadigan mikrobiologik jarayonlarni boshqarishdir. Bu muammo, faqatgina ma'lum bir belgilangan sharoitda, ma'lum tarkibga ega bo'lgan mikroblar assotsiatsiyasini tashkil qilish bilan belgilanadi.

Bu muammolarni yechishni aniq yo'llari belgilab olingan. U ham bo'lsa quyidagilar bilan belgilanadi [7]:

- agronomik ahamiyatli mikrob senoziga yoki mikroorganizmlar guruhiga tashqaridan turib ta'sir qilishni boshqarish, ya'ni ularni ko'payishi, o'sishi, rivojlanishi va o'simlik uchun zarur bo'lgan FFM (antibiotiklar, fitogarmonlar va

o'simlikni o'sishini boshqaruvchi boshqa moddalar va x.k.) ishlab chiqarishini tashkil qila bilish;

- tuproqda mikroblarni o'sishi va rivojlanishini ta'minlovchi o'simliklar ishtirokida almashlab ekishni tashkil qilish va shu tufayli mikrobbiokimyoviy jarayonlarni boshqarish;
- tuproq miroorganizmlarining azot yutish va fosforli birikmalarni eritish qobiliyatidan samarali foydalanish;
- mikrobiologik jarayonlarni to'laqonli o'tishi uchun har xil turdagi tuproq melioratsiyasidan unumli foydalanish va x.k.

Boshhoqlarning hosil bo'lishi va dukkakli o'simliklarda azotni to'plovchi simbiozning kelgusi rivojlanishi *Rhizobiaceae* oilasiga kiruvchi bir qancha urug'larning bakteriyalar bilan zararlanishiga javoban yuzaga keladi. Tabiatda mazkur o'simlik simbiotlari birikkan azotni yetkazuvchi sifatida muhim o'ringa ega [9].

*Rhizobiaceae*ning barcha vakillari ham foydali bo'lmasdan, ayrim *Agrobacterium* turlari qoplamali gallar borligi yoki tomirlarning turlicha o'sishiga qarab aniqlanadigan o'simliklar kasalligini keltirib chiqaradi. *Phylobacterium* turi vakillari *Myrsinaceae* va *Rubiaceae* oilalari o'simliklari barglarida tugunlarini hosil qilib, ularning ta'siri hali noma'lum. O'simliklarda yangi hosilalarni keltirib chiqarish qobiliyati *Rhizobiaceae* larning asosiy xususiyati hisoblanadi [1].

Rizobiyalar tomirlarda va ayrim hollarda Leguminosae oilasi o'simliklarining poyasida azot to'plovchi tugunlarni hosil qilishga qodir tuproq bakteriyalar hisoblanadi. Ayrim mualliflar ma'lumotiga ko'ra, dukkakli o'simliklarning 700 urug'i va 18000-20000 turi borligiga qaramasdan o'simliklarning faqat 27 turi 6 urug'ga tegishli bo'lgan tugunaklarni xosil qiladi [6].

Ma'lumki, qishloq xo'jalik ekinlarini hosildorligini oshirishda biologik preparatlardan ya'ni asosan bakterial preparatlardan foydalaniladi. Ammo, keyingi yillarda eng dolzarb muammolardan biriga aylanayotgan ekologik holatning buzilib borishi, tuproq mikroflorasi, uning fizik kimyoviy tarkibi, suv

havzalarining ifloslanishi, bular oqibatida insonlar va issiq qonli hayvonlar organizmida keskin salbiy oqibatlar hosil bo'layotganligi kimyoviy preparatlardan foydalanish imkoniyatlarini chegaralanib bormoqda.

Bu usulning kimyoviy usulga nisbatan bir qancha afzalliklari mavjud bo'lib, ulardan quyidagilarini keltirish mumkin: ekologik tozaligi, tuproqda to'planib qolmasligi, ularni tayyorlash, saqlash, tashish va qo'llashning qulayligi, iqtisodiy samaradorligi va ayniqsa issiq qonli hayvonlarga nisbatan zararsizligi olimlar e'tiborini tortib kelmoqda. Tuproq sho'rlanishi O'zbekiston qishloq ho'jaligidagi dolzarb muammolardan biri hisoblanadi. Ma'lumki, tuproqlarning sho'rlanishi nafaqat qishloq ho'jalik ekinlarining hosildorligini pasaytiradi, balki tuproq unumdorligiga keskin ta'sir ko'rsatib, unda mavjud bo'lgan mikroorganizmlar miqdorining kamayishiga sabab bo'ladi. Tuproqlarning mikroba populyasiyalari qishloq ho'jalik ekinlarining turli kasalliklarga chalinishini oldini oladi, ularning hosildorligini oshirishda muhim o'rin tutadi. Respublikamiz iqtisodining ma'lum ulushi qishloq ho'jaligiga bog'liq ekani bu muammoning naqadar katta ahamiyat kasb etishini ko'rsatib turibdi.

Keyingi vaqtlarda qishloq ho'jalik ekinlarini hosildorligini oshirish va tuproqlar bioremediatsiyasi maqsadlarida rizobakteriyalardan *Azotobacter*, *Azospirillum* va *Rhizobium* avlodi vakillaridan foydalanishga alohida e'tibor berilmoqda. Chunki, bu avlodlar vakillari boshqa rizobakteriyalarga qaraganda o'simliklar uchun optimal miqdorlarda azot va bir qator fiziologik faol moddalar, jumladan fitogormonlar - auksinlar, gibberellin tabiatli moddalar sintezlaydi, tuproqlardagi qiyin eruvchan fosfatlarni harakatchan shakllarga o'tkaza oladi. Kichik molekulali oqsillar va antifungal birikmalar sintezlab, rizosferadagi Fe^{+3} kationini xelatlaydi, fitopatogen mikrofloraning hayot faoliyatini cheklaydi [8].

Mavzuning dolzarbligi: Dukkakli o'simlik birinchi marta tuproqqa qadalganda, rizobiyning o'ziga hos shtammalari odatda uncha ko'p sonli bo'lmaydi va azotni to'plashning yuqori darajasini ta'minlash maqsadida hosilning sezilarli darajada o'sishiga olib keluvchi sun'iy inokulyasiya zarur

hisoblanadi. Dukkakli o'simliklarni ko'p yillar mobaynida yetishtirish natijasida tuproqda ko'psonli maxsus rizobiylar populyasiyasi shakllanadi..

Qishloq xo'jalik ekinlaridan unumli hosil ko'tarish jarayonini va tuproqda mikrobbiokimyoviy jarayonlarni boshqarish qishloq xo'jalik fanida yangi yo'nalish - tuproq biotexnologiyasini paydo bo'lishiga olib keldi. Bu yo'nalish tuproq sharoitida mikroorganizmlar tarkibini o'rganish va boshqarish muammolariga asoslangan bo'lib, mikroorganizmlar faoliyatini boshqarish va ular tomonidan olib borilayotgan metabolitik reaksiyalarni, qishloq xo'jalik ekinlari hosildorligini oshirishga yo'naltirishni taqazo etadi.

Dukkakli o'simliklarda azotni to'plovchi simbiozning kelgusi rivojlanishi *Rhizobiaceae* oilasiga kiruvchi bir qancha urug'larning bakteriyalar bilan zararlanishiga javoban yuzaga keladi. Tabiatda mazkur o'simlik simbiiontlari birikkan azotni etkazuvchi sifatida muhim o'ringa ega.

Ma'lumki, qishloq xo'jalik ekinlarini xosildorligini oshirishda biologik preparatlardan ya'ni asosan bakterial preparatlardan foydalaniladi. Ammo, keyingi yillarda eng dolzarb muammolardan biriga aylanayotgan ekologik holatning buzilib borishi, tuproq mikroflorasi, uning fizik kimyoviy tarkibi, suv havzalarining ifloslanishi, bular oqibatida insonlar va issiq qonli hayvonlar organizmida keskin salbiy oqibatlar hosil bo'layotganligi kimyoviy preparatlardan foydalanish imkoniyatlarini chegaralanib bormoqda.

Keyingi vaqtlarda qishloq ho'jalik ekinlarini hosildorligini oshirish va tuproqlar unumdoligini oshirish maqsadlarida rizobakteriyalardan *Bradyrhizobium*, *Azotobacter*, *Azospirillum* va *Rhizobium* avlodi vakillaridan foydalanishga alohida e'tibor berilmoqda. Chunki, bu avlodlar vakillari boshqa rizobakteriyalarga qaraganda o'simliklar uchun optimal miqdorlarda azot va bir qator fiziologik faol moddalar, jumladan fitogormonlar - auksinlar, gibberellin tabiatli moddalar sintezlaydi, tuproqlardagi qiyin eruvchan fosfatlarni harakatchan shakllarga o'tkaza oladi. Bakterial o'g'itlar tuproqning oziqalik rejimiga ta'sir etuvchi foydali mikroorganizmlarning rivojlanishiga yordam beradi. Mikroorganizm va bakteriyalardan biologik usulda tayyorlangan bu o'g'itlarning

ta'sirchanligi bakteriyalarning turiga va uning tugri qo'llanishiga xamda sharoitga bog'lik.

Shu boisdan ushbu magistrlik ilmiy tadqiqot ishimda tuproq unumdorligini oshirishda *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalari shtammlarining ustida ilmiy tadqiqot-ishlari olib bordim.

Tadqiqot maqsadi va vazifalari: ilmiy ishdan asosiy maqsad *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalarining kulturalarini toza holda ajratib olish, ularni morfologik, fiziologik biokimyoviy xususiyatlarini o'rganish, ajratilgan shtammlar asosida tayyorlangan bakterial preparatlarni qishloq xo'jaligida foydalanib ularni tuproq unumdorligini oshirish maqsadida foydalaniladi.

Shu boisdan quyidagilar amalga oshirilishi lozim bo'lgan vazifalar sifatida belgilab olindi:

- *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalarining shtammlarini ajratib olish;
- ajratib olingan shtammlarning morfologik, fiziologik va biokimyoviy xususiyatlarini o'rganish;
- Qishloq xo'jalik ekinlaridan unumli hosil ko'tarish jarayonini va tuproqda mikrobbiokimyoviy jarayonlarni boshqarish.
- tuproq sharoitida mikroorganizmlar tarkibini o'rganish va mikroorganizmlar faoliyatini boshqarish.

Tadqiqot uslubiyati va uslublari: Kulturalarni o'stirish va saqlashda asosan №79 ozika muxitiga (g/l)- mannit -10,0; drojjevoy ekstrakt – 1,0; K_2HPO_4 - 0.5; $CaSO_3$ – sledi; NaCl – 0,1; pH 7.0; $MgSO_4$ – 0,2; agar-agar – 20,0, dist. suv-1 l, agar-20, pH-7.0) dan foydalanildi. Tekshirishlarni asosan MBI-3 yorug'lik mikroskopida olib bordik (LOMO, Rossiya). Kulturalarni bo'yashda fuksin va Kongo qizil bo'yog'idan foydalanildi. Shtammlarning morfologik-kultural va fiziologik-biokimyoviy xususiyatlari umumiy qabul qilingan mikrobiologik usullar yordamida Berdji aniqlagichi asosida aniqlanadi. Bakterial kulturalar suyuq ozuqa muhitiga ekib, 28-30°C haroratda, 36-48 saot davomida mikrobiologik chayqatgich yordamida minutiga 180-200 aylanma harakatda o'stirildi.

Ilmiy yangiligi: Ajratib olingan *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalarining morfologik, fiziologik va biokimyoviy xususiyatlari o'rganildi.

Bakteriyalarning o'sishi va yuqori hosil to'plashi uchun me'yoriy o'stirish biotexnologiyasi ishlab chiqildi va ozuqa muhiti tanlandi. Hujayralar sonining tez ko'payishi, yorug'lik, harorat va muhitdagi ozuqa moddalarning miqdoriga bog'liqligi aniqlandi.

Ishning amaliy ahamiyati: Tadqiqotlar asosida *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalari asosida tayyorlangan bakterial preparatlarni qishloq xo'jaligida foydalanib ularni tuproq unumdorligini oshirish maqsadida foydalaniladi.

Natijalarning e'lon qilinganligi. Dissertatsiya ishining asosiy natijalari 2 ta maqola anjuman ma'ruzalarida e'lon qilingan.

Dissertatsiyaning tuzilishi va hajmi. Dissertatsiya ishi kirish, uchta bob, xulosa, ishlab chiqarishga tavsiyalar, qo'llanilgan adabiyotlar ro'yxati va ilovalardan iborat. Dissertatsiya ishi 83 iborat bo'lib, kompyuter uslubida yozilgan, 7 ta rasm va 9 ta jadvallarga ega. Qo'llanilgan adabiyotlar ro'yxati 45 ta.

Ish bajarilgan joy. Tadqiqot ishi Toshkent kimyo texnologiya instituti va O'zR FA Mikrobiologiya instituti, Mikroorganizmlar molekulyar biologiyasi va genetikasi laboratoriyasida bajarilgan.

Xulosa va takliflarning qisqacha umumlashtirilgan ifodasi: Olingan natijalarga asoslanib, *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalari asosida tayyorlangan bakterial preparatlarni qishloq xo'jaligida foydalanib ularni tuproq unumdorligini oshirish maqsadida foydalaniladi.

I BOB. ADABIYOT MANBALARI SHARHI

1.1. TUPROQ UNUMDORLIGINI OSHIRISHNING BIOLOGIK ASOSLARI

Biz yashab turgan davrda ekologik muammolar qanchalik dolzarblashib borayotgani hammaga ma'lum. Bu muammo agroekotizimda, xususan tamorqalarida mehnat qilayotganlar uchun ham ayniqsa sezilarlidir. Bunga sabab, tuproq unumdorligini oshirish, hatto uni pasaytirmasdan saqlab turish uchun zarur bo'lgan organik va mineral o'g'itlarni yetishmasligi bilan bog'liq. Oqibatda ekologik toza maxsulot yetishtirishning muammolari kundan-kuga oshib bormoqda.

Shu o'rinda tuproq unumdorligini oshirishda biologik omillardan foydalanish zarurligi tobora yorqinroq sezilib qoldi.

Xo'sh, "tuproq unumdorligini oshirishning biologik omillari" deganda nima tushiniladi?

Tuproq unumdorligini oshirishning biologik asoslari eng avvalo o'simliklarni mineral oziqlanishini boshqarishga yo'naltirilgan bo'lib, bu jarayon tuproqdagi mikroorganizmlarning rivojlanishini mo'tadillashtirish orqali amalga oshiriladi.

Mikroorganizmlarning o'zi nima? Mikroorganizmlar – eng kichik jonivorlar bo'lib, ularni oddiy ko'z bilan ko'rish imkoniyati yo'q. Ularni kattaligi millimetrning milliondan bir ulushi bilan o'lchanadi.

Mikroorganizmlar tabiatda juda ham katta ishlarni amalga oshiradilar. Ular inson paydo bo'lgan vaqtdan boshlab, ularning oxirgi kunigach u bilan birga yashaydilar. Inson va hayvon jasadlari, o'simlik qoldiqlari ham mikroorganizmlar yordamida parchalanadilar. Mana shuning uchun ham ularni sayyoramizning sanitarlari (tozalab turuvchilari) deb ham atashadi [3].

Tabiatdagi barcha o'simliklar tuproq orqali turli mikroorganizmlar bilan o'zaro munosabatda bo'ladi. Bu munosabatlar mikroorganizmlarning tuproq organik moddalarni parchalab, o'simlik uchun zarur bo'lgan mineral tuzlarni hosil qilishda, ildiz atrofida foydali mikroorganizmlar faoliyati natijasida biologik faol moddalarning hosil bo'lishi va uni o'simlik tomonidan o'zlashtirilishi, bu

moddalarning o'simlikka ta'siri natijasida o'sish va rivojlanishda o'ziga xos o'zgarishlar amalga oshishida namoyon bo'ladi. O'z navbatida har qanday o'simlikning ildizi tuproqda o'ziga xos moddalarni ajratib chiqarganligi tufayli ildiz atrofida o'ziga xos mikroorganizmlar biotsenozi hosil qiladi.

Natijada mikroorganizmlar ta'sirida o'simliklar rizosferasida ko'pgina kimyoviy va biokimyoviy jarayonlar ro'y beradi. Bu jarayonlardan eng ahamiyatlisi zamburug'larning xayot faoliyati davomida amalga oshadigan moddalar almashinishidir. Bu jarayonda hosil bo'lgan moddalarning eng muhimi o'simliklarning o'sishi va rivojlanishini tezlashtiradigan yoki sustlashtiradigan fiziologik faol moddalar bo'lishi fitotoksinlardir (Bilay, 1953; Mirchink, 1957,1959,1988; Berestetskiy 1978, Berestetskiy va boshqalar 1979; Sheraliev, 1980, 1984; Zuparov, 1984, va boshqalar) [4].

Tabiatda sodir bo'ladigan bir qator muhim voqealar - biogeotsenoz, tuproqdagi organik moddalarni minerallashtirish, ularni hayotiy zarur biologik (modda almashinuvi) jarayonlarda ishtirokini belgilash, mikroob senosi (ma'lum sharoitdagi mikroorganizmlarni tarkibi va faolligi) bilan belgilanadi [3].

Tuproq mikroflorasini aniqlashda, ularni tarkibi va o'ziga xosligini belgilashda, antropogen ta'sirlar sharoitida o'zgarishi va boshqa bir qator sharoitlarda mikrobn tuzilishi va faolligi (funktsiyasi) asosiy belgilovchi omil bo'lib xizmat qiladi [5].

Mikroorganizmlarni soni va sifatini mikroskop ostida, dinamikada tahlil qilinganda ularni doimiy emasligi va vaqti-vaqti bilan o'zgarib turishi isbotlangan. Mikroob massasini tez o'zgaruvchanlik davri, mo'tadillashib (stabilizatsiya) borishi bilan almashib turadi. Boshqacha qilib aytganda bir vaqtda mikroob massasi tez o'zgaradi, ba'zi-bir vaqtda esa o'zgarmasdan turadi va x.k. [6].

Tuproqning mikroob senosi (tarkibi) - bu biosferaning o'ziga xos reaktiv komponentidir. Uning yuqori reaktivligi fiziologik xilma-xilligi, o'sish tezligi, polifunksionalligi, oqibat natijada esa modda almashinuvi, mineralizatsiyalanishi jarayonidagi beqiyos ishtiroki bilan belgilanadi.

Mikrob senozi - mikroblar klassifikatsiyasining katta bir bo'lagi sifatida bir xil sharoitda yashab turgan mikroorganizmlar to'dasidir. Mikroorganizmlar uchun o'ta zarur sharoitlar: mikroklimit, suv rejimi, tuproqning geologik tuzilishi va oziqa moddalari hisoblanadi. Shu va boshqa omillar hisobidan mikrob senozi ma'lum biotsenozdagi organik va mineral moddalar transformatsiyasida hamda biologik va nobiologik moddalarni biosferada o'zaro ta'sirida ishtirok etadi.

Qisqa qilib aytganda - mikroorganizmlar doimiy ravishda tashqi muhitga ta'sir qiladigan va uning ta'siri ostida bo'ladigan tirik organizmlardir.

Tuproqda mikrob senozi xilma-xildir. E.N.Mishustin ularni zimogen, avtoxton, oligotrof, avtotrof guruhlariga bo'lib o'rganishni tavsiya qiladi. Bu guruhlar o'rtasidagi aloqadorlik doimiy o'zgarib turadi va ko'p ma'noda tuproqqa bo'lgan ta'sir bilan belgilanadi. D.N.Nikitin ekotizimda oligotrof mikroorganizmlarni roli katta ekanligini, ular tabiatda tarqalgan energiyani to'plash qobiliyatiga ega ekanligini e'tirof etadi.

Oxirgi yillarda tuproqdagi mikrob biomassasi haqida ko'proq fikrlar yoritiladigan bo'lib qoldi. Bunga bir necha sabablar bor, albatta. D.G.Zvyaginsev mikrob massasi va uni "aylanish" tezligi, tuproq xususiyatiga bog'liq (ya'ni - pH, namlik, harorat, aeratsiyaga) deb hisoblaydi. T.V.Tarvis tuproqda mikrob massasi to'planganda mikrob bilan o'simlik orasida oziqa muhiti uchun raqobat ketadi degan fikrni ilgari suradi. Mikrob biomassasini tez to'planishi, ularni energetik materiallar bilan ta'minlanganligiga bog'liq bo'lib, tuproq unumdorligidan xabar beradi.

Azot o'zlashtiruvchi mikroorganizmlarni tarkibi, ularni energetik resurslari, fiziologik faolligi, mikrob massasining miqdori, mineralizatsiya jarayoni va tuproq unumdorligi ko'rsatkichi haqida ma'lumot beradi.

Mikrob massasini to'planishi va parchalanishi, tuproqdagi azot miqdorini o'zgarishiga va o'simlikni oziqlanish sharoitiga to'g'ridan-to'g'ri ta'sir etib, tuproq unumdorligini oshishiga xizmat qiladi. Tuproqni fermentativ faolligi, ya'ni tuproqda yashovchi tirik organizmlarni fermentlarini o'ziga sorbsiya qilish xususiyati ham diqqatga sazovordir. Tuproqda bog'langan (immobilizatsiya

qilingan) fermentlar faolligi ular uchun diagnostik ko'rsatkich bo'lib xizmat qiladi. Tuproqda fermentlarni uchrashi va faollik ko'rsatishi, tuproqni biologik faolligi va unumdorligidan xabar beradi.

Mikrob senozi - o'z-o'zini boshqaruvchi biologik tizimdir. Bu tizimni mo'tadil faollik ko'rsatishi har xil guruhga mansub mikroorganizmlarni rivojlanishiga bog'liq bo'ladi. Shu o'rinda, tuproq doimiy ravishda tashqi muhit ta'siriga tabiiy va antropogen ta'sirga uchrab turishi, bu esa uning tarkibiy qismi bo'lmish mikroorganizmlarga ham ta'sir ko'rsatishini esda tutmoq lozim. Yangi ekologik tizimda mikroorganizmlar faolligi o'zgarib, uning imkoniyatlari tizimning dinamik rivoji uchun yetarli bo'lmay qolishi mumkin, Bunday sharoitda, tuproqdagi mikrobiokimyoviy jarayonlarni mo'tadillashtirish uchun ularni yo'nalishlarini o'zgartirish lozim bo'ladi.

Bunday imkoniyatlar, mikroblar tizimining ichki imkoniyatlarini chuqur tahlil qilish, ularni funksional xilma-xilligini o'rganish, geterotrof mikroorganizmlarni faolligini chuqur o'rganish orqali minerallanish va gumus moddalarini hosil qilish jarayonlarini tahlil etish kabi bir qator biokimyoviy jarayonlarni o'rganish orqaligina amalga oshiriladi. Faqatgina, tuproqdagi mikroorganizmlar guruhlarini, ularni faolligini o'zgartirish orqaligina tuproq unumdorligini va o'simlik hosildorligini oshirish mumkin. Mikrob guruhlarini faoliyatini boshqarish tuproq biotexnologiyasining asosini, uni mazmun va mohiyatini tashkil qiladi.

Tuproq hosildorligini oshirish va qishloq xo'jaligi ekinlaridan mo'l hosil bolishda, tuproq mikroorganizmlarini har tomonlama o'rganish va ulardan oqilona foydalanish eng muhim omillardan biridir.

Tabiat va tuproqda kechadigan biokimyoviy o'zgarishlarning aksariyati mikroorganizmlar ishtirokida sodir bo'ladi. Tuproqda kechadigan qaysi bir jarayonni olmaylik, albatta ularning mikroorganizmlar faoliyati bilan chambarchas bog'liqligiga amin bo'lamiz. Ekin ekiladigan yerlarda tabiiy tuproq hosil bo'lish jarayonida, yerni ishlash va unga o'g'it solish yoki boshqa hamma agrotexnika tadbirlari (sug'orish, zax yerlar suvini qochirish va boshqalar) bilan bog'liq

bo'lgan jarayonlarda va organik o'g'itlar tayyorlash, ularni saqlash hamda ishlatish jarayonlarida ham mikroorganizmlarning ahamiyati ulkan [8].

O'simliklarning ildiz atrofi xilma-xil mikroorganizmlarga boy bo'lib, bu mikroorganizmlar o'simlik ildizi ajratgan moddalarni o'zlashtiradi va ildiz atrofida turli xil organik hamda mineral moddalarni o'zgartirib, o'simliklarning o'sishi va oziqlanishiga katta ta'sir ko'rsatadi. Tuproq hosildorligini oshirishda boshqa mikroorganizmlar qatori zamburug'lar ham muhim rol o'ynaydi, ularning ko'pchiligi o'simlik qoldiqlarini parchalashda faol ishtirok etadi.

Tabiat va tuproqda kechadigan biokimyoviy o'zgarishlarning aksariyati mikroorganizmlar ishtirokida sodir bo'ladi. Tuproqda kechadigan qaysi bir jarayonni olmaylik, albatta ularning mikroorganizmlar faoliyati bilan chambarchas bo'liqligiga amin bo'lamiz. Ekin ekiladigan yerlarda tabiiy tuproq xosil bo'lish jarayonida, erni ishlash va unga o'g'it solish yoki boshqa xamma agrotexnika tadbirlari (sug'orish, zax yerlar suvini qochirish va boshqalar) bilan bog'liq bo'lgan jarayonlarda va organik o'g'itlar tayyorlash, ularni saqlash xamda ishlatish jarayonlarida xam mikroorganizmlarning ahamiyati ulkan [9].

O'simliklarning ildiz atrofi xilma-xil mikroorganizmlarga boy bo'lib, bu mikroorganizmlar o'simlik ildizi ajratgan moddalarni o'zlashtiradi va ildiz atrofida turli xil organik hamda mineral moddalarni o'zgartirib, o'simliklarning o'sishi va oziqlanishiga katta ta'sir ko'rsatadi. Tuproq xosildorligini oshirishda boshqa mikroorganizmlar qatori bakteriyalar xam muhim rol o'ynaydi, ularning ko'pchiligi o'simlik qoldiqlarini parchalashda faol ishtirok etadi [10].

Ma'lumki, tuproq unumdorligi va o'simliklar xosildorligi bir tomondan tuproqdagi organik moddalar zaxirasiga, ikkinchi tomondan moddalarni qayta ishlab o'simliklarning idizdan oziqlanishi uchun tayyor shaklga keltirib beruvchi mikroorganizmlar faoliyatiga bog'liq. D. S. Ibragimov va V. E. Shokirov, S. SH. Nurievlar (2002) ma'lumotlariga ko'ra, torfga immobilizatsiya qilingan rizoargin bakterial o'g'iti boshqali ekinlarga ishlov berishga mo'ljallagan bo'lib, 40-70 kg azotli o'g'it o'rnini bosadi. Shuningdek Nikitin tomonidan (2002y) biologik

o'g'itlarni tuproqdagi mikroorganizmlarning asosiy fiziologik guruxlarini bug'doy xosildorligiga ta'sirini o'rganilganda ularning foydali xususiyatlari aniqlandi.

E.A.Gubarev, E.E. Maksimova (2002) keltirgan ma'lumotlarga ko'ra bakterial preparatni qo'llashda ekish materiallarini suyuq biopreparatlar bilan inokulyasiya qilinganda uning transportirovka qilish uzluksizligi va yetarli porsiyada tutib turish imkoni paydo bo'lar ekan.

S.N. Nikitin va boshqalar (2002) tomonidan azotovit, baktofosfin, APM, azotovit bilan baktofosfin, azotovit bilan APM preparatlarining samaradorligini kuchsiz ishqoriy va o'rtacha qora tuproqlarda kuzgi bug'doyning L-503 navida o'rganilgan. biopreparatlar purkash yo'li bilan ekin oldidan ishlov berilgan. Tadqiqot natijalariga ko'ra azotovit preparati ammonifikatsiyalovchi bakteriyalarni sonini 2,2 marta, azotobakter va oligonitrofillarni esa 2,5-2,7 martagacha boshloqlarning sut shirali pishishi oldi davridagi massasining oshishiga sabab bo'lgan. Bug'doy o'simligi vegetatsiya davri mobaynida barcha variantlarda anaerob azotni o'zlashtirivchi mikroorganizmlar soni ortib borganligi kuzatilib, APM qo'llanilganda zambrug'lar, shuningdek bakteriyalarni miqdori 1,2-1,5 marta oshganligi qayd etilgan. Azotovit bilan baktofosfin preparati qo'llanilgan variantlarda xosildorlik 15,5%, baktofosfin bilan APM qo'llanilganda 10,1-14,6% gacha oshishi aniqlangan. Tajribalar davomida biopreparatlar tuproqning mikrobiologik faolligiga ijobiy ta'sir ko'rsatishi aniqlangan [11].

1.2. Dukkakli o'simliklar va rizobial bakteriyalar simbiozi

Dukkakli o'simliklar (*Fabaceae* oilasi) va tugunak bakteriyalar (rizobiylar) o'rtasidagi simbiotik munosabatlar organizmlararo eng yaxshi o'rganilgan tizimlardan biri hisoblanadi. Bu bir qancha sabablar bilan izohlanadi. Rizobial bakteriyalar (*Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mezorhizobium*, *Rhizobium*, *Sinorhizobium*) fakultativ simbiiontlar hisoblanib, ular *ex planta* (o'simlikdan ajralgan) holatda ham o'sa oladigan va barcha zamonaviy molekulyar-genetik usullar bilan tadqiq etish uchun qulay manba bo'lib hisoblanadilar. Dukkakli o'simliklarni tugunaklari o'simliklarning bir qator asosiy vazifalari: signal jarayonlari va genlar ekspressiyasi, hujayrani tabaqalanishi va organogenez, azot va uglerod almashinuvini tahlil qilish va boshqa jarayonlarni o'rganishda juda ham qulay modeli bo'lib xizmat qila oladi. Nihoyat, eng muhimi dukkakli o'simliklar va tugunak bakteriyalar simbiozini o'rganish ularning katta amaliy ahamiyati bilan ham bog'liqdir: ko'pchilik dukkakli o'simliklar asosiy qishloq xo'jalik ekinlari qatoriga kiradi, ularning hosildorligini oshirish esa bugungi kunning eng dolzarb masalalaridan biri bo'lib hisoblanadi [10].

Rizobiylar bilan o'simliklarning o'zaro munosabati, ularni yuqori darajadagi spetsifikligi (o'ziga xosligi) bilan tavsiflanadi (1-jadval).

Eng avvalo, simbioz munosabatlarini faqatgina dukkakdoshlar oilasiga xosligi (birgina istisno sifatida dukkaklilarga mansub bo'lmagan *Parasponia* o'simligini (*Ulmaceae* oilasi) rizobiylar bilan tugunak xosil qilishi), ikkinchidan, ko'pgina rizobial bakteriyalar dukkakdoshlarning chegaralangan yagona avlodiga mansubligi (*R.galegae*, *R.leguminosarum bv.trifolii*), yoki taksonomik jihatdan birmuncha yaqin avlodlar (*R.meliloti*, *R.leguminosarum bv viceae*) doirasidagina sodir bo'lishi bilan tavsiflanadi [11].

Dukkakli o'simliklar bilan rizobial bakteriyalar o'rtasidagi simbiozning rivojlanishi - murakkab ko'p bosqichli bo'lib, u to'rt guruh jarayonlardan iborat:

- Birinchi, dastlabki (yuqishdan oldingi) munosabat;
- Ikkinchi, tugunaklar morfogenezi;

- *Uchinchi, endosimbiontlar taraqqiyotining boshqarilishi;*
- *To'rtinchi, tugunaklarning azotfiksatsiya a'zosi sifatida faoliyat ko'rsatishini o'z ichiga oladi.*

Yuqorida ko'rsatib o'tilgan jarayonlarning barchasi bakteriyalar tomonidan ham, xo'jayin-o'simlik tomonidan ham qat'iy nazorat ostida turadi.

Dastlabki (yuqishdan oldingi signal) o'zaro munosabatlar

Har qanday simbiotik munosabatlarda hamkorlar o'rtasida molekulyar signallar almashinuvi sodir bo'ladi. Simbiozning boshlang'ich bosqichlaridagi signal organizmlarning erkin holatidan simbiotik munosabatga o'tishlarini ta'minlaydi, biroz keyingi boqichlarda esa - metabolitik va morfogenetik jarayonlar simbiozning faoliyat ko'rsatishini ta'minlaydi.

Signallar ko'pincha nishon-genlar transkripsiyasi va translyasiyasi darajasida faoliyat ko'rsatadi, bu esa simbiozni yuksak organizm genlari differensial ekspressiyasini o'rganish uchun juda qulay modelga aylantiradi [12].

**Tugunak bakteriyalar va dukkakli o'simliklar munosabatlarining
spetsifikligi**

Bakteriyalar	O'simliklar
<i>R.meliloti</i> ,	<i>Medicago</i> (beda), <i>Melilotus</i> (qashqarbeda), <i>Trigonella</i> (yo'ng'ichqa)
<i>R.leguminasorum bv.trifolii</i>	Trifolium (sebarga)
<i>R.leguminasorum bv.viceae</i>	<i>Pisum</i> (rus no'xat, oqburchoq), <i>Vicia</i> (vika), <i>Lathyrus</i> (no'xatak), <i>Lens</i> (yasmiq)
<i>R.leguminasorum bv phaseoli</i> (<i>R.etli</i>), <i>R. tropici</i>	<i>Phaseolus</i> (loviya)
<i>R.galegae</i>	<i>Galega</i> (kozlyatnik)
<i>Sinorhizobium fredii</i>	<i>Glycine</i> (soya)
<i>Mezorhizobium loti</i>	<i>Lotus</i> (lyadvnets), <i>upinus</i> (lyupin, bo'ri dukkagi)
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	<i>Glycine</i> (soya)

Signallar sintezi va ajralishi

Tugunak bakteriyalar va o'simliklar o'rtasidagi simbioz rizobiylarning o'simliklarning flavanoidlariga ta'siridan boshlanadi, bu esa bakteriyalarni virulentligini (***nod***, ***nodulation*** - ingliz tilidan- tugunak hosil bo'lishi) genlarini faollashishiga olib keladi. Mazkur genlar nazorati ostida rizobiylar tugunaklar taraqqiyotining boshlang'ich bosqichlarini jadallashtiruvchi lipo-xito-oligosaxaridlar ***Nod***-faktorlarini sintezlaydi. Hozirgi vaqtga qadar rizobiylarda 50 dan ortiq virulentlik genlari aniqlangan. Ulardan ba'zilar barcha rizobiylar uchun "umumiy" (tuzilishi va faoliyati bo'yicha bir xil) bo'lsa, boshqa birlari har bir tur yoki har bir shtamm uchun o'ziga xosdir. "Umumiy" ***nod*** genlar (***nodA***, ***nodB***, ***nodC***) dagi mutatsiyalar simbiozning dastlabki rivojlanish bosqichi -ildiz tukchalarining buralishi bosqichining buzilishiga (o'zgarishlariga) olib keladi. Xo'jayinga xos genlar (***nodH***, ***nodP***, ***nodQ***, ***nodZ***) mutatsiyalari natijasida odatda simbiotik munosabatlarning so'nggi, infeksiya iplar va tugunak meristemalari hosil bo'lishi bilan bog'liq bo'lgan bosqichlari buziladi.

Mazkur virulentlik genlari guruhlari orasidagi asosiy farqlar ularning har xil turga mansub rizobiylar o'rtasidagi ko'chishida ham yaqqol namoyon bo'ladi. Xo'jayinga xos genlarning ko'chishi donor shtammning xo'jayin-o'simligida retsipient shtammning tugunak xosil qilish xususiyatiga ega bo'lishiga olib keladi. "Umumiy" **nod** genlarning ko'chishida bunday holat kuzatilmaydi, agar retsipient o'zining "umumiy" **nod**-genlari o'zgargan (buzilgan) avirulent mutant bo'lsa, unda dastlabki ona o'simlik-xo'jayinda tugunak xosil qilish xususiyati tiklanishi kuzatiladi.

Ikkala guruh genlari ham indutsibel hisoblanadilar: ularning faolligini dastlab rizobiylarning o'simlik rizoferasiga tushgan vaqtidagina qayd etishga muvaffaq bo'lingan [13].

Dukkakli o'simliklar ildizlari yoki urug'laridan ajralib chiqadigan flavonoidlar bakteriya oqsili **NodD** bilan bog'lanadi, u esa qolgan **nod**-genlar (**nodD**- rizobiylarning alohida mustaqil ishlaydigan virulentlik geni) transkripsiyasini faollashtirish xususiyatiga ega bo'ladi. **nodD**- geni transkripsiyani boshqaruvchi genlar oilasining vakili bo'lib, bu oilaga juda yaxshi o'rganilgan **lysR** va **araC** genlari ham kiritiladi. **NodD** oqsilida ikkita domen: DNK bilan bog'lanadigan kuchli konservativ N-qism va taxminlarga ko'ra, flavonoidlar bilan bog'lanadigan C-qism mavjudligi aniqlangan. **NodD** oqsili rizobial hujayraning flavonoidlar o'tadigan ichki membranasi bilan bog'langan bo'ladi. Ular bilan munosabatga kirishgan **NodD** oqsili o'zining konformatsiyasini o'zgartiradi, natijada unda virulentlikning indutsibely genlari promotor qismida joylashgan konservativ ketma-ketlik "**nod-box**" bilan bog'lanish imkoniyati tug'iladi. Oqibatda mazkur promotorlarning RNK-polimerazaga o'xshash qismlari ko'payadi va ularning transkripsiyasi kuchayadi.

Virulentlik genlari faoliyatining oxirgi mahsuloti **Nod**-omillar bo'lib, ularni sintez qilish qobiliyati rizobiylarning noyob xususiyatidir. Bu omillar N-atsetilglyukozaminning 3-6 qoldig'i va 16-20 ta uglerod atomidan iborat bo'lgan to'yinmagan yog' kislota radikalini saqlovchi modifikatsiyalangan lipo-xito-

oligosaxaridlardan iborat (1-rasm). Mazkur omillar biosintezi quyidagi jarayonlarni o'z ichiga oladi:

1. *1-4- β -glikozidli bog'lar hosil bo'lishi bilan kechadigan N-atsetilglyukozamin (NodM-oqsili nazorati ostida fruktozadan sintezlanuvchi) ning polimerizatsiyasi. NodC oqsili katalizlaydigan mazkur reaksiya xitin oligomerlari hosil bo'lishiga olib keladi;*
- 2) *glyukozaminning «reduksiyalanmaydigan» qoldiq qismini R1 holatda (NodV bloki tomonidan katalizlanadi) deatsetillanishi va yog' kislotasi qoldig'ini azot atomiga birikishi (NodA oqsili katalizlaydi);*
- 3) *hosil bo'lgan lipo-xito-oligosaxarid modifikatsiyasi (Nod – omilning po'stloq qismi); vodorod atomlari «reduksiyalanadigan» va «reduksiyalanmaydigan» uchlarda turli xil radikal (fukozil, sulfat, metil, atsetil va h.k.) larga joylashadi.*

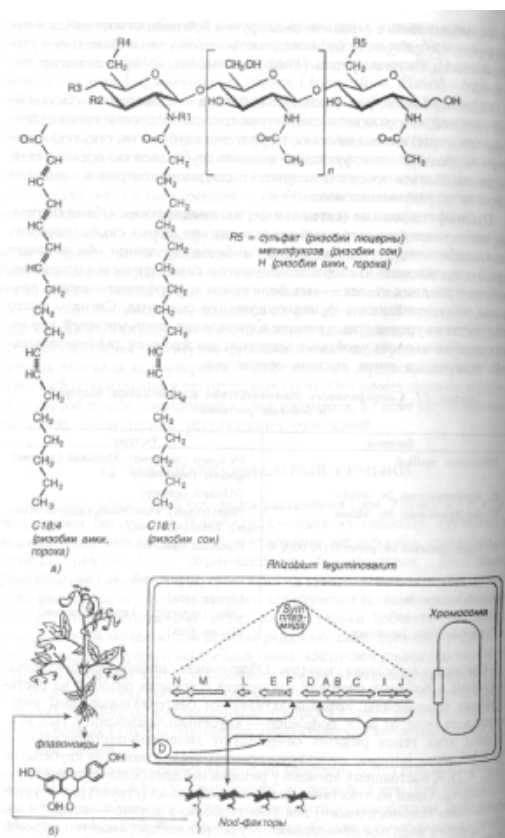
Shuni ta'kidlash lozimki, Nod – omil biosintezining mazkur bosqichlari Nod-genlarning turli guruhlar tomonidan nazorat qilinadi: po'stloq qismining sintezi «umumiy» Nod-genlar nazorati ostida bo'lsa, uning modifikatsiyasi esa - xo'jayinga xos genlar nazoratida bo'ladi.

Nod-omillarning tozalangan juda ham kam atigi 10^{-8} – 10^{-12} M miqdori simbiozni shakllanishining dastlabki bosqichlari: ildiz tukchalarining buralishi; tugunak meristemalarini paydo bo'la boshlashi; ba'zi dukkakkilar (beda) da esa hattoki tugunaklar gistogenezing boshlang'ich bosqichlari kabi jarayonlarni jadallashtiradi.

Nod-omillarni 5-10 minut davomida *Vicia sativa* o'simligiga ta'sir ettirilganda, 1 soatdan keyin sodir bo'ladigan ildiz tukchalarining deformatsiyasiga (shakl o'zgarishi), 3 soat o'tgach esa, ildizning shimuvchi qismlaridagi ildiz tukchalarining yarmidan ko'prog'ining shakl o'zgarishlariga olib keladi. Nod-omillar chaqiradigan dastlabki biokimyoviy reaksiyalar (inokulyasiyadan 10 minut o'tgach sodir bo'ladigan), ildiz tukchalari hujayra membranasining qutbsizlanishi (depolyarizatsiyasi) va epidermis hujayralarida ion oqimlarining modullanishi hisoblanadi [13].

расм - 1.2.1.

Tuganak bakteriyalar va dukkakli o'simliklar orasidagi o'zaro signally tizim.



Shuni qayd etish kerakki, Nod-omillar – bu barcha simbiotik o'zaro ta'sirlarning a'loqalarining o'ziga xosligi (spetsifikligini) ma'lum darajada aniqlaydigan signallardir. Bunda xo'jayinga xos genlar nazorati ostida amalga oshiriladigan Nod-omillarning modifikatsiyalari muhim rol o'ynaydi. «Reduksiyanadigan qism» da R6 holatining sulfatlanishi qashqarbeda o'simligi rizobiylari (*R. meliloti*) uchun xos bo'lib, u «gomologik» xo'jayinda kechadigan boshlang'ich simbiotik reaksiyalar induksiyasi uchun zarur bo'ladi, sulfat guruhlarning bo'lmasligi esa xuddi shu reaksiyalarning induksiyasiga sabab bo'ladi. Sulfatlanish jarayonini amalga oshiruvchi **Nod N** oqsilining faolligini mutatsiyalar oqibatida pasayishi *R.meliloti* bakteriyasini qashqar bedaga nisbatan virulentligini yo'qolishiga va vika o'simligi (*R. leguminosarum bv. viceae*) ga nisbatan simbiotik xususiyatiga ega bo'lgan **NodN** genidan ajralgan virulentlikni hosil bo'lishiga olib kelishi kuzatilgan.

Nod-omillarni modifikatsiyalarining xo'jayinga xoslik belgisini nazorat qilishdagi ishtirokining eng yaxshi o'rganilgan tomoni bu – **NodX** geni katalizlaydigan R6 holatining «reduksiyanuvchi qism»ida atselirlanishidir.

Bunday modifikatsiya no‘xat o‘simligining tugunak bakteriyalari (*R.leguminosarum bv viciae*) ga «afg‘on» no‘xatlarini zararlash (infeksiyalash) xususiyatini beradi.

Ma’lumki, «Afg‘on» no‘xatlari **Sym2** allellari bo‘yicha gomozigot bo‘lganliklari sababli mazkur bakteriyalar bilan inokulyasiyalanishiga moyilligi bo‘lmaydi. **NodX** geni saqlamagan shtammlarga bu genni ko‘chirib o‘tkazilganda, bu shtammlar atsetillangan **Nod**-omilni sintezlash qobiliyatiga ega bo‘ladilar va «afg‘on» no‘xati o‘simligida tugunak hosil qila oladilar. O‘simliklarning **Sym2** genlari nazorat qiluvchi chidamliligini engish xususiyati rizobiylarga **R6** holatini fukozillanishini belgilaydigan **NodZ** genini ko‘chirib o‘tkazilganda ham hosil bo‘lishi kutilmagan xodisa bo‘ldi. Bu gen soya tugunak bakteriyalaridan ajratib olingan bo‘lib, u «afg‘on» no‘xatlarida hattoki eng dastlabki simbiotik reaksiyalarni ham chaqira olish xususiyatiga ega emas [14].

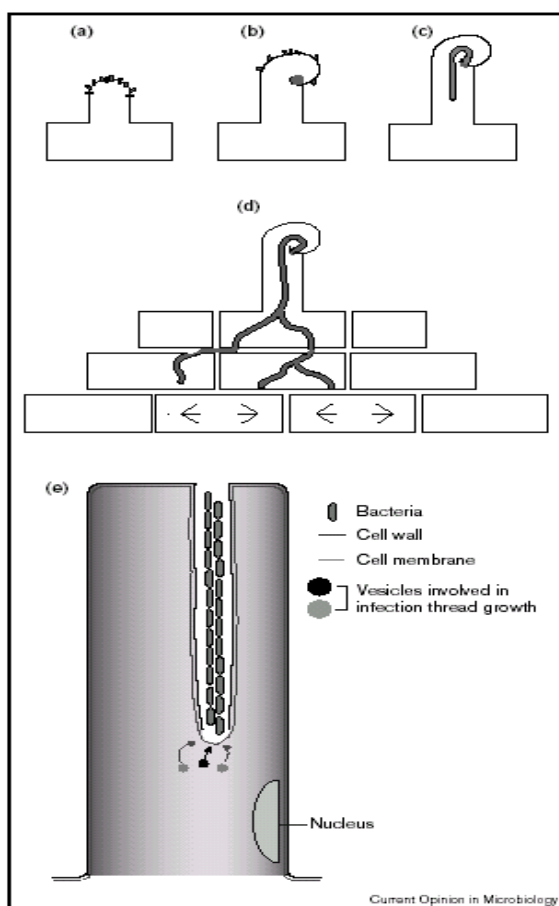
1.3. Tugunaklar xosil bo'lish jarayoni, tugunak va rizosohali bakteriyalar dukkakli va qishloq xo'jaligi o'simliklari rizosohasida, tuproqning sho'rlanishi azotli ozuqlanish o'zgarishi va tuzli stressda o'simlik rivojlanishining turlari

Tugunaklarni xosil etishda bakterial lipopolisaxarid – Nod-faktorning signal molekulasini ta'siri talab etiladi. Barcha turdagi rizobiylar Nod-faktorlari ayni bir xil asosiy kimyoviy tuzilishga ega, biroq ular bir biridan oligosaxaridli karkaslarga bog'liq dukkakli guruhlar borligi va uzunligi hamda lipid harakatchanlikka to'yinganlik darajasi bilan farqlanadi [15].

O'simliklarning tugun xosil bo'lish vaqtida Nod-faktor bilan induksiya qilinishgan javoblari tugunchak kurtagi xosil bulishi uchun ichki po'stloqda hujayralar bo'linishi initsiatsiyasini, o'simlik genlari induksiyasini, kalsiy eritmasi (konsentratsiya)ning o'zgarishi, ildiz tukchalarining qiyshayishi va uning o'ralib ketishini o'z ichiga oladi [10]. Manbalarda keltirilishicha, bedaning kasallanishi rizobial bakteriyalar ildiz tukining ikki hujayrali devori orasida tushib qolgan paytdan boshlanadi. Bu shakli o'zgargan (deformatsiyalashgan) ildiz tuki keskin egilgan yoki chirmalgan bo'lsa xosil bo'ladi va ildiz tukiga biriktirilgan

bakteriyalar siqilgan hujayra devorlari o'rtasida ushlangan bo'ladi (rasm 1.3.1). Bunday joylarning kasallanish initsiatsiyasi paydo bo'layotgan o'ramaning xosil bo'lishi uchun ildiz devorining ichkariga bo'rtib chiqishi birga kechuvchi ildiz tuki hujayra devorining tuzilmaviy o'zgarishlarini, shuningdek ildiz uchiini o'sishida o'ramaning bo'rtib chiqishini o'z ichiga oladi.

Rasm - 1.3.1.



Dukkakli usimliklarda infeksiyon tola xosil bo'lishining sxematik tasviri:

- (a)** S. Melilotining o'suvchi ildiz tukiga birikishi.
- (b)** Nod-omillar ta'siri ostida, ildiz tuki o'raladi va bakterialar mikrokoloniyasini ushlab oladi.
- (c)** Ildiz tuki hujayra devori mikrokoloniya joylashgan joyda bo'rtib chiqadi va ildizning uchlari o'sganda ildiz tukining pastiga tomon tortiladi.
- (d)** Infeksiyon tolalar tarmoqlarga bo'linadi va bo'linib, tugunchak primordiyasi meristemasini xosil qiluvchi ichki qobiq hujayralari yo'nalishi bo'ylab o'sadi. Mitotik rasmlar eng pastki hujayrada mitozaning ushbu hujayralardagi initsiatsiyasini ko'rsatish maqsadida chizilgan.
- (e)** (c)da ko'rsatilgan ildiz tukining kattalashtirilgan tasviri. Infeksiyon toladagi bakteriyalar ildiz tukining tashqi tomonida joylashganligini topologik nuqtai nazardan ko'rsatish maqsadida tukning bukilganligi kattalashtirilgan.

Bakteriyalar tolaning uchi tomonidan kurtak xosil qilib, membranalı o'ralgan bakteriya sifatida tugunak hujayrasiga kirguniga qadar ildizning topolik tashqarisida qoladilar. Mazkur o'rama, yoki boshqacha so'zlar bilan infeksiyon tola, ildiz tukining hamda ildiz tuki hujayrasining (epidermal hujayra) tanasining ichiga qarab tomon o'sadi Infeksiyon tola ichidagi rizobiylar o'sadi va o'ramani bakteriyalar bilan to'ldirib bo'linadi. Vaqt o'tishi bilan bakteriyalar infeksiyon tolalar to'ridan chiqadi, shu tarzda, tugunchak hujayralari sitoplazmasiga kirib, hujayra sitoplazmasi tomonidan yutib olinadi; so'ng ulardan atmosfera azotini to'plashga qodir bakteroidlar hosila bo'ladi. Agar rizobiylar ildiz tuklariga biriki olib, Nod-omillarni yashirsa, bu bosqich o'simlikka kirish uchun qurilmasi hisoblanadi. Muvaffaqiyatli kirish ildiz tuklarining shakli o'zgarishi (deformatsiyasi) hamda infeksiyon tolanı po'stloq hujayra devorining bo'rtib chiqishi orqali initsiatsiyalash uchun o'simlik hujayra devori o'sish yo'nalishi o'zgarishiga olib keladi. Hujayralar shakli hamda o'sish yo'nalishidagi mazkur asosiy o'zgarishlar o'simlik sitoskeletining muhim o'zgarishlaridan kelib chiqadi. Aktin depolimerizatsiyasi ildiz tukchalarining Nod-omil bilan qayta ishlangandan so'ng kuzatiladigan eng dastlabki ta'sirlardan biri hisoblanadi.

Tugunak hosil bo'lish initsiatsiyasi vaqtida, ichki po'stloq ildiz hujayralari Nod-faktorga hujayraviy sikl va ko'ndalang bo'linishini takroran amalga oshiradi va bu bilan tugunak va meristema kurtagi o'sishini tezlashtiradi. Tashqi po'stloqda

rivojlanayotgan tugunchak ustida ildiz hujayralarining bir yoki ikki ustunlari bo'lina boshlaydi. Sitoplazma hujayraviy bo'linish vaqtida bo'linish vaqtida bo'lgani kabi hujayra chetidan markazga tomon yo'nalishda harakatlana boshlaydi, biroq shundan so'ng hujayralar rivojlanmaydi va ko'rinishidan hujayra siklining G2-fazasi bosqichida to'xtaydi [10].

Rizobiyalar tuproq bakteriyalarining nisbatan uncha katta bo'lmagan qismini tashkil etadi. *Rhizobium* va *Bradyrhizobium* shtammalari rizosohadagi bakteriyalarning 0,1-8,0 % va ular biomasasining 0,01-0,14 % tashkil etishi ko'rsatilgan. Rizobiyalarning soni omillarga bog'liq tarzda 1 g. tuproqqa 10^3 - 10^7 hujayra doirasida o'zgarishi mumkin [1].

Hududdagi dukkakli o'simliklar tuproqdagi rizobiylar taqdiriga ancha sezilarli ta'sir ko'rsatishi mumkin. Bu quyidagilar bilan izohlanishi mumkin: a) rizobiyalar bilan metabolizatsiya qilinuvchi ildiz eskudatlarining nisbatan nomaxsus ta'siri; b) tugunchaklardagi rizobiylarning ko'payishi va tuproqqa chiqazilishi; v) o'simliklarning tuproq populyasiyasidan rizobiylarning ma'lum bir genotiplarini "tanlash" qobiliyati. *Rhizobium* va *Bradyrhizobium japonicum* shtammalari tuproqda xo'jayin yo'qligida ham uzoq vaqt davomida mavjud bo'la olsada, xo'jayinning *Rhizobium*ning maxsus biotiplariga ta'siri ko'rsatilgan. masalan, no'xat o'simliklarida *R.leguminosarum* bv. *viceae* populyasiyasi *R.leguminosarum* bv. *phaseoli* populyasiyasiga qaraganda 3 marotaba ko'proq bo'ladi. Loviya ekilgan qo'shni maydonda vaziyat aksincha bo'lgan. Beda va hashaki no'xatda *R.leguminosarum* bv. *viceae* va *R.leguminosarum* bv. *trifolii* shtammalari taqsimoti tahlilda ham shunga o'xshash ma'lumotlar olingan [1]. Dukkakli o'simliklar rizosohasi sharoitlarining unga xos bo'lgan rizobiylar uchun alohida ajratib olinganligi to'g'risidagi ma'lumotlar o'zaro zid hisoblanadi. *R.leguminosarum* bv. *viceae* shtammalari no'xat eksudatlaridagi gomoserindan foydalanishi mukinligi bunday ajratilganlik isbotidir. Rizosoha sharoitlariga nisbatan o'ziga xoslik darajasi turli organizmlarda farqlanadi. Rotamsted stansiyasi sharoitlarida *R.leguminosarum*ning yashovchanligi o'simlik xo'jayin mavjud bo'lmaganda 1 g. tuproqqa 10^4 - 10^6 ujayra darajasida bo'ladi. Ayni vaqtda

tuproqda *S.meliloti*ning borligi birlamchi xo'jayinga bog'liq bo'ladi. Soyani (dukkakli o'simlik turi) dukkakli bo'lmagan o'simlik (raps, tritikale) bilan almashlab ekishda 4 yil mobaynida o'simlik xo'jayin bo'lmaganda *B. japonicum* shtammalari titrasida jiddiy kamayish aniqlanmagan. Bunday uzoq vaqt yashovchanlik polisaxaridlarning himoyaviy ta'siri bilan bog'liq bo'lishi mumkin, garchi bu moddalar tuproq sharoitlarida o'zgarmas bo'lmasada [1].

Sinszyan (Xitoy) ning sho'rlangan dalalarida o'suvchi *Medicago sativa* va *Melilotus spp*dan ajratib olingan 42 rizobial izolyatlardan, 40tasi *Sinorhizobium meliloti* sifatida belgilangan. Oqsillar raqamli taksonomiyasi va SDS-PAGE elektroforezasi yordami bilan mazkur izolyatlarning pH 10,5 da o'sishi mumkin bo'lgan va 2,5-4,0 % NaCl ga chidamli turli guruhlar ajratilgan [7].

Beda novdalari bo'ylab ifloslanish bilan bog'liq enterobakteriyalar kolleksiyasi, ATSS 14028 shtammlari *Typhimurium Escherichia coli K-12*, *Salmonella enterica* serotipi, va makkajo'xori endofiti, *Klebsiella pneumoniae* 342, yashil fluoressent oqsil bilan belgilangan, va ularning rizosohani va ichki tomonlar hamda o'simliklar kovagini kolonizatsiya qilish qobiliyati solishtirilgan. Bu shtammalar ularning endofit kolonizatsiyasiga (egallab olishga) nisbatan qobiliyatlari bilan juda farqlanadi, *K.pneumoniae* 342 va *E.coli K-12* tegishlicha eng yaxshi va eng yomon mustamlaka qiluvchi mikroorganizmlar bo'lgan. Garchi infeksiyon tavsiflar har bir shtamm uchun turlicha bo'lsada, *Salmonella*ning barcha bakteriyalari inokulyumning 10^2 hujayralari titrida (cfu) o'simtalarining ichki tomoni va kovagini egallab oladi. Ko'pchilik shtammlarda endofitnoy egallash bilan rizosoha egallanishi o'rtasida to'g'ridan-to'g'ri korrelyasiya kuzatildi. Bu natijalar mazkur shtammlarning o'simlikka kirishi uchun muhim shtamma o'ziga xos xususiyatlarini ko'rsatadi. Beda yon ildizlari yoriqlarining jiddiy egallanishi kuzatiladi va bu ushbu yoriqlar bakteriyalarning o'simlikka kirish joyi ekanligini tasdiqladi. Inokulyumning pastki titralarida, *Salmonella*-endofit *Medicago truncatula* o'simligi dmi1 simbioz mutanti rizosohasini va ichki tomonlari hamda kovagini *Medicago truncatula* o'simligining yovoyi turiga qaraganda nisbatan yuqori sonlarda egallagan. Aftidan, *Medicago truncatula*

endofit yo'li (kirish) *Sinorhizobium meliloti* yoki mikorizal qo'ziqorinlar yordami bilan simbiotik infeksiyadan mustaqil bo'lgan mexanizm bo'yicha amalga oshiriladi [8].

Manbalarda issiqxona sharoitlarida mikrotizimda «tuproq-o'simlik» ta'sirining o'simlik turlari, tuproq va bakterial inokulyant xosil bo'lishining o'simliklar ildizini egallab oluvchi mikrobial turkumini aniqlash (xosil bo'lishiga) ta'sirini o'rganishga doir ma'lumotlar keltiriladi. Ikki turdagi o'simliklar, beda (*Medicago sativa*) va javdar (*Secale cereale*) turli hududdagi qishloqxo'jalik maydonlaridan olingan va almashlab ekish tarixi bilan o'zaro farqlanuvchi alohida ikki turdagi tuproqda o'stirildi. Tajribalar variantlari geni lyusiferaz xatkash bilan belgilangan *M.sativaning* simbiotik sherigi *Sinorhizobium meliloti* L33 shtammlarining 1 g. tuproqda 10^6 (cfu) hujayralarda to'plangan. Mikroblar turkumi beda rizosohasidan 10 haftadan so'ng javdardan 11 haftadan keyin to'plangan. *S.meliloti* L33 populyasiyasi beda rizosohasida o'z miqdoriga ko'ra javdarnikidan 10-100 ko'proq edi. Oldingi beda ekinida beda tugunaklarining 80 % mahalliy bakteriyalar (tuproq tarkibida bo'lgan) tomonidan egallangan, ayni vaqtda boshqa tuproqda o'sgan bedada tugunaklar faqat (90% oshiqroq) *S.meliloti* L33 shtammi tomonidan egallangan edi. Ishda qo'llangan barcha usullar shuni ko'rsatdiki, qishloq xo'jalik o'simliklarining turi mikrobial turkumni belgilovchi asosiy omil hisoblanadi va tuproq ta'siri minimal ahamiyatga ega [9].

Erkin yashovchi rizobiyalar ularning sho'rga chidamliligi bilan farqlanadi. SHunday qilib, Acacia, Prosopis va Leucaena ajratib olingan rizobial shtammalar 500-850 mM NaCl dosh bergan, *R.meliloti* esa 300-700 mM NaClga bardosh bergan. Ko'plab mikroorganizmlar osmoadaptatsiyasi kaliya (K^+) ionlari hamda molekulyar massalarning ma'lum diapazoniga ega bir yoki bir nechta organik eritmalarini («o'zaro mos eritmalar») o'z ichiga oladi. Mazkur eritmalar o'sish muhitining osmotik bosimini bir meyorda saqlash hamda hujayraning tekislanishi uchun harakatlantiruvchi kuchni ta'minlaydigan hujayra turgor bosimini quvvatlash uchun ko'plab konsentratsiyalarda to'planadi. Tuzning yuqori eritmasida (konsentratsiyasida) (300-400 mM NaCl gacha), hujayraichi erkin

glutamat darajasi ayrim rizobiy hujayralarida oshadi, masalan, *R.meliloti* va *L.leucocephala* dukkakli daraxtida [15]. Rizobial hujayralarning sho'rlanishga boshqa bir fiziologik javobi ekzopolisaxarid va lipopoli-saxarid hujayralarning sintez strukturasidagi o'zgarishlar bo'lib, bu qishloq xo'jalik ekinlari va dukkakli daraxtlardan ajratib olingan rizobiylar uchun qayd etilgan edi [16]. Sirtqi antigen polisaxaridlar va lipoolisaxaridlarning tuz stressida o'zgarishi dukkakli-rizobial o'zaro ta'sirini o'zgartirishi yoki unga salbiy ta'sir ko'rsatishi mumkin. Lipopolisaxaridlar dukkakli o'simliklarning ildiz tugunchaklari o'sishida juda muhim [17]. Sho'rlanishga rizobial bardoshlilik mexanizmlari identifikatsiyasi sho'rlanish sharoitlari uchun oldingi simbiotik ma'lumotlardan (sifatlardan) oshuvchi rizobial shtammalarni tanlash va qurish uchun zarur. Shuningdek NaCl chidamlilikda zarur bo'lgan bakterial genlar ekspressiyasini manipulyasiya qilishning simbiotik ta'sirini yaxshilash imkonini beradi [19].

Beda foydalanishiga ko'ra muhim va har tomonlama o'simlik bo'lganligi bois, undan foydalanishning ko'plab usullari olimlar tomonidan tadqiq etilmoqda. Masalan, atmosfera azotini (odatdagidek) utilizatsiya qilish o'rniga tuproq azotini utilizatsiya qiluvchi yangi beda navi ishlab chiqildi. Bu nav SHimoliy Dakotada poezd halokatidan so'ng o'g'itlardan tozalash uchun foydalanilgan. Beda to'kilgan o'g'itning nitratlarini yo'qota olgan va ularni ifloslangan tuproq va suvdan ketkizgan. Olimlar shuningdek beda tomirlari neft va ma'lum bir kanserogen birikmalarni yo'qota oladigan mikroorganizmlar uchun yaxshi atrof muhitni yaratishini aniqladilar. SHunday qilib, beda mazkur birikmalar bilan ifloslangan hududlarni qayta tiklash va tozalash uchun ekilishi mumkin.

Bugungi kunda og'ir metallar ham kundalik (kundalik chiqindilar, avtomobil gazlari), ham sanoat chiqindilar shaklida atrof muhitni ifloslantirmoqda. Bu o'rinda ularning amaldagi konsentratsiyasi (PDK) odatiy xlorid-sulfat sho'rlanishdan ancha past va bunda og'ir metallar ham o'simliklarning er usti qismida (poyalarida, barglarida va boshqalarda), ham ildiz tizimida to'planishi mumkin. Og'ir metallar bilan ifloslanishni o'ziga xos «sun'iy sho'rlanish» sifatida

baholash mumkin bo'lib, bunda metallar atrof muhit ob'ektlarining va biologik ob'ektlar ichida to'planadi.

Neft ifloslanishi, o'z navbatida, tuproqni qat-qat qilish hamda tuproqni nafas oluvchi va mikrobiologik faolligini kamaytirishdan tashqari, shuningdek, normal suvalmashinuvi jarayonlarining kechishini buzadi va bu bilan namlik yetishmovchiligini keltirib chiqaradi, bu esa ham o'simliklarga, ham tuproq mikroorganizmlariga ta'sir qiladi.

Sho'rlanish yerning butun quruqlik maydonining bir milliard gektariga ta'sir qiladi va bu ekin ekiladigan erlarning 60 % tashkil etib, sug'oriladigan erlarning uchdan bir qismini o'z ichiga oladi [11].

Biologik nazorat sho'rlangan yerlarni qayta tiklashda foydali. O'simliklar tuproqni qoplab oladi va uni quyoshdan, bug'lanish pasayishidan himoya qiladi va bu bilan sho'rlangan suvning tiklanayotgan maydon yuzasiga chiqishini kamaytiradi. O'simliklar tuproqni eroziyadan ham himoyalaydi. Tuproqqa chidamli ko'pyillik qishloqxo'jalik ekinlari odatda tiklanayotgan (reabilitatsiya qilinayotgan) yerlarda ekiladi [12].

Tabiatda kuzatiladigan sho'rlanish ikki turdagi natriy tuzlari – xlorid va sulfat tufayli kelib chiqadi. Ayrim mualliflar fikricha, natriy sulfat natriy xloridga qaraganda kuchliroq ingibitor ta'sir ko'rsatadi. Na_2SO_4 tuzi bilan sho'rlanishga duchor bo'lgan suspensiyalar ekinlarning o'simlik hujayralarining o'sishi o'rganilganda SO_4^{2-} hujayralar ichida Na^+ ga qaraganda 60-70 marta ko'proq to'planishi aniqlandi. Ayni vaqtda Na_2SO_4 tuzi bilan sho'rlanishga duchor bo'lgan SO_4^{2-} ning hujayralarda to'plangan ionlari konsentratsiyasi NaCl ayni shunday eritmasida yetishtirilgan Cl⁻ kalluslardagi konsentratsiyasiga qaraganda 10-12 barobar yuqoriroq [13].

Jadval 1.3.1.

Tuzlanish bahosi va elektr o'tkazuvchanlik kattaligi

Tuproq chuqurligi (sm)	Sho'rlanmagan	Kam sho'rlangan	O'rtacha sho'rlangan	Kuchli sho'rlangan	Juda kuchli sho'rlangan

0-60	< 2 ds/m*	2-4 ds/m	4-8 ds/m	8-16 ds/m	> 16 ds/m
60-120	< 4 ds/m	4-8 ds/m	8-16 ds/m	16-24 ds/m	> 24 ds/m

Izoh: *ds/m = detsisimens bir metrga, elektr o'tkazuvchanlik o'lchov birligi (1 dS/m $\approx$ 10 mM NaCl)

Sho'rlanish holatlarida ko'plab o'simliklar tahlilida qayd etildiki [14], ularning o'sish tezligi fotosintez tezligidan ko'ra, asosan NaCl ta'sirchan bo'lgan. Fotomahsulot materiallari va ularning transporti matolarda NaCl v to'planishida buzilishi mumkin bo'lgan ikki turli faza hisoblanadi. Qayd etildiki, Atriplex o'simliklarida fotosintatlarning borligi NaCl konsentratsiyasi bilan 400 mM cheklanmaydi, xolbuki mazkur konsentratsiya o'sishni bosib turgan.

Shu kabi, jo'xori barglarida to'planadigan kraxmal miqdori kolichestvo kraxmala nakapliwaemogo v listyax sorgo ne sootvetstvovalo NaCl ta'siri ostida o'sishning meyoriga mos (proporsional) emas edi. Arpa barglari tuz bilan ishlov berilgandan keyingi birnecha soatda kraxmal to'planishining kuchayishi kuzatildi. Ko'proq transport va fotoasimilyatlardan foydalanilganlik, ularning mahsuloti emas fotosintezda cheklovchi omil vazifasini bajardi [13].

NO_3^- va NH_4^+ o'simliklar tomonidan yutiladigan tuproq azotining ikki asosiy shakli bo'lib, bulardan NO_3^- eng ustuvor hisoblanadi va odatiy dala sharoitlarida osongina yutiladi. O'simlik ildizlari bilan shimirilganidan so'ng NO_3^- o'simlik to'qimalari ichida NO_3 assimilyator fermentlari yordamida NH_4^+ gacha tiklanadi. Azot (N) tuproqqa ammoniy o'g'itlari yoki azot to'planishi natijasida xosil bo'luvchi NH_4^+ shaklida kiritilganda, NH_4^+ tuproqda nitrifitsatsiyalovchi bakteriyalar yordamida NO_3 gacha oksidlanadi. Qayd etilishicha, S_3 –o'simliklar NH_4^+ ga qaraganda ko'proq NO_3^- bilan to'yinadi, kislotali tuproqda o'suvchi hamda S_4 - o'simliklar asosan NH_4^+ bilan to'yinadi. Kislotali tuproqda NO_3 taqchil bo'lganligi bois, bunday tuproqda o'suvchi o'simliklar NO_3 dan farqli o'laroq, asosan NH_4^+ yutishga moyil bo'ladilar [9].

Sho'rlanish sharoitlarida yetishtirilgan o'simliklar eruvchan azotli birikmalar (aminokislotalar, amidlar, betainlar, poli-aminlar va boshqalar)

to'planganligini ko'rsatadi, va bu tuz stressida azot metabolizmining o'zgarganligini anglatadi. Sho'rlanishda o'suvchi o'simliklarda NO_3^- ni yutish va o'tkazish kamayganligi hamda azot metabolizmi asosiy fermentining ingibiratsiyasi kuzatiladi va bu o'simlik hamda uning hosilining sog'lom holati pasayishiga olib keladi. Tuproqdagi azotning ikki manbasi (NO_3^- va NH_4^+) ichida, NO_3^- ustuvor hisoblanadi va o'simlik ildizlari bilan oson yutiladi. NO_3^- va nitratreduktaza, NO_3^- assimilyasiyasining asosiy fermentlari darajasi, o'simlikning sog'lom holati bilan bevosita aloqador. Tuzli stress nitratreduktaza faolligining tegishli pasayishi bilan birga to'qimalardagi NO_3^- tarkibi ham kamayadi. Shunga qaramasdan, sho'rlanish sharoitlarida NO_3^- NH_4^+ ga qaraganda azotning eng yaxshi manbasi sifatida qaraladi. Sho'rlanishga chidamli guruch navi tuzga ta'sirchan navga qaraganda sho'rlanishda NO_3^- ko'proq yutilganligi va nitratreduktazaning yuqoriroq faolligini ko'rsatdi. Sho'rlanish NH_4^+ assimilyasiyasining GS/GOGAT yo'lini yopib qo'yadi va GDG (glutamat degidrogenazning) faolligining induksiyasini yuzaga keltiradi [13]. Eruvchan azot birikmalari (aminokislotalar, betainlar, poliaminlar va boshqalar) ning yig'ilishi tuzli stressga duchor bo'lgan o'simlik moslashuvchanligini uchun ahamiyatli, chunki mazkur birikmalar osmoregulyator vazifasini bajaradi va hujayra ichida maqbul ion kuchini ta'minlaydi [16].

Abssissa kislotasi fitogormoni (ABA) o'simlikning atrof muhitning ko'plab ta'sirlariga, shu jumladan suv yetishmovchiligi (qurg'oqchilik), sho'rlanish, shikastlanish va past harorat kabilarga moslashuvchanligini nazorat qiluvchi umumiy mediator ekanligi aytib o'tilgan edi. Yaqinda kDNK ABA kutubxonasidan bedaning mRNK indutsiyalangan uchta kDNK, pUM90-1, pUM90-2 va pUM91-4 ajratib olindi. Ushbu kDNK-klonlar o'zaro yuqori darajadagi gomologiya hamda ayrim ta'sirlar va ABA-indutsiyalashgan genlarining ma'lum bir maydonlari bilan izchillikning o'xshashligini namoyon etdi. O'simtalar past haroratda, qurg'oqchilik, tuz va shikastlovchi stresslar bilan, issiq shok bilan emas, qayta ishlanganda kDNK, pUM90-1ga xos bo'lgan mRNK indutsiyalashdi; induksiya past harorat bilan qayta ishlanganda yuqori edi. ABA

va ABA analogi mazkur genlar ta'sirchanligini tezda induksiyaladi, ayni vaqtda gibberellin kislotasi bilan qayta ishlash hech qanday induksiyaning keltirib chiqarmadi. Turli yoshdagi beda o'simliklari o'simtalarida pUM90-1ga mos bo'lgan ABA-genlar induksiyasi tahlili shuni ko'rsatdiki, bu genlar tadqiq etilayotgan barcha na'munalarda induksiyalashgan. Olingan barcha natijalar bir butunlikda ushbu kDNK-klonlar ABA va atrof muhitning boshqa ko'plab omillari bilan ta'sirlanuvchi oqsillar guruhini kodlashini va ABA hamda stress ta'sirchan genlar deb nomlanadigan o'simliklar genining yangi oilasiga mos kelishini ko'rsatmoqda [15].

Alfin1 kDNK bedaning (*Medicago sativa* L.) natriy xlorida chidamliligi (NaCl) bilan bog'liq farazdagi transkripsiya omilini kodlashi ko'rsatilgan ishlar ma'lum. Rekombinant oqsil NaCl-induksiyalovchi MsPRP2-gen promotori fragmentlari (qismlarini) kiritib DNK ketma-ketligini o'ziga xos tarzda bog'laydi. Alfin1dan oshiqcha mahsulot ishlab chiqaruvchi kalluslar, 171 mM NaCl mavjud bo'lganda o'sishni chegaralashga vektor-transformatsiyalangan nazoratga qaraganda ko'proq bardoshli bo'lib, Alfin1 ta'sir etuvchi kapsullar teskari yo'nalishda NaCl ta'siriga ko'proq moyil edilar. Alfin1dan oshiqcha mahsulot ishlab chiqaruvchi transgen o'simliklar to'g'ridan-to'g'ri (to'g'ri) yo'nalishda yaxshi o'sdi. Aksincha, teskari hisoblanuvchi transgen o'simliklar tuproqda yomon o'sdi, va bu bilan Alfin1 ta'siri o'simlikning normal rivojlanishi uchun muhim ekanligini namoyon etdi. Alfin1dan oshiqcha mahsulot ishlab chiqaruvchi transgen o'simliklar NaCl-chidamli o'simliklardan biriga mos bo'lgan sho'rga chidamlilikni namoyon etdi va bu bilan Alfin1 ham genning NaCl ga chidamliligini nazorat qilishida ishtirok etishini ko'rsatdi [17].

Gormonal qayta ishlashdan so'ng uzoq vaqt mobaynida sho'rlanishga duchor bo'lgan o'simliklar o'sishining kuchayganligi kuzatildi. Haqiqatan ham, o'sish regulyatorlari keng diapazoni NaCl keltirib chiqargan o'sish cheklanishini pasaytirishga qodir (jadval. 1.3.2.).

Jadval 1.3.2.

Fitogormonal qayta ishlash bilan NaCl yoki osmotik ta'sirga duchor bo'lgan o'simliklar o'sishi ingibiratsiyasining zaiflashuvi

O'simlik	Ta'sir (stress) turi	Qo'llaniladigan gormon	Jarayonga/o'simlik organiga kuchaytiruvchi ta'siri
Triticum aestivum	NaCl	GA (giberrelin kislotasi) IAA (IUK)	Quruq poyalar biomassasi Novdalar soni, ildiz uzunligi
Zea mays	NaCl	IAA (IUK)	Quruq erusti biomassa, ozuqa moddalarni yutish
Atriplex triangularis (galofit)	NaCl	GA (giberrelinovaya kislota)	O'sib chiqish, o'sish
Sueda maritima (galofit)	NaCl	GA (giberrelin yangi kislota) GA, CK (sitokinin)	O'sish O'sib chiqish
Wheat (pshenitsa)	Na ₂ SO ₄	IAA (IUK)	Poyalar hosildorligi
Triticum aestivum	Osmotik ta'sir (stress)	GA IAA (IUK)	Ildizlar uzunligi va poyalarning quruq biomassasi
Sorghum bicolor	NaCl	ABA (abssiss kislota)	O'sish
Trifolium pratense	Qurg'oqchilik	CK (sitokinin)	O'sib chiqish

Gormonal qayta ishlash orqali o'sishning oshishi mumkinligi to'g'risidagi fikrlar uning NaCl subletal konsentratsiyasi bilan cheklanmasligidan dalolat bermoqda. Aytish mumkinki gormonal metabolizmning buzilishi sho'rlanish sharoitlarida o'sishga to'sqinlik qiluvchi omil hisoblanadi deb aytish mumkin. Sueda maritim, obligat galofitda sho'rlanish sharoitlarida GA (giberrelin kislotasi) va CK (sitokinin) xosil bo'lishining eng yuqori ko'rsatgichi NaCl ning uning o'sishi uchun optimal konsentratsiyasiga muvofiqdir [17]. Boshqa olimlar ayni shu o'simlikda, yerusti qismida to'plangan abssiss kislotasi darajasi sho'rlanish bo'lmaganda o'stirilgan o'simliklarda eng yuqori ekanligini va 200 mM NaCl, uning o'sishi uchun NaCl optimal konsentratsiyasida eng kam darajada ekanligini ko'rsatdilar [18].

Sho'rlangan tuproqni tiklashning an'anaviy usullari gipsni, piritni va organik moddalar qoldiqlarini tegishli drenaj (yuqish) tizimi bilan qo'llashni o'z ichiga oladi. Mualliflar ishida ko'rsatilishicha, ko'plab mikroorganizmlar, ayniqsa azot to'plovchilar sho'rlangan tuproq xususiyatlarini o'zgartiradi va bu bilan ularning biotiklanishiga xizmat qiladi. Sho'rlangan tuproqdan ajralib chiqadi deb xabar berilgan sho'rlanishga chidamli mikroorganizmlarning asosiy guruhi *Klebsiella*, *Azotobacter*, *Xanthobacter*, *Alcaligenes*, *Azospirillum* va boshqalar kabi erkin yashovchi azot to'plovchi bakteriyalarni; *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Nodularia*, *Gloeocaps* sianobakteriyalarini, va *Rhizobium* simbiotik azot to'plovchilarning turlarini o'z ichiga qamrab oladi. Ta'kidlanganidek, erkin yashovchi azot to'plovchi bakteriyalar (*Klebsiella*, *Azospirillum brasilense* va *Azospirillum lipoferum*) o'rta va yuqori sho'rlanishli tuproqdan ajralgan [17]. Berilishicha, sho'rlanishga chidamli erkin yashovchi azot to'plovchi mikroorganizmlar tuproqqa sho'rlanishga duchor bo'lgan tuproq xususiyatini o'zgartirish (qayta shakllantirish) ga qodir qo'shimcha azot kiritishi mumkin [13]. Ma'lumotga ko'ra, arpa navining sho'rlanishga chidamli *Azospirillum* shtammi urug'lari inokulyasiyasi o'simlikning sho'rlanish sharoitlarida hosildorligini oshiradi [19].

Shu bilan birga, mualliflari simbiotik azot to'plovchi bakteriyalarning o'simlik o'sishi regulyatorlari – fitogormonlarni ishlab chiqarish qobiliyati mavjudligi ko'rsatilgan ishlar ham mavjud. *Cajanus cajan* dukkakli buta o'simligining ildiz tugunchaklaridan ajralgan *Rhizobium sp.* triptofan bilan birga o'sish muhitida ko'p miqdordagi (99,7 mkg/ml) indolil-uksus kislotasini (IUK) ishlab chiqarganligi aniqlangan. *Rhizobium sp.* Rizobiyning tez o'suvchi turiga qarashli bo'lib, 28 soat ichida o'sishning statsionar fazasiga etadi. IUK xosil bo'lishi glyukoza va glutamin kislota va nikel tuzlarini qo'shgandagi nazoratga qaraganda 653,3% oshadi [20].

Aynan mustaqil azotli ozuqlanish – simbiotik azot to'plash va o'simlik ildiz tizimining o'simlikni o'stiruvchi regulyatorlarni ishlab chiqaruvchi hamda sho'rlanish sharoitlarida o'simlik o'sishini kuchaytiruvchi tugunchak bakteriyalari

bilan qo'shma simbiozi natijasida fitogormonal faolligi oshishi hisobidan dukkakli o'simliklar o'simlik o'suvchi keng maydonlarni egallagan bo'lib, mikro va makrosimbiontlar simbiotik faolligi hisobidan atrof muhit ta'sirlariga qarshilik turib sho'rlangan yerlarda ham o'sishga qodir [21].

1.4.Dukkali o'simliklarning ta'sir (stress) sharoitlarida dukkakli-rizobial simbiozi, tugunak bakteriyalarning tuproqda osmoadaptatsiyasi

Turli tadqiqotchilar guruhlarining kuzatuviga ko'ra, tuz ta'siri (stressi) qishloq xo'jalik dukkakli o'simliklarining simbiotik azot to'plashiga salbiy ta'sir ko'rsatadi. Tugunaklar xosil bo'lishi ingibatsiyasi quruq modda to'planishining tegishlicha pasayishi ayni bir darajadagi sho'rlanishga ega soya o'simligida ham laboratoriya sharoitlarida, ham dala sharoitlarida kuzatildi [21]. Tuproq NaCl oshib borayotgan konsentratsiyalari *Glycine javanica* o'simliklarining tugunchak xosil qilishi va azot to'plovchi faolligini pasaytirdi [22]. Bada o'simligining (*Medicago sativa* L.) ildiz tukchalari va tugunchak xosil bo'lish infeksiyalari o'rganilganda simbiozning oldingi bosqichlari uning simbiozning keyingi bosqichlariga qaraganda tuzlanish va ishqorlanishga ta'sirchanligi qayd etildi [23]. Tuzlanishga duchor bo'lgan moshda (*Vigna aureus* L.), tugunak xosil bo'lishi va azot to'planishi pasaydi [24]. ILC 482 nut *Rhizobium*ning sho'rlanishga chidamli Ch 191 shtamm bilan inokulyasiya bo'ldi, sho'rlanish $4,0 \text{ dS m}^{-1}$ NaCl tugunchaklar xosil bo'lishini chekladi va 7 dS m^{-1} NaCl [25] ($1 \text{ dS/m} \approx 10 \text{ mM NaCl}$) da tugunchaklar xosil bo'lishi butunlay to'xtadi. *Glycine max* (soya)dan *Rhizobium* holatida, egallanish o'sib boruvchi sho'rlanish ta'siri ostida biroz o'zgardi, biroq tugunchaklar xosil bo'lishi va azot to'planishi 80 mM NaCl bo'lganda 90%dan oshiqroqqa bostirildi [26]. 80 mM NaCl gacha sho'rlanishda o'simliklar tuzga ta'sirchan genotiplarining yerusti qism hajmining 60 % ortiq va ildiz hajmining 50 % pasayganligi aniqlandi [27]. Soya navlarining sho'rlanishga chidamli ko'plab turlari mavjud. Sho'rlanishga chidamli soya navi $7,8 \text{ dSm}^{-1}$ NaCl sho'rlanishi bor ozuqlanish muhitida o'stirilgan sho'rlanishga chidamli o'simliklarga qaraganda yuqori azot to'planish hamda fotosintetik samaradorlikni ko'rsatdi. [27]. Ko'plab dukkakli o'simliklar va daraxtlar holatida «*Rhizobium*-dukkakli o'simligi» simbiozining va azot to'planishinigg arid sharoitlarga (sho'rlanish, qo'rg'oqchilik)ka adaptatsiyasi (moslashuvchanligi) ro'y berdi. Ma'lumki, dukkakli o'simliklar umuman olganda ta'sirchan yoki sho'rlanishga o'rta darajada chidamli hisoblanadi. Tuz ta'siri (stresii) dastlabki simbiotik

hodalarda, ayniqsa infeksiya tola bosqichida dukkakli o'simliklar tugunchak xosil bo'lishini kamaytiradi. Agar tugunchaklar hosil bo'lib bo'lgan bo'lsa, ularning rivojlanishi va harakati umuman olganda tuz ta'siriga (stressga) ta'sirchan bo'lmaydi [24]. Ikki o'zaro ta'sir qiluvchi tomonlar o'rtasida simbiozni ingibatsiya qiluvchi sho'rlanish darajalari simbiiontlar o'sishini individual tarzda ingibatsiya qiluvchilardan farqlanishi mumkin. Tuz ta'sirida tugunchaklar xosil bo'lishidagi farqlar tuzga chidamli *Rhizobium* va dukkakli o'simliklarni tanlab olish asosi sifatida ko'rilishi mumkin, chunki bu farqlantiruvchi samaradorlik bilan azot to'planishi va hosildorlikni o'zaro bog'lashi mumkin [23]. Ko'rsatilishicha, *Vicia faba* va *Phaseolus vulgaris*da dastlabki tugunchak xosil bo'lishi sho'rlanishga chidamli simbioz bilan bog'liq. Izohlanishicha, "*Rhizobium*–dukkakli o'simlik" barqaror assotsiatsiyasi sho'rlangan yerlarni arid sharoitlarda xosildorligini o'ttirish uchun yaxshi potensialga (imkoniyatlarga) ega [28]. Mineral azot bilan ta'minlangan turkcha no'xat va ozuqa dukkakli o'simliklar simbiotik azot to'planadigan o'simliklar hisobidan oziqlanadiganlarga qaraganda sho'rlanishga chidamliroq hisoblanadi [29]. Ayrim mualliflar ma'lumotiga ko'ra to'rt dukkakli o'simliklar (pigeonpea, chickpea, lentil, mungbean) sho'rlanishga chidamliligiga ko'ra farqlangan: sho'rlanishga eng chidamlisi pigeonpea bo'lib, uning xosildorligi ozuqa eritmasida NaCl/m⁻³ 48,6 molekulasida konsentratsiyasida (0,830 M NaCl) 50% pasayadi. Chickpea (turkcha no'xat) sho'rlanishga chidamliligiga ko'ra keyingi o'rinni egallab, uning xosildorligi NaCl/m⁻³ 27,4 molekulasida konsentratsiyasida (0,468 M NaCl) 50% pasaydi. Lentil (yasmiq) uchinchi o'rinni, va mungbean (mosh) – to'rtinchi o'rinni egallagan, xosildorligi NaCl/m⁻³ tegishli 22,59 (0,386 M NaCl) va 18,4 (0,314 M NaCl) molekulasida konsentratsiyasida 50% pasayishi kuzatildi [28].

Ko'plab tadqiqotchilar tuzli ta'sirning (stressning) ildizlarning turli rizobiylar tomonidan egallanishi va so'ng tugunchak xosil bo'lishiga ta'siri o'rganilgan. Ular tomonidan aniqlashicha, tuz stressi ildiz tukchalari tuzilmasining o'zgarganligi, ildiz tukchalarining o'ralish darajasining pasayganligi ildiz tukchalariga birlashtirilgan rizobiylar sonining kamayganligi, tugunchaklar sonining

kamayganligi va tugunchaklar hajmining kamayganligi aniqlandi. Bundan tashqari, to'plangan azot miqdorining tugunchaklar hajmiga qayta hisoblash ham tuzli stressda (ta'sirda) kamayadi [30]. Fougere va boshqalar erkin prolinning beda ildizi tugunchaklaridan ajralgan bakteroidlar ichida tuzli stress ta'siri ostida 8 marotaba oshishi kuzatildi [31].

O'simliklar tarqalgan joyda o'suvchi yovvoyi dukkakli o'simliklar atrof muhitning og'ir sharoitlariga duchor yetiladi. Bundan tashqari, qurg'oqchilik zavol topgan ekotizimlarning keyingi rivojlanishiga ko'maklashishda muhim ekologik omil bo'lgan «o'simlik-mikrob» simbiozlarini buzadi. Biologik azot to'plash azotni mazkur ekotizimlarga kiritishning asosiy yo'li hisoblanadi. «*Rhizobium*-dukkakli o'simlik» simbiozlari azot to'plovchi geterotrofalar va assotsiativ bakteriyalar hamda aktinorizal o'simliklar ("Frankia-Casuarina", "Frankia-Atriplex" simbiozlari) bilan qiyoslanganda arid sharoitlarida biologik azot to'plashning asosiy mexanizmlaridan biri hisoblanadi. Dukkakli o'simlik o'sishi nomaqbul sharoitlarda ham harakat qiluvchi simbiozni xosil qilishga qodir genetik o'zgartirilgan rizobiy yordamida yaxshilanishi mumkin. *Sinorhizobium* yovvoyi shtammidan (*Acaciada* tugunchaklar hosil qilishga va bir nechta antibiotiklarga, xususan, 4 % NaCl, pH yuqori va past birliklariga, mis va simob kabi og'ir metallarga 43° S ko'plab chidamlilikni namoyon etishga qodir) DNKning 10 Kb bo'lagini v *Rhizobium etli* (ia'sirchan shtamm)ga ko'chirishga muvaffaq bo'lgan bo'lgan mualliflar axboroti mavjud [33]. «BioTechnica International» kompaniyasi molekulyar-biologik usullari bilan modifikatsiya va *R.meliloti* nifA-genining kuchaytirilgan ta'siri yordamida bedaning *R.meliloti* nifA-mutantni shtammalari bilan inokulyasiyasida *R.meliloti* shtammlari bilan inokulyasiya qilingan nazorat o'simliklariga qaraganda biomassaning 7-15 % ga oshishiga erishdi [31].

Yovvoyi o'suvchi dukkakli o'simliklar rizobiysining qiziq qo'llanish holatlaridan biri bu mazkur bakteriyalarning qishloq xo'jalik dukkakli ekinlari uchun inokulyant sifatida qo'llanilishi hisoblanadi. Wange [32] rizobiylar (*Acaciadan* ajratib olingan) va er yong'oq, shuningdek gazmol o'rtasida samarali

simbioz hisoblanadi. Sudan o'simlik o'sish hududlarida o'suvchi *Acacia* va *Prosopis* ajralgan rizobiylar dukkakli o'simliklar, masalan, *Phaseolus vulgaris*, *Vicia faba* va *Medicago sativa* bilan samarali simbioz xosil qiladi [33]. Yovvoyi dukkakli o'simliklar (*Acacia nilotica*, *Sesbania sesban*) va o'tsimon dukkakli o'simliklar (*Alhagi murarum*, *Melilotus indicus*, *Trifolium resupinatum*) ajralgan rizobiylarning muayyan boshqoli dukkakli o'simliklar bilan simbioz xosil qilganligi kuzatilganligi ham qayd etiladi. Ajralgan shtammlardan 30 % yaqini 4ta dukkakli o'simlik (*Vicia faba*, *Vigna sinensis*, *Pisum sativum* va *Medicago sativa*) bilan samarali simbiozni xosil qiladi [34].

Dukkakli o'simliklarning sho'rlanishga chidamli rizobiy shtammalari bilan inokulyasiyasi tuz ta'sirida (stressida) ularning tugunchak xosil etishi va azot yig'ishini kuchaytirishi mumkin. Avstraliyaning sho'rlangan hududlarida o'suvchi *Acacia redolens*dan ajralgan rizobiylarining sho'rlanishga chidamli shtammlari tuproqning 80 mM NaCl sho'rlanish darajasida *A.redolens* va *A.cyclops*.da samarali tugunchaklar xosil etgan [40]. Tuproq o'simligida *Rhizobium* ning sho'rlanishga chidamli shtammi bilan inokulyasiya birikkan *Acacia ampliceps*ning o'sishi, tugunchak xosil qilishi va azot to'plashi (azot miqdori) 200 mM NaCl gacha bo'lgan sho'rlanish darajasiga chidamli bo'lgan [41]. Turli agroiklim hududlaridagi 850 mM NaClga chidamli *A.nilotica* dan ajratilgan rizobiylar 150 mM NaCl da *Acacia* daraxtlarida, samarali azot to'plovchi tugunchaklarni xosil etadi [42]. Mazkur ma'lumotlar rizobiyning sho'rlanishga chidamli shtammalri sho'rlanishga chidamli dukkakli o'simliklar tugunchaklarini xosil bo'lishiga olib kelishi hamda o'rta darajadagi sho'rlanishli tuzli tuproqda azotto'plovchi simbiozlarni xosil qilishi va bu bilan ular o'suvchi sho'rlangan tuproq xosildorligini oshirishi mumkin. Qurg'oqchilikka chidamli rizobiylar arid va yarimarid yerlarda dukkakli o'simliklarni ishlab chiqarishda qo'llanildi [43].

Arid sharoitlarda tuproqning yuqori harorati ham erkin yashovchi mikroorganizmlarga, ham rizobiylarning simbiotik hayotiga salbiy ta'sir qiladi [34]. Ko'pchilik rizobiylar uchun o'simliklar o'sishining harorat optimumi diapazoni 28-31° C tashkil etadi, va ko'plab rizobiylar 38° C da ham o'sishga

qodir emas, biroq rizobiyning *Acacia* va *Prosopis* yog'ochli dukkakli o'simliklaridan ajralgan ayrim shtamlari tegishli 40 va 44° C yaxshi o'sgan [36]. Rizobiylarning issiqlik ta'sirida yashovchan ayrim shtammlarda plazmidalarni yo'qotish va tugunchak xosil qilish uchun zarur bo'lgan hujayravii polisaxaridlarning o'zgarishi oqibatida o'zining tugunchak xosil qilish qobiliyatini yo'qotishi mumkin [45].

Rizosohali bakteriyalar (rizobakteriyalar) tuproq hududi o'simlik ildizlari ta'siriga uchrovchi rizosohada yashaydi. Rizosoha dinamik (o'zgaruvchan): uning davomiyligi (hududi) va xususiyatlari tuproqning jismoniy va kimyoviy xossalari, iqlimiy va tuproqdagi suvda o'simlik tufayli yuzaga keluvchi o'zgarishlar, tuproq mikroblar populyasiyalarining tarkibi va zichligi, va o'simliklar hamda mikroblarning metabolik faolligiga bog'liq. Rizosohali tuproq bakterial populyasiya zichligi tuproqning tutashuvchi asosiy massasiga nisbatan 10-200 marotaba ortiq bo'lgan yuqori mikrobial faollik hududi hisoblanadi [45]. Asosiy tuproq massasida mavjud bakteriyalardan farqli o'laroq, rizobakteriyalar o'simlik signallarini his etishi va unga javob qaytarishi mumkin, o'simlik hujayralari bilan ozuqa moddal bilan almashinishi, o'simlikning himoyaviy javobida zarar ko'rishi va o'simlik tolalarini egallab olishi, shuningdek patologiya yoki simbiozlar xosil qilib ularga bostirib kirishi mumkin. Ildizlar va rizobakteriyalar faolligi rizosohaning osmotikligini o'zgartirganligi bois, osmomoslashuvchan mexanizmlar rizobakteriyyalarning yashovchanligi va o'simlik ildizlari bilan o'zaro munosabatiga ta'sir etadi. Tahlil, rizosohali suv osmotikligi asosiy tuproq massasidan mutanosib suv hajmini oshiradi. Yashab qolish va ko'payish uchun bakteriyalar yuqori osmotikli atrof muhitga moslashishiga mo'ljallangan mexanizmlarga ega bo'lishi mumkinligini ko'rsatmoqda [44].

Odatda rizosoha o'simlik ildizlaridan (rizoplandan) bir necha millimetrga cho'zilgan bo'ladi. Turli tuzilishga ega tuproqlar kapillyar diametriga ko'ra farqlanadi, biroq odatda tuproq tirkishlarining ko'pchiligi diametri 1 mikrondan kam bo'lmagan teshiklarni tashkil etadi [43]. Tuproqning 3, 0,3 va 0,03 mikron diametrli silindrik teshiklari tegishli 102, - 103 i - 104 kPa ni yutishga teng

bo'lgan potensialni yarata oladigan deb qaralishi mumkin [39]. Berilishicha, Gram-salbiy bakteriyalar turgor bosimni 500 kPagacha saqlab turadi (sitoplazmatik osmotiklikni saqlab turish orqali atrof muhit osmotiklikdan 200 bosm ga oshiqroq bo'lgan darajaga etuvchi qiymatga etadi) [40]. Rizobakteriyalar diametri 1 mikrondan ko'proq bo'lgan teshiklar ichidagi suvga to'g'ridan to'g'ri kirishi mumkin, ularning osmotik quvvati diametri yuqoridagidan kichikroq bo'lgan suvdan 200 bosm parchalanish imkonini bermaydi.

Ildizlar tolasi va rizobakteriyalar rizosohaga organik material kirishiga ko'maklashadi. O'simlikning yoshi va atrof muhit sharoitlaridan kelib chiqqan holda o'simlik ildizi chiqindilari bilan ajraluvchi organik uglerodning umumiy miqdori o'simlik tomonidan xosil qilinadigan quruqlik massasining 20-30 % miqdorini tashkil etishi mumkin [35]. Suv stressi (ta'siri) va rizobakteriyalar borligi, ko'rsatilganidek ildizlar ajralishini kuchaytiradi. Ildizdan ajralib chiquvchi past molekulyar birikmalar tahlili shakar, organik kislotalar, aminokislotalar, vitaminlar, purinlar, nukleozidlar, fenol birliklar borligi va rizosohaning oshganligini ko'rsatdi [33]. Rizosohaning osmotikligini tuproq hamda hujayra yuzasi bilan bog'lliq bo'lmagan birikmalar belgilaydi.

Ko'pchilik tirik hujayralar atrof muhit osmotikligi o'zgarishlariga ularning ichki, sitoplazmatik osmotikligini moslashtirish orqali munosabat bildiradi. Hujayralar darajasi hujayra funksiyalarini buzmaganda keng diapazonda farqlanishi mumkin bo'lgan tegishli osmolit eritmalar sitoplazmatik darajasini (miqdorini) o'zgartirishga qodir. Ko'plab yaxshi tavsiflangan osmoregulyator mexanizmlar tegishli eritmalarining biosintizini, katabolizmini, yutish yoki chiqarib tashlash mexanizmini modullashtirish (o'zgartirish) vositasida ularning zarur darajasini ta'minlaydi. Osmoprotektantlar – bu yuqori osmotiklik muhitlarida bakterial o'sishga ko'maklashuvchi ekzogen eritmalaridir. Ko'pchiligi o'zi ta'sir ko'rsatuvchi sitoplazmaga o'tkaziladi yoki eruvchan eritmalarda transformatsiyalanadi.

Gram-salbiy hujayralar uchun sitoplazmatik hajmni va turgor bosimni saqlab turish shuningdek osmotik periplazmatik muhitga ham bog'liq. Gram-

salbiy bakteriyalarning gipoosmotik adaptatsiyasi asosan periplazmatik osmotiklikka ta'sir qiluvchi periplazmatik glyukanlar to'planishini o'z ichiga oladi [36].

Rizosoha ichidagi osmotik muhit ildizlarning egallanishi, infeksiyon tolalar rivojlanishi, tugunchaklar to'planishi va tugunchaklarning faol funksiyasini (nitrogenaz faolligini) ta'minlaydi. Rizobiyalar osmoadaptatsiya uchun o'simlik ildizlarining ichida va tashqarisida turli ehtiyojlarga to'qnash kelishi mumkin. Infeksiyon tola tizimi ustida turgor bosimning oshishi infeksiyon tolaning ichki o'sishiga ko'maklashadi [37].

Muayyan muhitda yuqori ion kuchi bilan o'sishda yoki osmotik shokdan so'ng ko'plab rizobial shtammlar kaliyni to'plashga qodir. Hujayra ichi K^+ tez oshishi uning Gram-salbiy enterobakteriyalardagi o'rnidan kelib chiqadi.

Periplazmatik glyukanlar bir qator Gram-salbiy bakterial urug'larda, shu jumladan *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Agrobacterium* va *Bradyrhizobium* kabilarda tavsiflangan [40, 41]. Mazkur glyukanlar β -1, 3 va β -1, 6 glyukozid birikmalara bilan bog'liq 10 ga yaqin glyukoz qoldiqlarga ega bo'lib, o'z xususiyatiga ko'ra *Bradyrhizobiumning* periplazmatik siklik β -1, 6–1, 3 glyukanlariga yaqin turadi.

Rhizobium va *Agrobacterium* siklik periplazmatik glyukanlarning molekulalari faqat β -1,2 glikozid birliklar bilan bog'liq 17-40 glyukoz qoldiqlarni o'z ichiga oladi. Periplazmatik glyukanlar o'rinbosarlar bilan moslashtirilishi mumkin. *Rhizobium* va *Agrobacterium* larda mazkur o'rinbosarlar fosfoglitserol va/yoki suksinil qismlarni o'z ichiga oladi.

*E.coli*larda bo'lgani kabi, periplazmatik glyukanlar ham past osmotik muhitda o'sish vaqtida faol ravishda *Rhizobium*, *Agrobacterium* va *Bradyrhizobium* larda sintezlashadi [20]. Bu periplazmatik glyukanlar hujayra hajmini tartibga solib turuvchi mexanizmga, osmotik kuchga va yoki periplazmatik muhitning ion kuchiga ta'sir ko'rsatadi mazmunidagi yondashuvni tasdiqlaydi [21].

Periplazmatik glyukan biosintezining osmotik regulatsiyasi *R.melilotida*, aftidan post-translyatsion miqyosda amalga oshiriladi. Bu, birinchidan, hujayralar

past osmotik muhitga o'tganda glyukan karkasi xromosom lokuslarining biosintezi va ko'chishi uchun javobgar bo'lgan *ndvA* va *ndvB* ekspressiyasining kuchaymasligida namoyon bo'ladi [38]. Ikkinchidan, siklik β -1,2 glyukan sintetaz faolligi past va yuqori osmotiklikda o'stirilgan hujayralardan ajralgan membran preparatlaridagiga mos [36].

Ugleroda va azotning boy manbalari sifatida, ildiz ajratmalar endlogen qo'shma eritmalarining rizobakteriyalar bilan sintezini ta'minlaydi. Buning ustiga, ildiz ajratmalar shuningdek rizobakteriyalar uchun osmoprotektantlar manbasi ham bo'lishi mumkin. Masalan, prolin va glyutamat odatda ildiz ajratmalarida aniqlanadi, ayni vaqtda prolin betain ko'p miqdorda beda urug'i ajratmalarida mavjud bo'lad [40].

V 1982 yilda, Hua va boshqalar [44] yuqori osmotiklikda glutamatning tuzga chidamli *Rhizobium sp.* WR1001 shtammi bilan akkumulyasiyasi haqida xabar berdilar. Bu olimlar farazicha, glutaminsintetaz (GS)/glutamatsintaz (GOGAT) yo'li tuz ta'siri (stressi) vaqtida glutamat biosintezi uchun juda muhim. Boshqa bir guruh olimlar, Yap & Lim keyinchalik hujayralar 0,2 M NaCl bor bo'lganda o'stirilgan bo'lsa *Rhizobium sp.* UMKL 20 ning tozalanmagan ekstraktlarida GS va GOGAT darajalari oshishini (7 va 10 marta) namoyon etdilar.

Ko'plab rizobial shtamlarda osmotik ta'sir (stress)ga javoban tregaloza akkumulyasiyasi aniqlangan. Smith va boshqalar ko'rsatishicha, tregalozaning to'planishi hujayralarning osmotik ta'siri (stressi) bilan bog'liq. Aksincha, bu bakteriya past osmotik chegarada glutamat to'playdi. YAMR texnikasini qo'llab Breedveld va boshqalar tregalozaning *R.meliloti* SU-47 va *Rhizobium leguminosarum* biovar trifoli TA-1 larda osmotik shok holatidagi sintezni kuzatdilar. Ularning tadqiqoti, tregaloza biosintezi glikogen va poli- β -oksimoyli kislota hujayraviy zaxira materiallari tugashi bilan bog'liqligini ko'rsatdi [45].

Glitsin-betain *R.meliloti* uchun potensial osmoprotektant hisoblanadi [35, 38]. Le Rudulier & Bernard [45] ko'rsatishicha, *R.meliloti* shtammalari osmotik shokka duchor bo'lganda glitsin-betainni yutish kuchayadi. *R.meliloti* tugunchak

bakteriyalari enterobakteriyalar bo'lmaganda glitsin betainni uglerod yoki azot manbasi sifatida foydalanish qobiliyatiga ega [45] Bernard va boshqalar [44] qayd etishicha, *R.meliloti* bakteriyalari glitsin-betain sekin asta dimetil-glitsin, sarkozin va oqibat glitsingacha demitiliratsiya qiladi. Bu tadqiqotlar, shuningdek *R.meliloti* glitsin-betaindan faqat past osmotiklikda uglerod yoki azot manbasi sifatida foydalanish qobiliyatiga egaligini ko'rsatdi. Aftidan, *R.meliloti* rizobial bakteriyalari o'zining ekzogenniy glitsin-betainni utilizatsiya qilish va shunday qilib qo'shma eritmani xosil qilish qobiliyati bois rizobiylar orasida yagona hisoblanadi.

Prolin-betain (staxidrin) *R.meliloti* uchun potensial osmoprotektant hisoblanadi, va prolin-betainni yutish hujayralar tomonidan ular yuqori osmotikka o'tganda kuchaytiriladi [15]. Le Rudulier va boshqalarning ko'rsatishicha, prolin-betain oqsilni bog'lovchi *R.meliloti* prolin-betain konsentratsiyasi bakteriyalar hujayralarining oddiy konsentratsiyastini 100 marta oshganda ham periplazmatik glitsin-betain uchun glitsin-betain bilan raqobatlashmaydi.

Aniqlanganidek glitsin-betain uchun, *R.meliloti* past osmotik muhitda o'sganda hujayralar prolin-betaindan uglerod va azot manbasi sifatida foydalanadilar [17].

Osmotik ta'sirga (stressga) javoban turli rizobiylar tomonidan tregalozaning to'planishi uning biosintezi orqali amalga oshirilsada, Smith va uning hammualliflari tomondan, ekzogen tregalozaning ilgari NaCl ta'siri (stressiga) duchor bo'lgan *R.meliloti*, o'simliklariga qo'shish uning hujayraichi akkumulyasiyasini kuchaytirishi aniqlandi. Shu mazmunda, Elsheikh va boshqalar ko'rsatishicha, ekzogenn tregalozani qo'shish NaCl yuqori konsentratsiyalari mavjud muhitda *Bradyrhizobium* ikki shtammi o'sishini kuchaytiradi. YAqinda, Talibart va boshqalar, ektoin shuningdek yuqori osmotik kuch sharoitlarida ham bir qator rizobial turlarning (*R.meliloti*, *B.japonicum*, *R.leguminosarum*) o'sishini kuchaytirishini namoyon etdilar. Ayni shu mualliflar oqsilni bog'lovchi periplazmatik glitsin betaindan farqlanuvchi *R.meliloti* da oqsilni bog'lovchi periplazmatik ektoinni aniqladilar [15]. Qayd etilishicha, ektoin ko'plab rizobiylar

(*R.meliloti*, *B.japonicum*, *R.leguminosarum*) uchun potensiyaviy osmoprotektant ta'siriga ega bo'lsada, u hujayralar ichida to'lanmaydi. Chamasi, ektoin qo'shma eritmalar biosintezi uchun fermentlarni kodlovchi genlarning transkripsion aktivatori sifatida ta'sir ko'rsatishi mumkin. Shu bilan birga, ektoin katabolizmi shuningdek glutamat kabi boshqa maqbul eritmalar to'planishini ta'minlashi mumkin [23].

1.5. Tugunaklar hosil bo'lishining avtoregulyasiyasi va azotning o'zlashtirilishi

Dukkakli o'simliklar himoya tizimlari orqali amalga oshiriladigan simbioz taraqqiyotining boshqariluvchi endosimbiont mikroorganizmlar rivojlanishini nazorat qilishda o'simliklarga yordam beradigan mexanizm turli tumanligini istisno etmaydi. Shuningdek dukkakli o'simliklarga xos tugunak hosil bo'lishi avtoregulyasiyasi mexanizmlari katta qiziqish uyg'otadiki, ular o'simliklarda ortiqcha tugunaklar hosil qilishni oldini oladi, bu esa o'z navbatida simbioz jarayonida hamisha tanqis bo'lgan energiyani tejash imkonini beradi. Dukkakli o'simliklar tugunak hosil bo'lishining birmuncha qat'iy avtoregulyasiya qilish xususiyatiga egaki, u sistemaviy xarakterga ega bo'lib, yer ustki qism vositasida amalga oshiriladi.

Ko'plab dukkaklilarda tugunak hosil bo'lishi avtoregulyasiyasi buzilishi bo'yicha mutantlar olingan. Ularni tanlab olishda o'ta ko'p tugunaklar hosil qilish $p(Nod^{++})$ fenotipik belgisi, ya'ni tugunaklarni «yovvoyi tipga» nisbatan 2-10 barobar ko'p hosil qilish xususiyatiga ko'ra tanlab olinadi. Odatda bunday mutantlar dastlabki o'simliklarda simbioz taraqqiyotini to'xtatadigan nitratlarning yuqori dozalari ishtirokida ko'plab tugunaklar hosil qiladi. Nod^{++} mutantlarda umumiy nitrogenaza faolligi (bitta o'simlikka nisbatan hisoblanganda) oshgan bo'lsa, o'ziga xos bo'lgan nitrogenaza fermentini faoligi (tugunaklar massasiga nisbatan) kamaygan bo'ladi.

Shuni ham ta'kidlash lozimki, ko'plab Nod^{++} mutantlarda o'simliklarning yer ustki massasining pasayishi kuzatiladi. Bu energiyaning katta qismini juda ko'plab azotfiksatsiya qiluvchi tugunaklarga sarflanishi bilan izohlanadi. Shunday qilib, mazkur mutantlar misolida endosimbiontlarning miqdorini nazorat qilish o'zaro munosabatning mutualitik xarakterini saqlab turishda muhim shart-sharoit ekanligi oydinlashadi. Agar bunday nazorat kamaytirilsa, garchi asosiy biokimyoviy jarayon, ya'ni simbiozning asosi (N_2 ning o'zlashtirilishi) buzilmasada, sheriklarning o'zaro munosabati parazitizmga o'tishi mumkin.

Simbiozning yakunlovchi bosqichi, ya'ni rizobiylarning faol azot o'zlashtirishi va jarayon mahsulotini o'simlikka eksporti ko'plab dukkakli o'simliklarda bakteriyalarning endotsitozi va bakteroidlarning shakllanishidan so'ng boshlanadi. Bakteroidlarda nitrogenaza fermenti sintezi faollashib, u umumiy oqsilning 30% ni tashkil qilishi mumkin. Biroq nitrogenazaning hosil bo'lishi tugunaklarning simbiotik azotfiksatsiya jarayonini ifodalaydigan asosiy, lekin yagona jarayon emas. Jarayonning boshqa xil ahamiyatlilari sifatida: nitrogenazaning molekulyar kisloroddan himoya tizimini shakllanishi, nitrogenaza kompleksini energetik ehtiyojlarini qondirish va azotfiksatsiya mahsulotlari assimilyasiyasini ko'rsatish mumkin (1.5.1-jadval).

Bu jarayonlarning barchasi o'simlik va bakteriyalar bilan birga amalga oshiriladiki, bunda simbiozning sheriklari o'rtasida strukturaviy va funksional uyg'unlashuvni ta'minlanadi [42].

Simbiotik azotfiksatsiyani ta'minlaydigan asosiy biokimyoviy jarayonlar

Jarayonlar	SHeriklarning hissasi	
	Mikrosimbiont	xo'jayin
Nitrogenaza jarayoni biogenezi	Nitrogenazaning kofaktorlari va oqsillari sintezi (nif-genlar), regulyator kaskadi (FixL J + FixK) shakllanishi	Nitrogenaza genlarining boshqa-rilishi ehtimoli (turli o'simliklarda nif-genlar induksiyasining o'ziga xosligi to'g'risidagi dastlabki ma'lumotlar mavjud)
Nitrogenazaning kisloroddan himoyalaniishi	Ikki komponentli regulyator tizimi FixL J va transkripsion aktivator nif A	Leggemoglobin oqsili va kislorodli to'siq
Tugunak energetik ehtiyojlarining qondirilishi	Dikarbon kislotalar (dct-genlarning) bakteroidlarga transporti, tugunakka xos sitoxromoksidaza cbb ₃ (fix NOPA, fix GHIS-genlari) ning sintezi	Ko'p miqdordagi fotosintat (saxaroza) larning tugunaklarga tomon transporti, S-metabolizmining tugunakka xos izofermentlari sintezi
Azotfiksatsiya mahsulotlari assimilyasiyasi	Ammoniyning o'simlik hujayrasiga eksporti (qisman alanin shaklida)	N-metabolizmning tugunakka xos izofermentlari sintezi

Nitrogenaza kompleksining biogenezi

Boshqa azot o'zlashtiruvchi mikroorganizmlar singari rizobiylarda, nitrogenaza oqsili tarkibini kodlaydigan nif NDK genlari, shuningdek uning kofaktorlari shakllanishi, sintezning boshqarilishi va etilishini belgilaydigan boshqa xil nif-genlar mavjud.

Rizobiylarda va simbiotik bo'lmagan azotfiksatorlarda nitrogenaza tarkibi genlari transkripsiyasi nif A genlari orqali faollashadi.

Shu bilan birga rizobiylarda simbiotik azotfiksatsiya uchun xos bo'lgan, ya'ni fixL, fixJ va fixK genlardan tashkil topgan boshqaruv tizimi aniqlangan. FixLJ genlari ikki komponentli regulyator tizimi (fixL membrananing oqsil-sensori,

kinaza va fosfataza faolliklariga ega, fixJ –transkripsiyaning sitoplazmatik fosforillangan regulyatori) ni kodlaydilar.

Bunday boshqaruv tizimining faolligi faqat mikroaerofil sharoitlarda amalga oshadi, chunki FixL O₂ sensori vazifasini bajaradiki, bu esa faqat gen ishtirokidagina amalga oshadi. FixK oqsili Crp-Fnr oilasiga mansub bo'lgan transkripsion regulyatordir.

Rizobiylarda azotfiksatsiyani boshqaruv tizimi, nitrogenazaning tarkibiy genlaridan tashqari, dctABD (ular azotfiksatsiya jarayonining asosiy energiya manbai bo'lgan dikarbon kislotalarining bakteroidlarga transportini kodlaydigan), fix NOPQ va fix GHIS (bakteroidlarning nafas zanjirida elektronlar transportini ta'minlaydigan cdd₃ tipdagi bakteroid sitoxromoksidazasi sintezini kodlaydigan) genlarning ekspressiyasini va genning biosintezini nazorat qiladilar.

Simbiotik bo'lmagan azotfiksatorlar rizobial tizimi nif genlarning bog'langan azot bilan repressiyasi uchun javobgar, ya'ni Klebsiedlaning nifl geniga xos bo'lgan elementlarni saqlaydi. Bu tugunaklardagi azotni o'zlashtirish jarayoni bog'langan azot miqdori oshiqcha bo'lgan sharoitlardagina amalga oshishi bilan bog'liq, tugunaklarning hosil bo'lishini va bog'langan azot miqdori me'yoridan ortiq bo'lganda azotfiksatsiya jarayonini boshqarishni esa xo'jayin - o'simlik boshqaradi

I bob bo'yicha xulosa

Aynan mustaqil (tuproqda azot bor-yo'qligidan qat'iy nazar) azotli ozuqlanish – simbiotik azot to'plash va o'simlik ildiz tizimining o'simlikni o'stiruvchi regulyatorlarni ishlab chiqaruvchi hamda sho'rlanish sharoitlarida o'simlik o'sishini kuchaytiruvchi tugunak bakteriyalari bilan qo'shma simbiozi natijasida fitogormonal faolligi oshishi hisobidan dukkakli o'simliklar o'simlik o'suvchi keng maydonlarni egallagan bo'lib, mikro va makrosimbiontlar simbiotik faolligi hisobidan atrof muhit ta'sirlariga qarshilik turib sho'rlangan yerlarda ham o'sishga qodir.

II BOB. TADQIQOTLARNING MANBA VA USULLARI

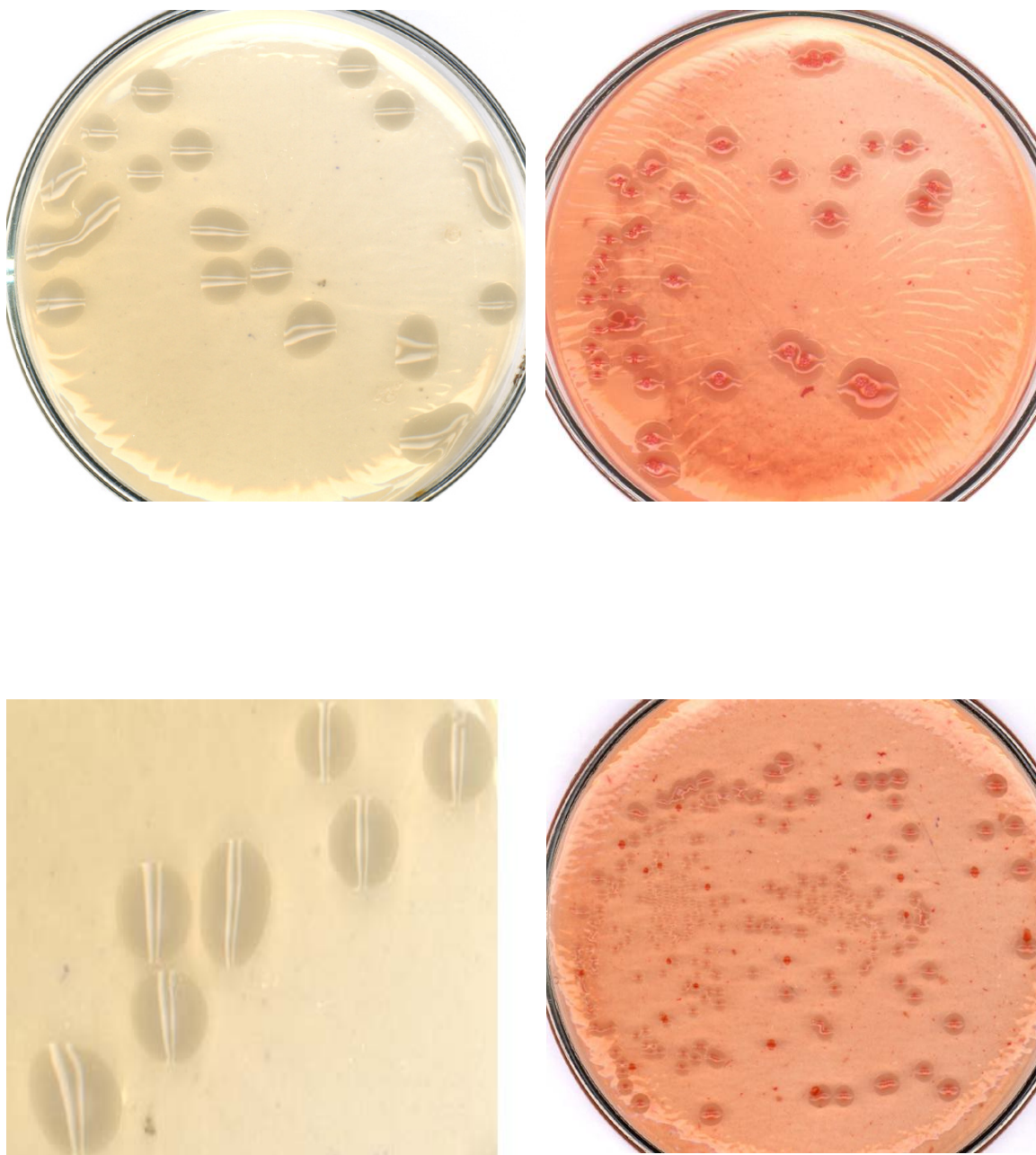
2.1 Tajriba uchun xom ashyo manbalari

Tadqiqotlar Toshkent kimyo texnologiya instituti “Biotexnologiya” kafedrası va O‘zRFA Mikrobiologiya instituti “Mikroorganizmlar molekulyar biologiyasi va genetikasi” laboratoriyalarida olib borildi.

Bradyrhizobium japonicum avlodiga mansub bakteriyalarni ajratish uchun quyidagi №79 oziqa muxitiga (g/l)- mannit -10,0; drojjevoy ekstrakt – 1,0; K_2HPO_4 - 0,5; $CaSO_3$ – sledы; NaCl – 0,1; rN 7,0; $MgSO_4$ – 0,2; agar-agar – 20,0, dist. suv-1 l, agar-20, pH-6,9) ekilib, 28° C haroratda 7 kun davomida qoldiriladi. Bir haftadan so‘ng ozuqa muhitda *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalarining o‘ziga xos koloniyalari hosil bo‘ladi (rasm - 1).

Bradyrhizobium japonicum bakteriyalarini Kongo qizil muhitida ham o‘ziga xos koloniyalar hosil bo‘ldi (rasm - 1). Kongo qizil muhitining tarkibi (% da): KH_2PO_4 - 0,05; $MgSO_4 \times 7 N_2O$ – 0,02; Na Cl – 0,01; drojjevoy ekstrak – 0,05; $FeCl_3 \times 6 H_2O$ - 0,0015; yablochno-kisliy natriy – 0,5; Kongo qizil, aloxida sterillanadi, ozuqa muxitiga kuyishdan oldin kushiladi – 0,004; agar-agar -2,0; distillangan suv; pH 7,0.

Shtammlarning morfologik-kultural va fiziologik-biokimyoviy xususiyatlari umumiy qabul qilingan mikrobiologik usullar yordamida Berdji aniqlagichi asosida aniqlandi [14]. Bakteriologik tozalangan shtammlar tarkibida 1 % kraxmal, mannit, ramnoza saqlagan suyuq Eshbi ozuqa muhitida ekilib, 28°C haroratda 7 kun davomida o‘stiriladi. Kultural suyuqliklardagi sifat o‘zgarishlari vizual aniqlanib, shtammlarning uglevodlarni o‘zlashtirilishi aniqlanadi.



rasm – 2.1.1

Koloniylarning “Kongo qizil” va bo’yalmagan ko’rinishi.



Rasm – 2.1.2.

**Ajratilgan shtammlarni kosyaklarda o‘stirish.
(31.10.1015 yil)**



Rasm – 2.1.3.

**Ajratib olingan toza kulturalar.
(29.03.2016.yil.)**

2.2. Tuproq namunalarining kimyoviy tarkibi tahlili.

Tuproq namunalaridagi umumiy fosfor, kaliy va azot Mesheryakov, azot va kaliyning o'zlashuvchan shakllari Machigin-Protasov, nitratlar miqdori Granvald-Lyaju, sho'rlanish (Cl^- , SO_4^{2-}) standart qabul qilingan usullari asosida amalga oshirildi. Gumus miqdori esa Tyurin usuli yordamida aniqlandi. Vodorod ionlari ko'rsatkichi (tuproq pH) OR-211/1 (Vengriya) pH metrida aniqlandi 2.2.1-jadval.

2.2.1-jadval

Tadqiqotlar uchun olingan tuproq namunalarining kimyoviy tarkibi

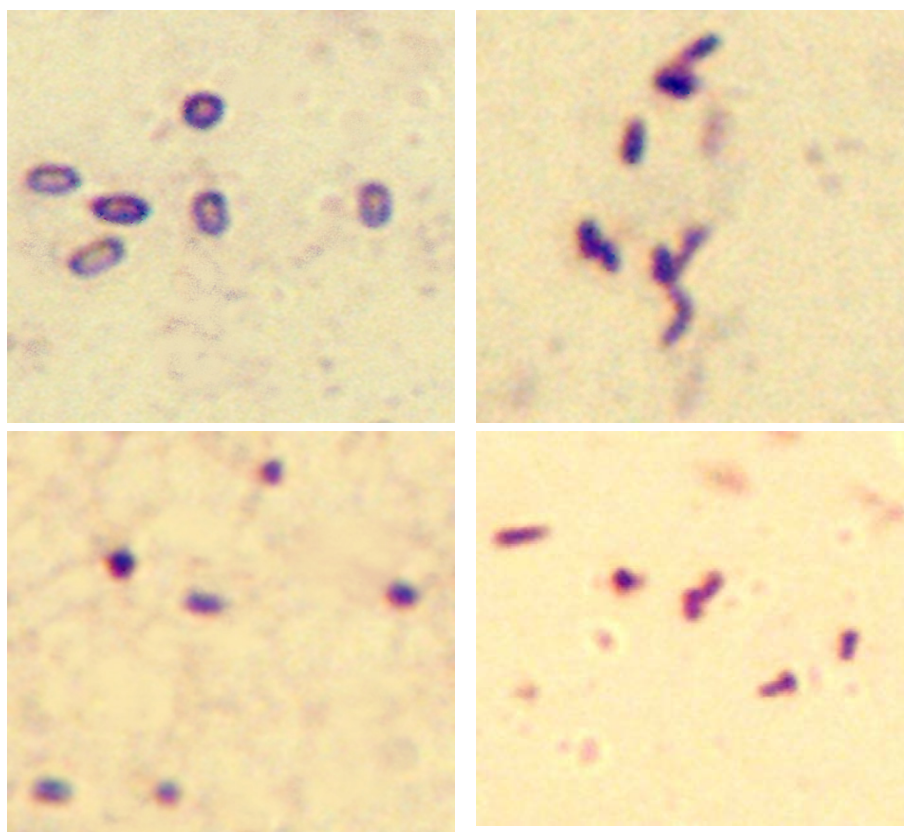
Joy nomi, tuman	Namuna olingan chuqurlik, sm	Gumus, %	Umumiy azot %	NO ₃ ⁻ mg/kg	P ₂ O ₅		K ₂ O	
					Umumiy, %	Harakatchan, mg/kg	Umumiy, %	Harakatchan, mg/kg
Sirdaryo	0-30	0,107	0,055	32,35	0,176	53,7	2,36	375
Sardoba	0-30	0,226	0,059	31,52	0,19	45,4	1,42	786
Qo'shko'pir	0-30	0,205	0,062	34,4	0,61	50,85	1,48	775
Gurlan	0-30	0,156	0,067	29,2	0,54	52,7	1,52	780

2.3. *Bradyrhizobium japonicum* shtammlarining sho'rlanish va og'ir metallarga chidamliligini aniqlash.

Shtammlarning sho'rlanishga chidamliligini aniqlash uchun adabiyot manbasida keltirilgan usul asosida amalga oshirildi. Shtammlar tarkibida 50 mMdan 1 M gacha NaCl saqlagan suyuq hamda qattiq Eshbi ozuqa muhitida 28-30⁰C haroratda 7 kun davomida o'stirilib, shtammlarning o'sishi kuzatildi. Suyuq ozuqa muhitlarida kultura suyuqligining o'zgarishi, qattiq ozuqa muhitlarida esa koloniyalarning hosil bo'lishi, o'lchamlari, rangi, o'ziga xos shilliq hosil qilishlari va hujayra titri asosida shtammlarning muayyan bir sho'rlanish sharoitlarida yashay olishlari xulosa qilinadi [12].

Rasm – 2.3.1

Bakteriyalarning elektron mikroskopda ko'rinishi



Shtammlarning og'ir metallarga chidamliligini aniqlash uchun shtammlar tarkibida 10, 20, 30, 40 va 50 mM Cu^{+2} va Co^{+2} tuzlari ($\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ va $\text{CoCl}_2 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) saqlagan Eshbi ozuqa muhitida 28-30⁰C haroratda, 7 kun davomida

o‘stirilib, shtamlarning o‘shishi kuzatildi. Shtamlarning o‘shish imkoniyatlari hujayra titri asosida hisoblandi.

Bradyrhizobium japonicum shtamlarining molekulyar azot o‘zlashtirish xususiyatlarini o‘rganish.

Shtamlarning azot o‘zlashtirish xususiyatlari (nitrogenaza faolligi) atsetilen-reduktaza usuli yordamida aniqlanadi. Suyuq Eshbi muhitida o‘stirilgan shtamlardan 10 ml namuna olinib, 10 ml li flakonlarga joylanadi. Flakonlar rezina tiqinlar bilan zichlangandan so‘ng shprints yordamida atsetilen yuboriladi. Tadqiq etilayotgan sistemadagi faol nitrogenaza hisobiga atsetilen etilenga qadar qaytariladi. Hosil bo‘lgan etilen olovli-ionli detektorli LXM-80 gaz xromatografida aniqlandi. Natijalar nanomollarda ifodalandi [19].



Rasm-2.3.2

Soya ildiz tuganak bakteriyalarining ko‘rinishi.

II bob bo'yicha xulosa

Bradyrhizobium japonicum bakteriyalarining morfologik-kultural va fiziologik-biokimyoviy xususiyatlari umumiy qabul qilingan mikrobiologik usullar yordamida Berdji aniqlagichi asosida aniqlandi. Tuproq namunalarining kimyoviy tarkibi tahlillari urganilgan namunalarning umumiy fosfor, kaliy va azot Mesheryakov, azot va kaliyning o'zlashuvchan shakllari Machigin-Protasov, nitratlar miqdori Granvald-Lyaju, sho'rlanish (Cl^- , SO_4^{2-}) standart qabul qilingan usullari asosida amalga oshirildi. Gumus miqdori esa Tyurin usuli yordamida aniqlandi. Bakteriologik tozalangan shtammlar tarkibida 1 % kraxmal, mannit, ramnoza saqlagan suyuq Eshbi ozuqa muhitida ekilib, 28°C haroratda 7 kun davomida o'stiriladi. Kultural suyuqliklardagi sifat o'zgarishlari vizual aniqlanib, shtammlarning uglevodlarni o'zlashtirilishi, sho'rlanish va og'ir metallarga chidamliligini aniqlandi.

III - BOB. OLINGAN NATIJALAR VA ULARNING MUXOKAMASI

3.1. Tadqiqot ob'ektlarining morfo - kultural, fiziologik va biokimyoviy xususiyatlarini o'rganish

O'rganilgan hamma shtammlar Gramm usulida bo'yalishi va morfologik belgilariga ko'ra grammanfiy bakteriyalar guruhiga tegishli ekanligi qayd etildi. Bradyrhizobium japonicum mahalliy shtammlarini hosil qiladigan koloniyalarining morfologik belgilarini o'rganish natijasida taxminan to'rtta morfologik guruhga ajratildi. Bu guruhlarning xarakterli belgilari quyidagi 3.1.1-jadvalda ko'rsatilgan.

3.1.1-jadval.

Bradyrhizobium japonicum bakteriyasi kulturalarining
morfologik xususiyatlari

Guruh	PA da hosil bo'lgan koloniyalar morfologiyasi	Shtamlarning morfo-kultural xususiyatlari	O'rganilgan shtammlar
I	Oq-ko'kish rangda, o'lchami 1-2 mm, sirti jilosiz (rangsiz), shakli yumoloq, qirralari tekis, strukturasi dona-dona.	Tayoqchasimon o'lchami 1,3-1,8-3,0-5,0 mkm, alohida va zanjirsimon bo'lib joylashgan, sporali ovolsimon shaklda bo'lib, hujayraning markazida joylashgan, spora hosil bo'lgandagi kristallarning sirtqi qirralari yumoloq shaklga ega.	Bradyrhizobium japonicum
II	Xira-oqish rangda, o'lchami 1,2-2,5 mm, Sirti jilosiz (rangsiz), shakli yumoloq, qirralari notekis, reliefi tekis to'mpaygan, strukturasi dona-dona.	Tayyochasimon shakli yirik (2,1-1,8 va 4,0-5,0 mkm), asosan alohida-alohida bo'lib joylashadi, sporalar hujayra markazida joylashadi, ba'zan bir uchida, kristallari yirik va limonsimon shaklda.	Bradyrhizobium japonicum
III	Ko'kish - oq rangda, O'lchami 1-3 mm, sirti jilosiz (rangsiz), shakli yumoloq, qirralari notekis, reliefi to'mpoygan, strukturasi yirik va dona-dona.	Tayyochasimon shakli yirik (1,0-1,5, 2,0-6,0 mkm), vegetativ hujayralari uzun zanjir hosil qilmaydi va ikkita-uchta bo'lib joylashadi, sporali ovolsimon va ona hujayrada joylashgan, kristallari katta o'lchamda va dona-dona rombsimon shaklda.	Bradyrhizobium japonicum
IV	Oq rangda, shakli amyobasimon, nam rizoidsimon qirralar tarzida ko'tarilgan, shilimshiqsimon.	Tayyokchasimon shakli unchalik katta emas, (1,0-1,3, 1,8-2,2 mkm), vegetativ hujayralari ko'pincha juft-juft, ba'zan 4-6 zanjircha hosil qilib joylashadi, ovolsimon ko'rinishga ega, kristallari o'rtacha o'lchamga ega	Bradyrhizobium japonicum

O'rganilayotgan kulturalarning morfo-kultural belgilarini aniqlash uchun shtammlarni standart (PA, GPA, jelatinli) va tabiiy qattiq oziqa muhitiga (achitqili, kartoshkali) ekildi. Barcha o'rganilayotgan shtammlar har xil oziqa muhitida turli xil shakldagi kristallar hosil qildi. Shuning bilan birga spora-kristallar hosil qilishi oziqa muhiti tarkibiga ham bog'liq ekanligi aniqlandi. Spora hosil bo'lish jarayoni shtammlar ekilgandan so'ng (ozika muhitiga bog'liq holda) 36-40 soatlarda boshlanib, 72-80 soatlarda tugaydi.

Yorug'liq mikroskopida *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyasi hosil qilgan kristallarni kuzatish natijasida ko'pchilik kristallar ko'rinishi aniq rombsimon emas balki limonsimon, ya'ni qirralari aniq chegaralanmaganligi o'rganildi. Bu kristallarning uzunligi 1,8 mkm, eni 0,3 mkm ni tashkil etdi.

Bradyrhizobium japonicum shtammlarining endotoksinlari o'z ko'rinishi bilan entomocidus kristallariga morfologik jihatdan o'xshash bo'lib, o'rtacha uzunligi 1,5 mkm ni tashkil etadi. var. dendrolimus ning kristallari esa rombsimon. Bu kulturalar o'zining uzunlik o'lchamlarini o'zgartirib turadi. var. galleriae o'z kristallarining morfologiyasi bo'yicha har xil shaklda bo'ladi. Masalan: rombsimon, kubsimon, yumoloq, noaniq shaklda. var. kurstaki uchun xarakterli bo'lgan juft sporali ikki tipi mavjud: kubsimon va bipiramidal.

Shunday qilib, kristall hosil qiluvchi bakteriya *Bradyrhizobium japonicum* guruhiga mansub shtammlarning morfologik xususiyatlarini o'rganishda, o'rganilayotgan shtammlar har xil morfologik xususiyatlari, umumiy va xususiyl belgilari bilan farq qilishi bilan xarakterlanadi. Shuningdek, mikroskopik tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, shtammlarning o'rtasidagi farq ularning morfologik belgilari va hosil qiladigan kristallarining har xil shaklda bo'lishi namoyon bo'ldi.

3.1.2-jadval

Bradyrhizobium japonicum kulturalarining
biokimyoviy belgilari

Belgilari	Shtammlar								
	1g	2g	3g	4g	5g	6g	7g	8g	9g
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Bo'yalishi (Gramm bo'yicha)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Katalizatorlik faolligi	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Saxaroza	-	-	+	±	-	-	-	-	-
Mannoza	+	-	+	±	-	-	-	-	-
Maltoza	+	-	+	+	+	+	-	-	+
Laktoza	+	+	+	+	+	-	+	+	+
Mannit	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Arabinoza	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gidroliz: silitsin	+	-	+	++	+++	++	+++	+++	++
Eskulin	+	+	+	++	+++	+++	++	+++	+++
Kraxmal	++	+++	+++	++	+++	++	+++	+++	+++
Letsitinaza	-	-	+	+	-	-	-	-	-
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Mochevina	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Jelatini	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Indol hosil qilishi	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GPA parda hosil qilishi	-	+	+	+	+	+	+	+	+

Keltirilgan jadvaldan ko'rinib turibdiki, barcha shtammlar atsetilmetilkarbinol (AMK) ga ijobiy reaksiya beradi. Keltirilgan shtammlardan 5 tasi esa letsitinaza sintezlamaydi. 2 ta shtammi teskari holat beradi. Keltirilgan shtammlarning barchasi kraxmalni parchalaydi, salitsin o'zlashtiradi (faqat 1 tasi o'zlashtirmaydi).

3.1.3-jadval

Bradyrhizobium japonicum kulturalarining biokimyoviy belgilari

Belgilari	Shtammlar								
	1t	4t	8t	12t	14t	45t	51t	102t	118t
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Bo'yalishi (Gramm bo'yicha)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Katalizatorlik faolligi	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Saxaroza	-	-	++	++-	+	+	++	+++	+++
Mannoza	++	++	++	±	-	++	+	++	++
Maltoza	+	-	+	+	+	+	-	-	+
Laktoza	+	+	+	+	+	-	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Mannit	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Arabinoza	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gidroliz silitsin	++	-	++	+++	+++	+++	+++	+++	++
Eskulin	++	+	+++	+++	+++	+++	++	+++	+++
Kraxmal	++	+++	+++	++	+++	++	+++	+++	+++
Letsitinaza	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Mochevina	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Jelatini	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Indol hosil qilishi	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PA da parda hosil qilishi	+	+	+	+	+	+	+	+	+

3g va 4g shtammlari esa saxoraza va mannozadan foydalanishi bilan farq qiladi. Yana bu shtammlarning shunisi bilan qiziqarlilik, tuxumli agarda letsitinaza sintezlaydi.

Bu jadvalning ko'rsatishicha 14t shtammidan tashqari barcha shtammlar letsitinaza va atsetilmetilkarbinol hosil qiladi. Hamma shtammlar glyukoza sintezlaydi. 1t va 4t shtammlari boshqa shtammlardan saxoraza o'zlashtirmasligi bilan farq qiladi. Odatda *Bradyrhizobium japonicum* ning barcha shtammlari saxoraza o'zlashtiradi.

Bu jadvalga e'tibor bersak barcha shtammlar letsitinaza hosil qiladi, saxoraza hosil qilmaydi. Eskilinga nisbatan salbiy reaksiya beradi. Yetarli miqdorda bakteriologik parda hosil qiladi. Mannoz, mannit, arabionaza va mochevina hosil qilmaydi.

O'tkazilgan tadqiqotlarga ko'ra *Bradyrhizobium japonicum* guruhiga mansub hamma bakteriyalar fiziologik va biokimyoviy belgilarining turli tumanligi bilan xarakterlanadi. Ilmiy adabiyotlardan ma'lumki, *Bradyrhizobium japonicum* uchun koloniyalarning morfologik o'zgaruvchanligi, shuningdek qattiq oziqa muhitida hosil qilgan koloniyalarning turli tumanligi xarakterlidir.

Bradyrhizobium japonicum kulturalarining biokimyoviy belgilari.

Belgilari	Shtammlar								
	1d	12d	14d	17d	50d	57d	60d	61d	63d
Bo'yalishi (Gramm bo'yicha)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Katalizatorlik faolligi									
Saxaroza	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mannoza	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Maltoza	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mannit	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Arabinoza	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gidroliz silitsin	-	-	-	-	-	±	-	±	±
Eskulin	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Kraxmal	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Letsitinaza	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mochevina	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indol hosil qilishi	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GPA da parda hosil qilishi	+	+	+	+	+	+	+	+	+

3.2. Tuproqda mikroob senozlari faoliyatini boshqarish, organik va mineral o'g'itlar, almashlab ekish

Tuproqdagi mikrobbiokimyoviy jarayonlarni faolligini va tuproq unumdorligini oshirishning asosiy yo'llaridan biri organik va mineral o'g'itlardan foydalanish, nordon tuproqlarni oxaklantirish va almashlab ekishni to'g'ri yo'lga qo'yishdir.

O'g'itlar ta'sirida tuproq mikroflorasini hayotiy rejimi o'zgarib boradi. Dastlab o'g'itlangan tuproqda mikrobiologik jarayonlar tezlashib boradi. Asosiy fiziologik guruh mikroblar bilan birga nitrofikatsiya va sellyulaza parchalovchi mikroorganizmlar faolligi oshib boradi. Bu esa tuproqda aminokislotalar, fermentlar faolligini oshishiga olib keladi. Uzoq vaqt, surunkasiga mineral o'g'itlardan foydalangan tuproqlarda mikrobiologik jarayonlar susayib boraveradi. Ko'p yillik ko'zatuvlar natijasida gung va mineral o'g'itlardan barobar foydalanganda tuproqdagi mikrobiologik jarayonlar uzoq vaqt oshib borgani kuzatilgan.

Mineral o'g'itlarni yuqori me'yori tuproqdagi ba'zi-bir fiziologik guruh mikroorganizmlarni, xususan aerob azot o'zlashtiruvchi va anaerob sulfatreduksiya qiluvchi guruhlarni faoliyati susayib ketishiga olib keladi.

Organik o'g'itlardan alohida va mineral o'g'itlar bilan birga uzoq muddatda ishlatish natijasida L.A.Karyagina shunday xulosaga keladi: "mineral o'g'itlarni tuproq mikroflorasiga ta'siri bir qator omillarga, xususan o'simlik vegetatsiya davrining obi-havosiga ham bog'liq bo'ladi" [25].

Shunday bo'lishiga qaramasdan, mineral o'g'itlarga nisbatan organik o'g'itlar tuproq mikroflorasi va uning faoliyatiga ko'proq ta'sir qiladi. Ammonifikatsiya va nitrofikatsiya qiluvchi bakteriyalar sonini oshishi, torf-gung va NPK birgalikda ishlatilganda kuzatilgan. O'zbekiston sharoitida ham, tuproq turlariga qarab, mahalliy o'g'it va NPK birgalikda ishlatilsa, hamda nordon tuproqlar o'z vaqtida ohaklantirilsa maqsadga muvofiq bo'lar edi. Bunday sharoitda tuproqda aktinomitsetlar soni oshib boradi. O'g'itlar ta'sirida sellyuloza parchalovchi

mikroorganizmlar, shu jumladan mikromitsetlar soni o'zgarib borishi kuzatilgan. O'simliklarni oziqlanish rejimini me'yoriga keltirish (organik va mineral o'g'itlar kompleksidan me'yorida foydalanish) tuproqdagi mikroorganizmlar faolligi, ularni azotni organik birikmalarini minerallashtirish faoliyati bilan muxofaza qilib turiladi.

Mikrobiologik jarayonlarni boshqarish imkoniyati faqatgina organomineral o'g'itlar tizimidan to'g'ri foydalanish orqaligina amalga oshiriladi.

Tuproqa bunday ta'sir, mikroblar faolligini oshishiga, xususan o'simlik ildiz tizimida mikroblar faoliyatini oshishiga olib keladi. Bu holda, mikrob massasi oshadi, oligotrof mikroorganizmlar faolligi, umuman tuproq faolligi oshadi. Tuproq biodinamikasida kuzatiladigan o'zgarishlar, biokimyoviy jarayonlarni kuchayishiga, organik moddalarni parchalanishiga, umuman esa tuproq unumdorligini oshishiga olib keladi.

Surunkasiga bir o'simlikni ekish (monokultura xokimligi) tuproq mikroflorasini o'zgarishiga olib keladi. Bunday sharoitda mikromitsetlar, aktinomitsetlar, spora hosil qiluvchi bakteriyalar soni ko'payib, faol mikroorganizmlar, xususan azotfiksatorlar kamayib ketadi. Monokultura hokimligidagi tuproqlarda proteaza, amilaza, pektinaza, sellyulaza, oksidlanish-qaytarilish reaksiyasini olib boradigan fermentlar faolligi pasayib ketadi. Xususan, gumus hosil bo'lish hamda tuproqdagi polifenollarni parchalanishida ishtirok etuvchi polifenoloksidaza fermenti faolligi butunlay yo'qolib ketadi.

O'simliklarni almashlab ekish to'g'ri tashkil qilingan tuproqlarda o'simliklar ildiz tizimi bilan uzviy aloqada bo'lgan mikrobbiokimyoviy komponentlar paydo bo'ladi, bu esa biokimyoviy jarayonlarni ishlab ketganidan xabardor qiladi.

Tuproqni meliorativ holatini yaxshilash uni agrokimyoviy xususiyatini tuzatish, xususan, organik uglerod va gumin kislotasini umumiy miqdorini oshirishga olib keladi. Shunda azot va uglerod moddalarini transformatsiyasida qatnashadigan mikroorganizmlarni soni va sifati yaxshilanadi.

3.3. Tuganak bakteriyalarning tuproqda azot muvozanatidagi roli va bakteriyalar asosida preparatlar tayyorlash texnologiyasi

O'simlik rivojini cheklab qo'yadigan omillardan biri azot yetishmasligidir. Ozuqa sifatida azot yetishmay turgan bir paytda o'simlik azot bilan o'ralgan holatda bo'ladi. Ma'lumki, biz nafas olib turgan havoning qariyb 80% ini molekulyar azot (N_2) tashkil etadi. Ammo bu azotni o'simlik to'g'ridan -to'g'ri ishlata olmaydi. chunki, molekulyar azotni organizmga so'rilishi uchun nitrogenaza deb nomlanuvchi ferment faoliyati kerak bo'ladi. Bu ferment barcha eukariotlar singari o'simliklarda ham uchramaydi. Azot yutish qobiliyati faqatgina ba'zi-bir prokariot organizmlarda uchraydi, xolos. Bunday organizmlar o'simliklar bilan simbioz holatda yashab, faoliyat ko'rsatadilar. Azot yutish tizimini sun'iy (tashqaridan turib) tashkil qilish uchun eng avvalo simbiotik azotfiksatsiya jarayonining genetikasini yaxshilab o'rganib chiqish lozim bo'ladi.

Azot o'zlashtiruvchilar (azotfiksatorlar) tuproqda tabiiy hosildorlik yaratadi va insoniyat kimyoviy bog'langan azot paydo bo'lgunga qadar g'allachilikda, yaylovlardan foydalanishda bu muhim elementni o'rnini to'ldirishda faqat mikroorganizmlar faoliyati natijasiga suyanishi mumkin edi. Hozirgi vaqtda tuproqni azot birikmalari bilan boyitishda azotfiksatorlarni ahamiyati ancha sezilarlidir.

Bu miqdordan 9,0 - 12,0 mln.t atrofida azot o'simliklar tomonidan o'zlashtiriladi. Dukkaklilar, tuproqqa 1,4 mln. t. atrofida azot tushiruvchilar, haqiqatda esa bu elementni birmuncha ko'p miqdorda bog'laydilar, lekin u hosil bilan birga yiqilib ketadi. Tuganak hosil qiluvchi o'simliklarni atmosfera azotini fiksatsiya darajasi ma'lumotini keltirib o'tamiz, bir yilda (kg/ga):

<i>Beda</i>	200-220
<i>Klever</i>	150-200
<i>Lyupin</i>	150-170
<i>Soya</i>	50-60
<i>No'xat</i>	80
<i>Loviya</i>	40
<i>Yaylov + dukkaklilar</i>	120

Dukkakli o'simliklar yetishtirishda mineral azotli o'g'itlar ishlatish maqsadga muvofiq emas, o'simliklarni o'sishini boshlang'ich fazasida oz miqdorda (25-30 kg/ga) berish mumkin. "Biologik azot" (mikroorganizmlar yordamida bog'lanadigan azot) o'simlik tomonidan to'lig'icha assimilyasiya qilinadi. Mineral azotni bir qismigina (50% dan oshmaydi) o'zlashtiriladi, qolgan qismlari esa yuvilib ketadi va denitrifikatsiya jarayonida (N_2 , N_2O , NO holatda) havoga uchib ketadi [15].

Bundan tashqari biologik azot atrof-muhitni zararli moddalar bilan ifloslantirmaydi.

1886 yilda Germaniyada Nobbe va Giltner dukakli o'simliklarni 12 turi uchun tuganak bakteriyalar aralashmasidan tijorat preparatini tayyorlashdi. "Nitrogin" nomini olgan bu preparatni qo'llash dukaklilarni hosildorligini birmuncha oshirdi, shuning uchun bu butun dunyo tadqiqotchilar e'tiborini tortdi va hozirgi vaqtgacha saqlanib kelmoqda.

Tuganak bakteriyalar preparatini AQSh da (1886), Vengriyada (1898) va Angliyada (1906) tayyorlay boshlashdi. Rossiyada tuganak bakteriyalar preparati bilan tajriba olib borish L.M.Budinov (1907) va keyin I.A.Makrinov (1915) tomonidan boshlandi.

Tuganak bakteriyalarni preparatlarini tayyorlash uchun ularni dukkakli o'simliklar (no'xat doni, loviya va boshqalar) qaynatmasi muhitida o'stiriladi. Qo'shimcha uglevodlar -glyukoza, saxaroza yoki boshqa uglevod birikmalarini, masalan: mannit qo'shilsa kultura o'sishi tezlashadi. Shunga o'xshash agar-agar solinib, agarli muhit hozirgi vaqtgacha tuganak bakteriyalarni preparatini olish uchun (Bolgariya, Ruminiyada) qo'llanib kelinmoqda.

Bu shaklda sanoat asosida nitrogin ishlab chiqarish, agar-agarining noyoblighi va bahosining yuqori ekanligi tufayli iqtisodiy samara bermadi. Bu masalada tuproqni (odatda bog'lar tuprog'ini) substrat sifatida foydalanish, nisbatan yaxshi natija berdi.

Sterilizatsiya qilingan - tuproq, sut shishalariga, flakonlarga va shu kabi boshqa idishlarga joylanadi, tuganak bakteriyalarning suyuq kulturasi yuboriladi. Lekin

tuproq nitroginida bakteriyalarni yuqori titriga erishib bo'lmaydi. Shuning uchun ko'p tajribalardan keyin substrat - tashuvchi (bakteriyani o'ziga shimdiruvchi) sifatida torfdan foydalana boshlandi. Torf zahirasiga ega bo'lmagan mamlakatlar substrat sifatida boshqa maxsulotlardan foydalanila boshlandi.

Respublikamizda Fanlar Akademiyasi Mikrobiologiya institutida tuganak bakteriyalar asosida "Bakterial o'g'it" nomi bilan dukkakli o'simliklarni hosildorligini oshiradigan atrof muhitni ifloslantirmaydigan, yuqori samarali preparatlar ishlab chiqarilgan va amaliyotda keng qo'llanilib kelinmoqda.

Bunda bakteriyaning yopishtiruvchisi sifatida quritilgan balchiq, suvo'tlari aralashmasidan va go'ngdan foydalaniladi.

Soya o'stirishda bir necha yil tajribalarda sinab ko'rilgan, yuqori samara bergani aniqlangan. Bundan tashqari respublikada zahiralari yetarli bo'lgan ko'pgina azotli substratlardan foydalanish bo'yicha ilmiy tadqiqot ishlari olib borilmoqda va amaliyotda sinab ko'rilmoqda.

Bakteriyali o'g'it tayyorlash texnologiyasi bir qancha bosqichdan iborat:

- *Tuganak bakteriyalar kulturasini o'stirish va saqlash;*
- *Suyuq kultura (inokulyat) olish;*
- *Substrat-tashuvchi tayyorlash;*
- *Sterilizatsiya qilish;*
- *Inokulyasiya qilish va tayyor preparatni saqlash;*
- *Ishlab chiqarishni nazorat qilish;*
- *Amaliyotdagi samarasini statistik tahlil qilib borish.*

Xulosa

1. *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalarining kulturalarini toza holda ajratib olindi, morfologik, fiziologik va ayrim biokimyoviy xususiyatlarini o'rganildi.
2. Bakteriyalarning o'sishi va yuqori hosil to'plashi uchun me'yoriy o'stirish biotexnologiyasi ishlab chiqildi va oziqa muhiti tanlandi. Hujayralar sonining tez ko'payishi va yuqori to'plashining yorug'lik, harorat va muhitidagi ozuqa moddalarning miqdoriga bog'liqligi aniqlandi.
3. Tuproq unumdorligini oshirishda mikroorganizmlar tarkibi va mikroorganizmlar faoliyati o'rganib chiqildi.
4. Tadqiqotlar asosida *Bradyrhizobium japonicum* bakteriyalari asosida tayyorlangan bakterial preparatlarni qishloq xujaligida foydalanib ularni tuproq unumdorligini oshirish maqsadida foydalaniladi.
5. Bakterial o'gitlar tuproqning oziqalik rejimiga ta'sir etuvchi foydali mikroorganizmlarning rivojlanishiga yordam beradi. Mikroorganizm va bakteriyalardan biologik usulda tayyorlangan bu o'gitlarning ta'sirchanligi bakteriyalarning turiga va uning tugri ko'llanishiga xamda sharoitga bog'liq.
6. Mikroblar tizimining ichki imkoniyatlarini chuqur tahlil qilish, ularni funksional xilma-xilligini o'rganish, geterotrof mikroorganizmlarni faolligini chuqur o'rganish orqali minerallanish va gumus moddalari hosil qilish jarayonlarini tahlil etish kabi bir qator biokimyoviy jarayonlarni o'rganish orqaligina amalga oshiriladi. Faqatgina, tuproqdagi mikroorganizmlar guruhlarini, ularni faolligini o'zgartirish orqaligina tuproq unumdorligini va o'simlik hosildorligini oshirish mumkin. Mikrob guruhlari faoliyatini boshqarish tuproq biotexnologiyasining asosini, uni mazmun va mohiyatini tashkil qiladi.
7. Tuproq sharoitida mikroorganizmlar massasini, ularni faoliyatini o'rganish qishloq xo'jaligini zamonaviy usullar bilan rivojlantirishda asos bo'lib xizmat qilib kelmoqda. Tuproq mikrobiologiyasi yutuqlari asosida mikroorganizmlar faoliyatidan to'g'ri va oqilona foydalanish orqali tuproq unumdorligini oshirish, yuqori sifatli, ekologik toza va mo'l maxsulot etkazishimiz mumkin.

8. Tuproqni meliorativ holatini yaxshilash uni agrokimyoviy xususiyatini tuzatish, xususan, organik uglerod va gumin kislotasini umumiy miqdorini oshirishga olib keladi. Shunda azot va uglerod moddalarini transformatsiyasida qatnashadigan mikroorganizmlarni soni va sifati yaxshilanadi.

FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR

1. Бахромов И.У., Саимназаров Ю.Б., Проворов Н.А., Пулатова Д.З., Курбонов Г.К. Действие инокуляции клубеньковыми бактериями на продуктивность маша (*Phaseolus aureus* Roxb.) в условиях Узбекистана//Узб.биол.журнал. 1997. - №2. – С. 15-20.
2. Бахромов И.У., Саимназаров Ю.Б., Проворов Н.А., Пулатова Д.З. Мош хосилдорлигини ошириш//Ўзбекистон қишлоқ хўжалиги. 1997. - №2. – Б. 32.
3. Бирюков В.В. Макрокинетические модели многосубстратного лимитирования и ингибирования процессов в микробиологических процессах //Лимитирование и ингибирование процессов микробиологического синтеза. – Пушкино, 1976. – С. 18-32.
4. Варфоломеев С.А., Калужный С.В. Биотехнология: Кинетические основы микробиологических процессов. – М.: Высшая школа, 1990. – 269 с.
5. Джуманиязова Г.И. Микробные биотехнологии на основе фосформобилизирующих ризобактерий рода *Bacillus*//Матер. IV-съезда микробиол. Узбекистана. – Ташкент, 2008. – С. 103.
6. Джуманиязова Г.И., Таджиев А.Ю., Тахтобин К.С., Тиллаев Т.С. Изучение мобилизации фосфора из $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ризобактериями с использованием Р-32//Матер. III-съезда микробиол. Узбекистана. – Ташкент, 2005. – С. 36.
7. Мишустин Е.Н, Наумова В.К. Биологическая фиксация атмосферного азота. – М.: Наука, 1968. – 531 с.
8. Мишустин Е.Н. Микроорганизмы как компонент биогеоценоза (методы изучения) //Под ред. Е.Н.Мишустина. – М.: Наука, 1984. – 160 с.
9. Недорезков В.Д. Биологическая защита пшеницы от болезней в условиях Южного Урала. – М.: Изд-во МСХА., 2002. – 172 с.
10. F.Ahmad, I.Ahmad, M.S.Khan, Indole Acetic Acid Production by the Indigenous Isolates of *Azotobacter* and Fluorescent *Pseudomonas* in the Presence and Absence of Tryptophan // *Turk.J.Biol.*, - 2005.-№ 29.-pp.29-34.
11. Паников Н.С. Особенности кинетики микробного метаболизма в природных средах //Экологическая роль микробных метаболитов. – М.: Изд-во

МГУ, 1986. -140 с.

12. Паников Н.С. Синтетическая хеостатная модель как средство описания сложного динамического поведения микроорганизмов //Микробиология. 1991. Т 60, Вып.3. – 431-441 с.

13. Паников Н.С., Кинетика роста микроорганизмов. – М.: Наука, 1992. – 311 с.

14. Петербургский А.В. Практикум по агрономической химии. – Л.: Колос, 1968. – 496 с.

15. Петров В.Б., Чеботарь В.К., Казаков А.Е. Микробиологические препараты в биологизации земледелия России.//Журнал «Достижения науки и техники АПК» 2002. – №10. – —. 16-20.

16. Печуркин Н.С. Вопросы новой парадигмы в почвенно-микробиологических исследованиях агроэкосистем //Микробиология почв и земледелие /Всероссийская конференция 13-14 апреля 1998. – Санкт-Петербург: РАСХМ-ВНИИСХМ, 1998. – 5-6 с.

17. S. Ravikumar, K. Kathiresan, S. Thadedus Maria Ignatiammal, M. Babu Selvam and S. Shanthi, Nitrogen-fixing azotobacters from mangrove habitat and their utility as marine biofertilizers // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.- 2004.-№ 312.-pp. 5-17.

18. Пулатова Д.З., Саимназаров Ю.Б., Омонтурдиев Б.О., Бойматова Т.Б. Ерёнғок илдизидаги фенологик ўзгаришлар// Ўзбекистон қишлоқ хўжалиги. 1997. – №2. – С. 37.

19. Кравченко Л.В., Азарова Т.С., Макарова Н.М., Тихонович И.А. Роль триптофана в корневых экзометаболитов для фитостимулирующей активности ризобактерий // Микробиология. – 2004. - Т.73, №2. – С.195-198.

20. Саимназаров Ю.Б., Проворов Н.А., Расулов А.С., Симаров Б.В. Подбор штаммов *R.meliloti* повышающих урожайность люцерны, возделываемой в Среднеазиатском регионе.//Узб.биол.журнал. 1993. – №6. – С. 6-9.

20. Тихонович И.А., Кожемяков А.П., Чеботарь В.К. и др. Биопрепараты в сельском хозяйстве (Методология и практика применения микроорганизмов в

- растениеводстве и кормопроизводстве). – М.: Россельхозакадемия, 2005. – 154 – С.2008.
21. Чумаков М.И. Оценка эффективности взаимодействия *Agrobacterium radiobacter* 5D-1 с пшеницей//Под ред. В.В.Игнатова. – М.:Наука, 2005. – 260 с.
22. Юлдашева Х.Э., Джуманиязов И.Д. Биологик технологиялар асосида шўрланган тупроқларнинг унумдорлигини ошириш // Ўзбекистон микробиологлари IV қурултойи, 2008. – Б 247.
23. Березова Е.Ф Микрофлора корневой системы и её рол в питании растений. В сб. “Исползование микроорганизмов в селском хозяйстве Селхозиздат. 1998.
24. Геллер И.А., Николенко Ж.И. Изучение высвобождения питательных веществ и их перемещения питательных веществ и плодородия почвы при внесении кислого гуминового удобрения. // Лесхоз. Инф. –2002.-№4 – С.8-13. Рус.
25. Губарев Е.А., Максимова Е.Е. Результаты приминения бактериальных удобрений. // Зерн. Х-во.-2002.-№4.-С.17.
28. Гуринова В.В., Орлова А.И.Влияние гибберлина на размножение и жизнедеятельности дрожжей// Прикладная биохимия и микробиология.1974. Т.10. Вып 1 с 161-165
29. Злотников А.К. журнал Сахарная свекла № 4 2005 ст 14-18
30. Дебабов В.Г. Генетика промышленных микроорганизмов и биотехнология. М, «Наука» ; 1990. 280с.
31. Ибрагимов Д.С.,Шакиров В.З., Нуриев С.Ш. Высокоэффективное биоудобрение // Агрохим. Вестн.-2002.-№6.-С22.
32. Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения.- «Вестник с.-х.. науки», 1953, №7, с. 52-62.
33. Zhang Jun, Cheng Jian-hong Применение препарата *B. mucilaginosus* на пшеничном поле // Wu Hong-Sheng, / Anhui daxue xuebao 3. Anhuil. Agr Univ. - 2002-29, №4.-С373-375.-Кит.: рез англ.

34. Лихачев, рекомендации по определению силы роста семян . В сб.Сельское хозяйство зарубежом. М.Колос. 1984. с.19-24. ГОСТ-12038, ГОСТ-12040.66.
35. Kloepper J.W, R. Rodriguez-Ubana, B.W. Zehnder, J.F. Murphy, E. Sikora and Fernandez. Plant root-bacterial interactions in biological control of soilborne diseases and potential extension to systemic and foliar diseases. *Australasian Plant Pathology*.28;21-26,1999.
36. Мишке И.В. Тевелева К.М. Микробиологический синтез цитокининов . М., 1983 С 34
37. Мишустин Е.Н., Наумова Ю.М. Антифунгальный антибиотик из культуры *Azotobacter chroococcum*. – «Микробиология», 1969, т.38, №1.
38. Мишустин К.Н. ва бош. Выделение азотобактером соединений кинетического ряда // Издательство ТСЧФ.1975.Вып 4. с225-227
39. Мурамцев Г.С. Эндогенный фузикоцин в высших растениях.. *Физиология растений* 1996 т.35 Вып 5 с. 980-987
40. Муродова С.С. ва бош. Микроорганизмлар композицияси Ўзбекистон кишлок хўжалик журнали 2006 йил № 8 23 б
41. Чайлахян М.Х. и др. Ростовые вещества в выделениях клубеньковых бактерий// *ДАН АРМ* 1965 Т.40 №5 с 307-314
42. Хапизова З. ва бош.Ўзбекистон кишлок хўжалик журнали 2007 йил № 8. 23 б.
43. Ballio F. Chain F.B. De Leo . et al. Fuzicoccini a new wilting toxin produsrd by *Fuzicocccum amygdale D rl Natura*. 1964. V.203. p.236-241
44. Определитель бактерий Берджи // под редак. Дж. Хаулта. В 2-х т.- М.: «Мир», 1997. 455 с.
45. Park, M., Kim, C., Yang, J., Lee, H., Shin, W., Kim, S., and Sa, T., Isolation of phytohormones producing plant growth promoting bacteria from rhizosphere of agricultural crops of Korea // *Microbiol. Res.*, 2005, vol. 160, no. 2, pp. 127–133.

ILOVALAR
Ozuqa muxitini tayyorlash.



Kulturalarni termostatda o'stirish.



Bakteriyalarini ozuqa muhitiga ekish.





**Bradyrhizobium japonicum kulturalarning koloniya xosil qilishi.
(30.10.2015 yil)**



**Br.japonicum штамmlарининг колония
хосил қилиши.**



**Br.japonicum штамmlарининг колония
хосил қилиши (5-6) кунлик.**



Br.jaronicum штаммларининг колония
хосил қилиши (8-10) кунлик.



Br.jaronicum штаммларининг колония
хосил қилиши(8-10) кунлик.

Kulturalarni mikroskopda ko‘rish.



LABORATORNYYE I POLEVYYE EKSPERIMENTY

