

УЗБЕКИСТОН РЕСПУБЛИКАСИ ОЛИЙ ВА ЎРТА МАХСУС
ТАЪЛИМ ВАЗАРЛИГИ

МИРЗО УЛУГБЕК НОМИДАГИ УЗБЕКИСТОН МИЛЛИЙ
УНИВЕРСИТЕТИ

Мирахмедова Зиёда Абзор кизи

**ЧИГИТНИНГ УНИШ ДАВРИДА ФОСФОЛИПИДЛАР ЎЗГАРИШИГА
ОКСИГУМАТНИНГ ТАЪСИРИ**

5140100 БИОЛОГИЯ ТАЪЛИМ ЙЎНАЛИШИ

БИТИРУВ МАЛАКАВИЙ ИШИ

Илмий рахбар: проф. Абдуллаева М.М.

Тошкент-2018

МУНДАРИЖА

КИРИШ.....	4
1. АДАБИЁТЛАР ШАРҲИ	
1.1. Фосфолипидлар ҳақида умумий характеристика.....	7
1.2. Ўсимликларда фосфолипидларнинг ўзгаришида фосфолипаза Д нинг роли.....	11
1.3. Оксигуматнинг ўсимлик организмига таъсири.....	20
II. ТАДҚИҚОТ МАТЕРИАЛЛАРИ ВА УСУЛЛАРИ	
2.1. Фосфолипидларнинг умумий миқдорини аниқлаш.....	26
2.2 Фосфолипидларни чигитдан ва унинг ниҳолларидан ажратиш усуллари.....	27
2.3 Фосфолипидларни юпқа қатламли хроматография усули билан аниқлаш.....	27
2.4. Фосфорни аниқлаш усули.....	28
III. НАТИЖАЛАР ВА УЛАРНИНГ МУҲОКАМАСИ	
3.1. Ғўза асосий фосфолипидларининг ўзгариш динамикаси.....	29
3.2. Ғўзанинг асосий фосфолипидларини оксигумат тасирида ўзгариши.....	30
3.3. Ғўзанинг униш даврида фосфолипаза Д ферментининг активлигига оксигуматнинг таъсири.....	31
3.4. Оксигуматли шароитда ўстирилган ғўза ниҳолларидаги фосфолипидларнинг фосфолипаза Д таъсирида ўзгариши.....	35
IV. ХУЛОСА.....	38
V. ФОЙДАЛАНИЛГАН АДАБИЁТЛАР РЎЙХАТИ.....	39

КИРИШ

Ишнинг долзарблиги. Ўсимликлар биокимёсининг ривожланаётган соҳаларидан бири фосфолипидларнинг ўзгариши билан боғлиқ жараёнлар бўлиб, биологик мембраналарни янгиланишини бошқарувчи механизмларни ўрганиш ҳисобланади. Бунда иштирок этадиган ферментлар жараёни очиб беришда энг асосий бирикма ҳисобланади. Тинч турган уруғлардаги фосфолипидларни ўрганиш механизми очиб беришга етарли бўлмайди. Бу жараёнларни тўлиқ ўрганиш учун албатта уруғнинг униш давридаги жараёнларни аниқлаш керакли ҳисобланади.

Хужайра мембранасининг асосий таркибий кисми ҳисобланган фосфолипидлар хужайра ичида, ҳамда хужайралар орасида амалга ошадиган турли биокимёвий жараёнларда, хусусан фосфор алмашинуви жараёнида муҳим рол ўйнайди. Чигитнинг униш даврида фосфолипидларнинг таркиби ва миқдорини ўрганиш эса, уларнинг ўсимликлар онтогенезидаги ролини аниқлашга ёрдам беради. Шунга асосан фосфолипидлар алмашинувига таъсир қиладиган турли моддаларни ўрганиш мақсадга мувофиқ бўлиб, бу соҳада оксигуматнинг таъсирини ўрганиш муҳим аҳамиятга эга. Чунки ҳозирги кунда оксигумат турли хил ўсимликларнинг униш жараёнида ижобий таъсир курсатиши ва айниқса фосфолипидлар алмашинувига таъсири ўрганилган. (М.М. Абдуллаева, 2002)

Кўпгина ўсимликларда, хусусан чигитда фосфолипидларнинг роли яхши ўрганилган ва (М.М. Абдуллаева, 2006) уларнинг фосфор алмашинувида асосий функцияни бажариши аниқланган, лекин униш даврида оксигуматнинг таъсири ўрганилмаган. Шунинг учун мазкур

ишнинг мақсади чигитнинг униш даврида фосфолипидларнинг таркибий ва миқдорий ўзгаришига оксигуматнинг таъсирини ўрганишдан иборат

Адабиётлардан маълумки, кимёвий бирикма бўлган оксигумат ўсимликларнинг ўсиши ва ҳосилдорлигининг ошишига ижобий таъсир кўрсатади. Шу билан бирга оксигумат таъсирида ўсимликларнинг турли касалликларга чидамлилиги ошади. Оксигумат таъсирида бир нечта ўсимликларнинг униш даврида фосфолипидлар миқдори ошганлиги кўрсатиб берилган (М.М. Абдуллаева, 2002)

Мазкур иш ёўзада кетадиган фосфор метаболизмининг бир қисми бўлган фосфолипидлар алмашинувини ҳар томонлама ва чуқурроқ тушунтиришга ва турли хил стимуляторларнинг жумладан, оксигуматнинг таъсирида фосфолипидларнинг ўзгаришини ўрганиш муҳим ҳисобланади.

Ишнинг мақсади ва вазифалари: Малакавий битирув ишининг асосий мақсади фосфолипидларнинг ўзгаришига оксигуматнинг таъсирини ёўзада, ҳамда унинг ниҳолларида кўрсатиб беришдан иборат.

- Чигитнинг униш даврида биринчи кундан тўққизинчи кунгача фосфолипидларнинг ўзгаришини аниклаш.
- Фосфолипиднинг ўзгариш динамикасига оксигуматнинг таъсирини ўрганиб чиқиш.
- Унаётган чигитларда ва 1-9- униш кунларида эндоген фосфолипаза Д ферментининг фосфолипидларга таъсирини икки хил вариантда: сувли ва оксигуматли муҳитда кўрсатиб бериш.

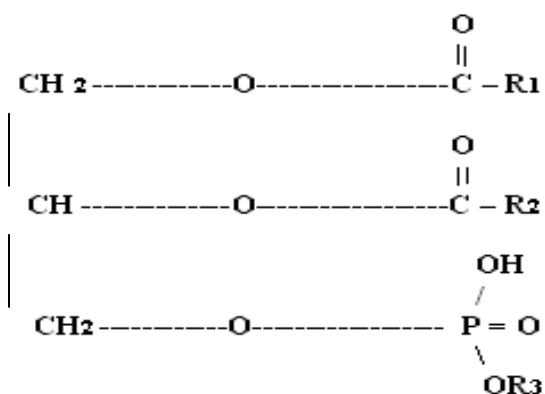
Ишнинг илмий янгилиги ва амалий аҳамияти.

Фосфолипидлар микдорининг чигитнинг ўзида ва узгариши ниҳолларида унишнинг 1-кунидан то 9-кунигача бўлган даврда кўрсатиб берилди. Гузанинг асосий фосфолипидлари бўлган фосфатидилхолин, фосфатидилинозит, фосфатидилэтаноламин, ва фосфатид кислоталарининг микдори оксигуматнинг таъсири натижасида сезиларли ошиши аниқланди.

I. АДАБИЁТЛАР ШАРҲИ

1.1. Фосфолипидлар ҳақида умумий характеристика

Фосфолипидларни ўрганиш энг долзарб масалалардан бири бўлиб, уларнинг тузилишини, бажарадиган вазифаларини ўрганиш катта аҳамиятга эга. Чунки фосфолипидлар ўсимликларда содир буладиган турли жараёнларда қатнашади. Фосфолипидлар ўсимликлар дунёсида ўсимликларни тузилишида, модда алмашинув жараёнларида муҳим вазифани бажаради. Фосфолипидлар хужайра мембрана аппаратининг муҳим компоненти ҳисобланиб, мембрананинг структурасини ва унинг функциясини белгилайди. Фосфолипидлар асосий метоболитик жараёнларда ферментлар синтези ва фаоллигининг регуляциясида қатнашади. Фосфолипидларнинг умумий формуласи қуйида берилган бўлиб, фосфолипидлар ёғ кислоталари ва спиртларнинг (глицерин, сфингозин) мураккаб эфирлари ҳисобланади. Ундан ташқари, уларнинг таркибига фосфор кислотасининг қолдиғи ва азотли бирикмалар ҳам киради. Улар ўзида фосфор кислотасини тутиши билан ҳақиқий ёғлардан фарқ қилади.



Бу ерда R_1 ва R_2 – ёғ кислоталарининг қолдиғи бўлади.

R₃ – азотли асосларнинг қолдиғи ёки серин аминокислотасини қолдиғи бўлади.

Фосфолипидлар таркибига асосан линол, линолен, пальмитин, стеарин ёғ кислоталари киради. Фосфолипидлар таркибига кирувчи азотли асослардан холин кўпроқ тарқалгандир. Холин моддалар алмашинув жараёнида муҳим вазифани бажаради. Чунки у ферментлар таъсирида ўзидаги метил гуруҳларини бошқа моддаларга бериш хоссасига эга. Юксак ўсимликлар ва ҳайвонлар организмида энг кўп тарқалган фосфатидлардан фосфатидилэтаноламин (кефалин) ва фосфатидилхолин (лецитин)дир. Уларнинг таркибига кирган ёғ кислоталари қолдиғининг биттаси албатта тўйинмаган ёғ кислота бўлиши шарт. Булар ҳар иккаласининг биосинтези ўзаро боғланган бўлиб, улар ҳайвонлар хужайраси мембранаси липидларининг асосий қисмини ташкил этади. Айрим фосфатидлардаги азот асоси гуруҳи ўрнига серин (фосфатидилсерин), глицерин (фосфатидилглицерин), олти атомли спирт – инозит (фосфатидилинозит) жойлашган бўлиши мумкин. Фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилсеринлар митохондрия мембраналарида мавжуддир. Фосфатидилхолин биологик мембрана ва протоплазма структурасида катта аҳамиятга эгадир.

Кўпгина ўсимликларда юқорида келтирилган фосфолипидлардан ташқари таркибида миоинозит тутувчи фосфолипид борлиги аниқланган. Фосфатидилинозитнинг миқдори турли ўсимликлар уруғларида бир-бирига яқин бўлиб, бу асосан ўсиш ва униш даврида фитиндан ажралиб чиққан инозит ҳисобига синтезланади.

Ҳозирги кунда бир қатор юксак ўсимликлар уруғининг таркибидаги фосфолипидлар ўрганилган.

Жумладан, буғдой донининг алейрон қаватидаги фосфолипидлар текширилганда, куруқ уруғнинг асосий фосфолипиди сифатида фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилглицеринлар тавсия

этилган. Шу билан бирга кам миқдорда фосфатидилсерин, кардиолипин ва фосфатид кислота ҳам борлиги аниқланган.

Бир қатор олимлар баҳорги ва кузги арпа донидаги фосфолипидлар таркибини ўргандилар. Текширувлар шуни кўрсатадики, арпада оз миқдорда фосфатидилхолин, лизофосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламинларнинг мавжудлиги аниқланди. Жумладан, фосфатидилглицерин, фосфатидилсерин, фосфатидилинозит ҳам маълум миқдорда бўлади (Consales E., Callegas A., Seid D., Jaffe W., 1999).

Чигитдаги асосий фосфолипидларни структураси ва таркиби Валихонов М.Н. томонидан ўрганилганда, тозаланган фосфолипид фракциясининг миқдори уруғ куруқ массасининг 1,3-1,5 фоизини ташкил қилиши кўрсатилган (Валихонов М. Н., 1982).

Юқори ўсимликлардан нўхотнинг илдиз хужайралари мембранасидаги фосфолипидлар таркиби текширилганда, унинг таркибида фосфатидилинозит, фосфатид кислоталари аниқланди (Полуях Ю. А., 1998).

Veronica beccabunga ўсимлигининг алоҳида органларининг липидлари характеристикаси Розенцвет О.А., Босенко Е.Н. томонидан берилган. Муаллифларнинг кўрсатишича, ўсимлик гулининг таркибида фосфатидилсерин кўп миқдорда тўпланади. Фосфатидилхолин ўсимлик барги ва гулидаги асосий фосфолипид ҳисобланади. Фосфатидилглицерин фотосинтетик аппаратнинг асосий фосфолипиди бўлгани учун унинг гулдаги миқдори фосфатидилхолин миқдorigа тенг бўлади. Барг ва гулдаги фосфатидилэтаноламиннинг улуши 2,5-6,3 % га тўғри келади. Поя ва илдизда фосфатид кислота миқдори энг юқори бўлади. Гулдаги фосфатид кислота миқдори баргдагига қараганда 3 марта кўпроқ (Розенцвет О. А., Босенко Е. Н., 2002).

Сибирь тилоғочи куртак меристемасининг липидлари ўрганилганда, унинг асосий қисми глико ва фосфолипидлардан ташкил топганлиги аниқланди. Куртак ривожланиши даврида мембрана липидларида

фосфолипид кўп бўлади. Қишлоғчи тўқима мембраналаридаги фосфолипид миқдори мембрана липидлари йиғиндисининг 85% ини ташкил қилади. Баҳорда фосфолипидлар миқдорининг тушиб кетиши игнабаргли ўсимликларда қишда совуққа чидамлилигининг шаклланиши фосфолипидлар билан алоқадорлигини тасдиқлайди(Алаудинова Е. В., Миронов. П. В., Репях С. М., 2002).

Юқори ўсимликлардан баҳмал дарахтининг ҳам уруғларидаги фосфолипидларнинг кимёвий таркиби аниқланган. Фосфолипидлар умумий йиғиндисининг 44% ини фосфатидилнозит, 5,5% ини фосфатидилэтанолламин, 6.6 % ини фосфатид кислота ташкил қилади ва жуда оз миқдорда лизофосфатидилхолин ҳамда N-ацил-лизо фосфатидилэтанолламин учрайди.

Баҳмал дарахтининг уруғидаги поляр липидлар хайвонларда ўтказилган тажрибаларга кўра бирламчи ўсмаларнинг ўсишини тормозлайди (Кемертелидзе Э. П., Далакишвили Ц. М., Битадзе М. А., Хатиашвили Н. С., 2000).

Асилбекова Д.Т. қизил қалампир уруғидаги липидлар таркибини ўрганди. Қизил қалампир уруғидаги фосфолипидлар 6 та компонентдан иборат бўлиб, уларнинг ошиб бориш тартиби қуйидагича: фосфатидилхолин, фосфатидилинозит, фосфатидилэтанолламин, N-ацил фосфатидилэтанолламин, лизофосфатидилхолин, фосфатид кислота (Асилбекова Д. Т., 2003).

Фосфолипидларни ўрганиш турли ўсимликлар устида қилинган тажрибалар асосида ҳам аниқланган. Жумладан, буғдой донининг алейрон қаватидаги фосфолипидлар текширилганда, куруқ уруғнинг асосий фосфолипиди сифатида фосфатидилхолин. фосфатидилэтанолламин, фосфатидилглицеринлар тавсия этилган. Шу билан бирга кам миқдорда фосфатидилсерин, кардиолипин ва фосфатид кислота ҳам борлиги аниқланган (М.М.Абдуллаева ва бошқалар, 2006).

Чигитни пишиш даврида фосфолипид ва фитиннинг ўзгариши

текширилган Чунки бу иккита фосфорли захира моддаларни орасидаги турли биохимиявий жараёнларни характерлаш учун муҳим ҳисобланади.

Турли ўсимлик уруғларидаги фосфолипидлар миқдорини билган ҳолда ўсимликда кетадиган асосий жараёнлар тўғрисида муҳим хулосалар чиқариш мумкин бўлади. Шу билан бирга ўсимликка зарур бўлган инозит қай тариқа ўзлаштирилиши, уни хужайра қурилишида иштирок этиши механизмини ҳам ҳал этиш мумкин бўлиб қолади.

1.2. Ўсимликларда фосфолипидларнинг ўзгаришида фосфолипаза Д нинг роли

Ўсимлик уруғларининг униш даврида фосфолипидлар ўзгаришида фосфолипаза Д ферментининг аҳамияти катта. Бу жараёнда фосфолипаза Д гидролаз ва трансфераз функциясини бажаради. Охирги ўн йил ичида фермент кўпгина тадқиқотчиларнинг диққат-эътиборида турибди. Фосфолипаза Д ферменти замбуруғ, бактерия, ўсимлик ва ҳайвонларда аниқланган.

Ўсимликлардаги фосфолипаза Д ферменти кўп йил аввал кашф қилинган ва унинг хусусиятлари яхши ўрганилган. Фермент ўсимликларда тўқималарнинг қариш даврида ва ноқулай ҳарорат, фитопатоген организмлар, шикастланишлар таъсирида биологик мембраналар гидролизининг 1-босқичини амалга оширади. Ферментнинг юқори активлиги ёш, тез ўсувчи ўсимлик тўқималарида ҳам топилган. Шу сабабли, фермент ўсиш жараёнида иштирок этиши тахмин қилинади. Ўсимликларнинг ривожланиши даврида фосфолипаза Д активлигининг ўзгариши унаётган уруғда, қариш жараёнидаги иштироки эса гултожибаргда ва баргда ўрганилган (Некрасов Э. В., Котельникова И. М., 2000).

Фосфолипаза Д фосфолипидларнинг кутбли фрагменти ва фосфатид кислота қолдиғи ўртасидаги боғни узади. Фермент глицерофосфолипидларни

гидролизлаб, фосфатид кислота ҳосил қилади. Шу билан бирга, бирламчи спирт иштирокида трансфосфатидилланиш реакциясини катализлайди, яъни спиртга фосфатидил қолдиғини ўтказиб, спиртнинг фосфатидилли ҳосилаларини пайдо қилади. Ушбу реакция фосфолипидларнинг ўзгаришида муҳим ва мембрананинг ҳолатига таъсир қилиши мумкин. (Кабачевская Е. М., Ляхнович Г. В., Волотовский Е. Д., 2002).

Ҳайвон ҳужайрасининг ўрганиш натижасида олинган маълумотлар ҳужайрадаги физик ва кимёвий сигналларнинг трансдукцияси асосида ётадиган мураккаб занжирли реакцияларда фосфолипаза Д ва унинг ферментатив активлиги маҳсулотлари муҳим аҳамиятга эга эканлигини исботлайди. Бу фермент мембрана липидларининг рецепторга боғлиқ гидролизида, гормонлар, нейротрансмиттерлар, ўсиш факторларига таъсирига жавоб беришда қатнашади. Фермент активлиги протеинкиназа С, тирозинкиназа, Ca^{2+} ионлари, G-оқсил томонидан назорат қилинади. Фермент фаолиятининг маҳсулоти фосфатид кислота ДНК синтези, ҳужайра полиферацияси, ферментлар активлиги каби кўплаб ҳужайра жараёнларини тезлаштиради. Бундан ташқари, фосфатид кислота диацилглицерол, эркин ёғ кислоталари каби липид медиаторларининг манбаи бўлиб хизмат қилади ва глицеролипидлар биосинтезида калит элементлардан бири ҳисобланади. Фосфолипаза Д нинг ҳужайра ичи сигнализациясидаги роли охирги вақтда очилган. (Кабачевская Е. М., Ляхнович Г. В., Волотовский Е. Д., 2002).

Некрасов Э. ва бошқалар вегетацион давр мобайнида дарахт шохларида фосфолипаза Д активлигининг ўзгаришини ўрганишди. Текширишлар шуни кўрсатадики, ферментнинг активлиги куртак ёзиш ва новдаларни ўсиши даврида ошади, шунинг учун ҳамма ўсимликларда ферментнинг максимал активлиги ёш новдаларда намоён бўлади. Кўп ҳолларда ферментнинг активлиги новдаларнинг етуклик босқичига ўтиш даврида пасаяди. Баъзи тур вакилларида яна ошиб кетади. *Betula costata* Trautv, куртакларида, *Acer negundo* L , *Pyrus communis* L. етук баргларида фермент ингибитори

аниқланган. *Syringa amurensis* Rupr. баргларида фермент активаторлари иштирок этади. (Некрасов Э. В., Котельникова И. М., 2000).

Сули нишида фосфолитаза Д активлигининг ёруғликка боғлиқлиги бир қатор авторлар томонидан ўрганилган. Улар сули нишидаги фермент активлигини уларни ўстиришдаги ёруғлик режимида боғлиқликда текширишди. Ёруғлик фермент активлигини назорат қилади. Яшил ўсимликларда этиолирланган нишларда фермент активлиги 1,5-2 марта ошади. Этиолирланган нишларни оқ нур билан ёритиш фермент активлигини ёруғликда ўсган нишдаги даражасигача тушиб кетишига олиб келади. Яшил нишларни қоронғига ўтказсак, ферментнинг активлиги этиолирланган нишдаги каби ошиб кетади. Этиолирланган нишларни қизил нур билан ёритилса, фермент активлиги сусаяди. Нишнинг ёши ўтган сари фотоэффект қиймати пасаяди ва бу улардаги фитохромнинг қийматига боғлиқ. Узоқдаги қизил нур қизил нурнинг фаолиятини бузади. Фермент активлигини фитохром билан бошқариш имкониятларини шу олимлар ўрганишган (Кабачевская Е. М., Ляхнович Г. В., Волотовский Е. Д., 2002).

Кабачевская Е.М. ва бошқалар сули нишидаги фосфолипаза Д фаоллигини ёруғлик ва фитогормонлар орқали бошқарилишини ўрганишган. Улар фитогормонларнинг синтетик аналоглари ва фитохромга ютиладиган қизил нурнинг фермент активлигига таъсирини тадқиқ қилишди. Абсцизат кислота яшил нишларда фермент активлигига қисқа вақтли тезлатувчи таъсир кўрсатади, этиолирланган ўсимликларда эса фосфолипаза Д активлигини йўқотади. Кинетин этиолирланган нишларда ферментнинг фаоллигини сусайтиради, ёруғликда эса унинг фаоллигига таъсир қилмайди. ГК этиолирланган ўсимликларда фермент активлигига сезиларли таъсир кўрсатмайди ва яшил нишларда ферментни активлайди. ИУК эса фермент активлигига таъсир кўрсатмайди. Фитохром ҳам фермент активлигини назорат қилади. Ўз навбатида фосфолипаза Д ўсимлик хужайрасида абсцизат

кислота – сигнализациясида қатнашади (Кабачевская Е. М., Ляхнович Г. В., Волотовская И. Д., 2004).

Тамаки мозаика вирусининг тамакини 2 нави баргидаги фосфолипаза Д фаоллиги, фосфолипидлар миқдори таъсири Котельникова И. М. ва бошқалар томонидан ўрганилди. Уларнинг фикрича, ўсимликда фосфолипидлар сигнал функцияни бажаради. Тадқиқот натижаларига кўра, тамаки мозаика вирусини юборгандан сўнг 7 сутка давомида текширилиб, солиштирилганда, таъсирчан Самсун навининг зарарланган баргларида фермент активлиги ва фосфолипидлар таркиби ўзгармайди. Чидамли Ксанти нави баргларида ўта сезувчанлик реакциясининг ривожланишида фосфолипидларнинг умумий миқдори контролдан фарқ қилмади. Бирок касаллик юқтирган барглarda фосфатидилглицерин даражаси бирин-кетин пасая бошлади. Бу вақтда фосфатид кислота ва дифосфатидилглицерин миқдори ошди. Баргнинг некроз ривожланган жойдан узоқдаги қисмларида ҳам фосфатид кислота даражаси юқори бўлди. Фермент активлиги некроз ривожланган жойда ҳам, баргнинг некроздан узоқ бўлган қисмларида ҳам ошди. Фосфатид кислота миқдорининг бир хилда ўзгариши фосфолипаза Д таъсири натижаси эканлигидан дарак беради. Бу юқори сезувчанлик реакциясининг ривожланишида фермент иштирок этишини талаб қилади ва касалikka чидамсиз ўсимлик нави билан солиштирилганда, чидамли ўсимлик навининг зарарланмаган баргларида ферментнинг фаоллиги юқори даражада бўлишини тасдиқлайди (Котельникова И. М., Некрасов Э. В., Крылов А. В., 2004).

Биричевская Л. Л. ва бошқалар *Streptomyces Netropsis*да фосфатилланиш реакцияси ёрдамида фосфолипидлар синтез қилишда фосфолипаза Д нинг субстратга эҳтиёжини ўрганишди. Уларнинг фикрича, маҳсулот чиқиш реакциясининг тезлиги фосфолипид субстрати молекуласидаги тўйинмаган ёғ кислоталари миқдори, гидрофоб – гидрофил баланси, кутбли ва кутбсиз қисмларининг тузилишига боғлиқ. *Streptomyces* оиласига мансуб

микроорганизмлардаги фосфолипаза Д томонидан катализланадиган трансфосфатидилланиш реакцияси ноёб фосфолипидларнинг бир босқичли синтезида кенг қўлланилади. Фосфолипаза Д ёрдамида фосфолипидни олишда фосфатидил қолдигининг донори сифатида фосфатидилхолин ёки унинг синтетик аналогларидан фойдаланилади. (Биричевская Л. Л., Ерошевская Л. А., Кисель М. А., Зинченко А. И., 2006).

Канакунжут уруғи эндоспермасининг интакт митохондрияларида фосфатид кислота (F. Fong, R. Heath, 1997) синтези иккала мембранада ҳам амалга ошиши мумкин, фосфатидилхолин, цитидиндифосфатидилглицерин (ЦДФГ) эса оргонеллаларнинг фақат ички мембранасидагина синтезланади.

Ферментли материал сифатида исмалоқ баргларининг субхужайра фракцияларини тутувчи системада глицерол 3 – фосфатдан фосфатидилглицерин синтезининг экспериментлари натижалари асосида синтез эндоплазматик тўрда амалга ошади деб тахмин қилинади, натижада ҳосил бўлган фосфолипид хлоропластга ташилади. Бу тахминнинг воситали тасдиғи - бу изомерланган хлоропластлар ёрдамида цитидиндифосфатацилглицериннинг синтезлана олмаслиги ҳамда лецитин синтези параметрланишига ёруғликнинг таъсир эта олмаслигидир. Қайта синтезланганда фосфолипидларнинг қайта тақсимланиши фотозолнинг махсус липид – ташувчи оксиллари ёрдамида амалга ошади. Ёруғликда 24 соат ўтгандан сўнг эндоплазматик тўр фракцияларида лецитин миқдори камаяди, митохондрида эса кўпаяди. Шу натижаларга асосланиб, автор фосфолипид ташувчи оксил синтезининг фотоактивланиши ёки этиопластларнинг нормал функцияловчи хлоропластларга айланиш жараёнида унинг айланиш тезлигини ошиши ҳақида тахмин қилади. Шунга ўхшаш маълумотлар канакунжут уруғини ривожланиш даврида фосфолипидларни микросомалардан митохондрияларга ташилишини ўрганиш давомида ҳам аниқланган (И. Толибоев, Х. С. Мухамедова, А. И. Глушенкова, 1986).

Изомерланган ретикулумнинг 14C – ацетат билан инкубация қилингандан сўнг муҳитга нишонланмаган митохондриялар қўшилганда, активликни ўлчаш микросомаларда унинг миқдори камайганлигини ва бинобарин митохондриал фракциянинг кўпайганлигини кўрсатди.

Махсус тажрибалар шуни кўрсатдики, алмашилиш фақат фосфолипидлар орасида амалга ошган, бунда микросомалар ва митохондриялар ажратиб олингандан сўнг, супернатант аликвотининг қўшилиши фосфолипид алмашилиши тезлигини оширган. Супернатант активлиги трипсин билан қизитиш ва қайта ишлаш ҳамда аммоний сульфат билан чўкмага тушириш натижасида элиминирланишидан келиб чиқиб, авторлар цитозолда махсус липид – алмаштирувчи оксиллар борлиги хақида тахмин қиладилар.

Уруғнинг ривожланиши жараёнининг дастлабки давлари липидли компонентларнинг парчаланиши билан кечади.

Вигнанинг (сигир нўхоти) ивитиб қўйилган ҳамда ривожланаётган уруғларидаги фосфолипид таркибини ўзгаришини 1 – 5 кунларда ўрганиш шуни кўрсатдики, қуруқ уруғларда фосфолипидлар умумий миқдорининг 50% кефалинларга, 30% и лецитинга ва 9% и фосфатидилинозитга тўғри келаркан, бу эса миқдорий жиҳатдан мос равишда 105, 62 ва 20 нмольга тўғри келади; ивитиб қўйилганидан 24 соат ўтгандан сўнг бу компонентлар миқдори камая бошлади ва ривожланишнинг 4 – суткасига келиб фосфатидилэтаноламин ва фосфатидилинозитлар миқдори мос равишда 60,30 ва 20 нмольни ташкил қилади, яъни барча фосфолипидларнинг 50% ини ташкил этади.

Авторлар шунингдек, ўсимталарда мембрана фосфолипидларининг гидролизида зарур бўладиган ферментларнинг мавжудлигини такидлайдилар. Нишондаги дастлабки маҳсулотлар (ацетон, глицерин, ортофосфат) да ўтказилган тажрибалар асосий фосфолипидларнинг синтези уруғ паллаларида амалга ошишини тахмин қилишга сабаб бўлди: яъни шуниси

қизиқарлики, ацетат ва глицериндаги тажрибада нишоннинг қўйилиши тезлиги ўзгармаган бўлса, 32 Р ортофосфатнинг қўйилиши доимо камайиб борган.

Ҳужайрада фосфолипидлар синтезининг локализациясини аниқлаш тажрибалари, шунингдек, ретикуляр фракцияга урғу берди; бу шароитда фосфолипидларнинг ярим парчаланиш вақти 2 – 2,5 кунга тўғри келади.

Аниқланишича, фосфолипидлар синтези уруғнинг сувни шимиши билан инициацияланади, лецитин ва фосфатидилинозит синтези, ферментларининг активлиги эса шимиш бошлангандан 12 соат ўтгач максимал даражага етади.

Маккажўхорининг нормал тартибли, лекин кальцийсиз озуқа муҳитларида ўстирилиши шуни кўрсатдики, ўсимта фосфолипидлари таркибида 9 та компонент бўлиб, уларнинг энг асосийлари лецитин, кефалин, фосфатидилсерин ва фосфатид кислота экан. Озуқа муҳит таркибидан кальцийнинг олиб ташланиши фосфатид кислотадан ташқари барча фосфолипидлар миқдорининг камайишига олиб келади. Фосфатид кислота миқдори эса, аксинча, бирдан ошиб кетади. (J. H. Dyer, S. Zheng, X. Wang, 1996). Олинган натижаларга кўра авторлар, фосфатид кислотани тўпланиши, унинг бошқа фосфолипидларга айланишининг ингибирланиши натижасидир деб хулоса қиладилар.

Чигит ўсимтасининг плазматик мембраналари ва тонопластларнинг фосфолипид таркибини ўрганиш шуни кўрсатдики, мембрана липидлари таркибида фосфолипидлар билан бир қаторда стерин ва церромидлар бўлар экан, тонопластлар таркибида 1 мг оқсилга нисбатан липидли компонент кўпроқ бўлади, плазматик мембраналар эса стеринлар миқдорининг кўп бўлиши билан характерланади. Иккала мембранада ҳам 50%и фосфолипидлар ҳиссасига тўғри келади. Бунда асосий фосфолипидлар фосфатидилхолин ва фосфатидилэтаноламинлардир. Фосфатид кислота тонопластларга нисбатан гипокатилиянинг плазматик мембранасида кўпроқ

миқдорда бўлади (мас равишда фосфолипидлар умумий миқдорининг 1,5 ва 2% ини ташкил этади); тонопластлардаги ёғ кислоталарига нисбатан плазматик мембраналарда фосфолипидлар кўпроқ бўлади. Тонوپластлардаги фосфат кислота таркибида тўйинмаган ёғ кислоталари катта миқдорда бўлади. (20:2). Иккала мембранадаги стеринлар таркибидан келиб чиқиб, авторлар таъкидлаб ўтилган компонентларни катта аҳамиятга эга эканлиги ҳақида тахмин қиладилар.

Ўзгани бирламчи барглари фосфолипидларининг таркиби 16 кунгача ортиб боради, сўнгра эса камаяди. Уларнинг ривожланиши давомида фосфатидилглицерин миқдори аниқ ўзгаради, яъни ривожланишнинг 5 – 8 кунлари дастлабки миқдорга нисбатан 2 – 3 марта, 20 - кун 3-4 марта, 32 – кун 1,5 марта ортиқ бўлган; лецитин миқдори эса 5 – 10 кунлари бироз камайган, сўнгра 25 чи кунгача ўзгармаган (К. Pappan, К. D Chapman, Х. Wang, 1998).

Ўсимликда учрайдиган липолитик ферментлар жуда хилма- хил бўлиб, тинч турган уруғнинг таркибида бу ферментлар тўплами мавжуд бўлади. Бу ферментлар бир томондан асосий захира моддаларнинг парчаланишини амалга оширса, иккинчи томондан уларнинг синтезланиш жараёнларида ҳам иштирок этади. Ўсимликда кетадиган фосфор алмашинуви реакциялари асосан фосфолипазлар билан катализланади. Кейинги йилларда фосфолипазларнинг функциялари тўғрисида жуда кўп ишлар қилинган (J. H. Exton, 1998, К. Pappan, et.al.,1998, V. Liscovich, et.al., 2000, Т. Munnik, 2001, Т. Munnik, А. Musgrave,2001). Фосфолипазлар кўпгина ферментларнинг группаларини ташкил этади. Айнан фосфолипаза Д ферменти бажарадиган функциясига кўра ҳам гидролазаларга, ҳам трансферазаларга киради. Адабиётлардан маълумки, фосфолипаза Д нинг изоферментлари топилган (R. Lambrecht, R. Ulbrech-Hofmann, 1993, А. Becher, et.fl., 1994). Уларнинг аминокислота таркиби аниқланган ва хроматография усули билан ажратиб олинган.

Фосфолипаза Д хужайра ичида бўладиган сигналларга жавоб берувчи иккиламчи мессенжер сифатида ҳам фаолият кўрсата олади ва хужайра ичидаги сигналларни узатувчи бўлиб хизмат қилади (V. Liscovich, et.al., 2000, T. Munnik, 2001, T. Munnik, A. Musgrave, 2001).

Адабиётлар шарҳидан хулоса қилиб, шуни айтиш мумкинки, фосфолипидлар таркибини, алмашинувини ўрганиш билан ўсимлик организмида кетадиган фосфор метаболизмини чуқроқ таҳлил қилиш имкониятига эга бўлинади. Фосфолипидлар янги хужайраларнинг шаклланишида асосий компонент сифатида иштирок этиб, мембраналарнинг асосий таркиби ҳисобланади. Шу билан бирга фосфолипаза Д ферменти фосфолипидлар метаболизмида муҳим ўрин тутди.

Мазкур бўлимда турли ўсимликларнинг фосфолипид таркиби, уларнинг ўзгариш жараёнлари очиқ берилди ва кейинги қилинадиган экспериментал тажрибалар учун тўртки бўлади. Фосфолипидларнинг ўзгариш динамикаси тўғрисидаги материаллар бизнинг олдимизга қўйилган вазифаларни бажаришда муҳим аҳамиятга эга. Шу билан бирга фосфолипаза Д ферменти ва унинг фаоллиги кўрсатиб берилган бўлиб, бу ферментнинг икки хил функциясини кўрсатишда алоҳида ўрин тутди. Фосфолипаза Д фосфолипидларнинг гидролизида ҳам, алмашинувида ҳам муҳим ўрин тутувчи фермент ҳисобланади. Бир томондан фосфолипидлар гидролизга учраса, иккинчи томондан улар фосфолипазанинг трансфераз функцияси туфайли ўзаро алмашинув реакцияларини катализлайди. Шунга кўра натижалар ва уларнинг таҳлили бобида фосфолипаза Д ферментининг солиштирма активлиги униш кунларида икки хил шароитда: сувли ва оксигуматли муҳитда ўстирилган ловия уруғлари билан олиб борилган тажрибалар келтирилган. Шу билан бирга икки хил муҳитдаги ниҳолларда эндоген фосфолипаза Д нинг ўзгариши кўрсатиб берилган.

1.3.Оксигуматнинг усимлик организимига таъсири

Оксигумат – ўсимликнинг ўсиш ва ривожланиши регулятори ҳисобланиб, қўнғир кўмирнинг водород пероксиди таъсирида ишқорий муҳитда, катализатор иштирокида оксидланиши маҳсулоти ҳисобланади. Оксигумат юқори самарали универсал тезлаштиргич ҳисобланиб, ғўза, донли экинлар, полиз экинлари ва мевали дарахтлар ўсиши ва ривожланишини жадаллаштириши, ҳосилдорлигини ўртача 30-90%гача ошириши аниқланган. Шунингдек, оксигумат таъсирида ўсимликларнинг меваси пишиб этилиши даври давомийлиги ўртача 10-15 кунгача қисқариши аниқланган. Оксигумат қишлоқ хўжалиги экинларининг ноқулай шароитларга мослашувчанлик хусусиятини ошириши, илдиз ҳосил бўлиши жараёнини тезлаштириши, уруғлар унувчанлигини ошириши, шунингдек минерал озуқа элементларининг ўзлаштирилиши жадаллигини ошириши қайд қилинган. Оксигумат қўлланилиши натижасида қишлоқ хўжалиги экинлари меваси таркибида нитритлар, радионуклидлар ва заҳарли моддалар йиғилиши камаяди ва ҳосилнинг сифат кўрсаткичлари даражаси ортади, бундан ташқари минерал кимёвий ўғитлардан фойдаланиш миқдори 40-50%гача камайтирилишига эширилади. Оксигумат препаратидан Ўзбекистоннинг турли хил тупроқ – иқлим шароитларида фойдаланиш давомида ўсимликлардан юқори ҳосил олиниши тасдиқланган [32].

Жумладан, оксигумат таъсирида лалми экин майдонларида экинлар ҳосилдорлиги ортиши, минерал ўғитлардан фойдаланиш даражаси 2 мартагача камайтирилишига эришиш мумкинлиги қайд қилинган. Шунингдек, оксигумат препарати таъсирида қишлоқ хўжалиги экинларида турли хил зараркундалар таъсирида юзага келувчи касалликлар даражаси кескин пасайиши аниқланган. Оксигумат препарати Тошкент, Сурхондарё, Самарқанд ва Жиззах вилоятларининг пахтачиликка ихтисослаштирилган хўжаликларида синовлардан самарали ижобий натижалар асосида

ўтказилган. Ушбу синов далаларида ҳосилдорликка 6-8 с/га қўшимча миқдорда ҳосил олинган, шунингдек ҳосилнинг пишиб етилиш муддатлари сезиларли даражада қисқариши кузатилган [32].

Шунингдек, айрим тадқиқотларда таркиби жиҳатидан ўзаро ўхшаш бўлган биопрепаратлар – Бинорам, Оксидат, Оксигумат кабилар билан картошка тугунаги ишлов берилган ҳолатда ўсимликнинг касалликларга чидамлиги даражаси ортиши аниқланган (30). Ушбу биопрепаратлар таъсирида ўсимликларнинг ўсиши ва ривожланиши ортиши билан биргаликда картошканинг ризоктониоз касаллиги таъсирида зарарланиши даражаси кескин камайиши аниқланган ва ҳосилдорлик даражаси сезиларли ортиши қайд қилинган [30].

Оксигумат препарати ва шунингдек умумий ҳолатда таркибида гуматлар мавжуд бўлган биопрепаратлар қишлоқ хўжалигида экинларнинг ўсиш ва ривожланиши стимуляторлари сифатида юқори самарали таъсирга эга эканлиги қайд қилинган [31].

Гумат моддалари ўсимлик таркибида фотосинтез фаоллигини ошириши, минерал моддалар, макро ва микроэлементлар ўзлаштирилишини жадаллаштириши, биосинтез жараёнини фаоллаштириши аниқланган. Бу моддалар мураккаб таркибли юқори молекуляр органик бирикмалар аралашмасидан ташкил топган бўлиб, 0,0001 – 0,001% концентратсияда ўсимликда ўсиш ва ривожланишни сезиларли фаоллаштириши билан биргаликда касалликларга чидамлилик хусусиятини ҳам ошириши аниқланган [31].

Оксигуматнинг 0,005 % ли эритмасини донли экинларнинг тублаш ёки найчалаш даврида ер устки қисмига сепиш ҳосилдорликнинг юқори бўлишини тامينлайди. Шунингдек, донли экинларнинг уруғига оксигумат билан ишлов бериш ҳосилдорликнинг ошишини таъминлаш билан бирга, унинг сифат кўрсаткичларини (оқсил миқдори, клейковина таркиби ва сифати, доннинг шаффофлигини) ҳам яхшилайдди.

Оксигуматни дорилар билан бирга ишлатиш ўсимлик ўсишини секинлаштиради, ўсимлик бўйининг ўсишини танасининг энига ўсиши билан мувофиқлаштиради ва натижада уларнинг ётиб қолишига қаршилиги ошади.

Шундай қилиб, ўтказилган кўп йиллик тажриба натижалари, қишлоқ хўжалик ўсимликларига оксигуматнинг сувли эритмаси билан ишлов бериш тадбирлари қуйидаги натижаларга олиб келди:

- озиқланишда минерал элементлар, айниқса, азот ўзлаштирилиш коеффитсиентини ошириши, истемол қилинадиган тупроқ суви миқдорини камайтириши;
- ўсимликнинг ривожланиш босқичларида, баргларда хлорофилл ҳосил бўлишини тезлатиши, CO_2 ютилиши ва фотосинтетик фосфорланиш жараёнининг активланиши ;
- уруғ униш энергиясининг ошишини ;
- ўсимликнинг илдиз олиши ва барг ҳосил бўлишининг яхшиланишини ;
- ўсимлик маҳсулоти сифатининг яхшиланиши, меваларда нитрат ва ядрохимикатлар тўпланишининг камайишини таъминлайди.

Ўзбекистон Республикаси бир қатор вилоятлари хўжаликларида турли хил қишлоқ хўжалик экинларини етиштиришда агротехник усуллар қўлланилиши билан биргаликда минерал ўғитлар аралашмаси билан оксигуматнинг кўп йиллик қўлланилиш тажрибасида ушбу препаратнинг юқори самарадорлиги аниқланган. Юқорида келтирилганларни ҳисобга олиб, ўсимлик ниҳолларини ва уруғларини экишдан олдин органик озиқлантириш концепсияси, яъни оргономинерал ўғитлардан фойдаланиш концепсияси ишлаб чиқилган. Ўсимликларнинг минерал озиқани ўзлаштиришига жавобгарбўлган, тупроқда органик бирикмаларнинг, жумладан гумин моддаларининг талаб этиладиган балансини ушлаб туриш, ҳозирги кунда Ўзбекистон агротехнологиясининг асосий масалаларидан

бири ҳисобланади. Ўзининг таркибида физиологик фаол, гумин моддаларини сақловчи оксигумат минерал элементларни, айниқса азотни ўзлаштириш коеффитсентини оширади. Оксигуматда гумин моддалари макромолекулалари ситоплазматик мембрана ташқи қисмига сингади ва хужайрага минерал озуқа элементлари ва қуйи молекуляр органик бирикмалар – аминокислоталар, моносахаридлар ҳамда сувда осон эрувчи гумин кислота тузлари эркин киришини таъминловчи тўрсимон структура ҳосил қилади. Бунда оксигуматнинг тартибга туширувчи хусусияти юзага чиқади. Ривожланишнинг дастлабки даврида у уруғнинг бўртиш қувватини кучайтиради, илдиз ўсиши ва илдиз тизими, кейин эса ер устки қисмлари ривожланишини кучайтиради.

Кўп марталик кузатишларда оксигумат билан ишлов беришда ғўзанинг илдиз тизими оксигумат билан ишлов берилмаганига нисбатан 1,5-2 мартаба йирик бўлиши аниқланган. Маълумки, илдиз тизими ўсимликнинг минерал озиқланиш бўйича генотипик фарқланишида асосий рол ўйнайди. Илдиз тизими яхши ривожланган ғўза азот ва фосфорни кўпроқ ўзлаштиради. Минерал ўғитлар юқори дозада қўлланилиши ўғитнинг ўзлаштирилиши ҳисобига метаболизм кучайиши, азот, фосфор ва бошқа озиқ микроэлементлари ўзлаштирилиши ортиши ғўза навини етиштиришда муҳим ҳисобланади. Жиззах ва Қарши фермер хўжаликларида ғўзанинг илдиз тизими кучли ривожланиши ҳисобига илдиз қурғоқчил муҳитда эркин жойлашиб қолишига олиб келган. Шу билан бир вақтда бошқа хўжаликларда қурғоқчилик оқибатида илдиз тизими ривожланмаганлиги ҳосилдорликни пасайтириб юборган. Оксигумат фенологик фаза амалга ошиши темпини тезлаштиради, баргда хлорофилл шаклланишига сезиларли таъсир кўрсатади, ўсимликнинг ривожланиши ва етилишини кучайтиради. Оксигумат препаратининг ўсимликнинг ўсиши ва ривожланишига таъсирини ўрганиш устида Хоразм Маъмун академиясида олиб борилган кўп марталик тажрибалар «Зарбдор», «Княжна», «Купава» буғдой навларида экишдан

олдин уруғнинг 0,01%ли оксигумат эритмаси билан ишлов берилиши, шу билан биргаликда ўсимликка 0,005%ли эритмасининг бир маротабалик пуркалиши натижасида уруғнинг далада унувчанлигини ошириб, ўсимликни ўсиш ва ривожланишини кучайтириши, вегетатсия даврини 10-12 кунга камайтириши кузатилган.

- Шунга ўхшаш натижалар Хоразм вилояти шароитида 8 та истиқболли шоли навлари устида ўтказилган тажрибаларда ҳам қайд қилинган.

- Nunhems фирмасининг (Голландия) Crispina F1, Nicola F1, Ajax F1 – бодринг навлари уруғларини ивитиб қўйиш, уларнинг ҳосилдорлигини 36-45% га оширди. Шунингдек, бунда пишиб этилиш даври 15-20 кунга қисқарди. ncas F1, Orco F1 ва Meran F1 помидор навларида оксигумат таъсирида ҳосилдорлик 36-40%га ошди.

- Фенологик кузатувлар ва лаборатория таҳлиллари кўрсатишича, полиз экинлари уруғини экишдан олдин ишлов бериш ва ўсимликка пуркаш унувчанликни оширади ва уруғнинг бўртиш қувватини оширади, барг юзасини оширади, ўсимликнинг юқори ҳарорат, қурғоқчилик ва ҳоказолар таъсирига чидамлилигини оширади. Умуман, ўсимликнинг ўсиш ва ривожланиш темпини кучайтиради, сабзавотлар этилишининг тезлашиши эса ҳосил нархига ижобий таъсир кўрсатади. Шунингдек, сабзавот экинлари ҳосилдорлигининг ортиши билан бир қаторда биокимёвий таркиби ва таъм сифати яхшиланади, нитрат ва зарарли химикатлар йиғилиши камаяди.

- Фосфолипид алмашинувининг анча юқори даражадалиги оксигуматнинг фосфолипаза Д ферменти фаоллигига кўзғатувчи таъсиридан далолат беради ва фосфолипидлар миқдори ортади [25].

Кейинги йилларда маккажўхори уруғининг экишдан олдин 0,005%ли оксигумат эритмаси билан ишлов берилиши ҳосилнинг миқдор ва сифат кўрсаткичларига ижобий таъсир кўрсатишини кузатдик. Бунда маккажўхори 5 метргача ўсди, барглари 1,5 метр узунликка етди, сўтаси эса 40 см га этди.

Оксигумат билан ишлов берилган ўсимликнинг турли хил касалликларга чидамлилиги ортади.

Маккажўхорида алоҳида олиб борилган тажрибаларда оксигуматнинг ўсимлик бўйи ўсмай қолиши мозаика вируси билан касалланишига қарши даволовчи таъсири аниқланди. Маълумки, бу вирус таъсирида маккажўхори ўсимлиги бўйи паст бўлиб қолади, пояси мўрт бўлиб, тез синади, сўталари донга тўлмайди ва дон таркибида крахмал миқдори кескин пасаяди. Шунингдек, ўсимлик касаликка қанча эрта чалинса унинг салбий оқибатлари шунча кучаяди.

Тажрибалар ушбу вирусга жуда сезгир бўлган «Ширин» маккажўхори навида олиб борилди. Экишдан олдин маккажўхори уруғини 0,005%ли эритмада 24 соат ивитдик. Ўсимликда 3-5 та барг пайдо бўлгандан кейин механик усулда 2 мартаба вирус билан касаллантирдик. Кейинги фенологик кузатишларда назорат ўсимликларида 50% ўсимлик, оксигумат билан ишлов берилган тажриба ўсимликларида 19% ўсимлик касаллик билан зарарланганлиги аниқланди. Вегетатсион давр охирида оксигумат билан ишлов берилган ўсимлик 217,4 см га ўсди, назорат ўсимлиги бўйи эса 186 см ни ташкил қилди. Оксигумат таъсирида ўсимликнинг касалланиш фоизи кескин камайиши аниқланди. Оксигумат маккажўхорининг ривожланиши ва ҳосилдорлигига ижобий таъсир кўрсатади.

II. ТАДҚИҚОТ МАТЕРИАЛЛАРИ ВА УСУЛЛАРИ

Берилган иш бўйича тажриба ўтказиш учун гуза ўсимлиги уруғларидан фойдаланилди (Вигна штамбовая 661 нави). Улардаги фосфолипид миқдори аниқланди. Тажриба ўтказиш учун авваламбор гуза ўсимлиги уруғи сувда 27⁰С температурали термостатда бир сутка давомида ушланди. Эртаси кун уруғлар олиниб, фильтр қоғозлар орасига жойлаштириб, яна икки сутка 27⁰С ли термостатда ушланди. Икки кундан кейин унаётган уруғлар сувли стаканларга экилди ва ўн кун давомида фосфолипидлар миқдорининг ўзгариш динамикаси аниқланди.

Иккинчи вариант тажрибалар эса оксигуматли мухитда олиб борилди. Бунинг учун ғўза оксигуматли мухитда ўстирилди ва юқоридаги тажрибалар такрорланди ва 3-куну ниҳоллар оксигуматли стаканларга ўтказилди. Бунда оксигуматнинг 0,1% ли эритмасидан фойдаланилди. Бу мухитда ўстирилган ниҳоллардан 10 кун давомида фосфолипидлар ажратиб олинди ва уларнинг миқдори аниқланди.

2.1. Фосфолипидларнинг умумий миқдорини аниқлаш

1 грамм майдаланган уруғга 3:1 нисбатдаги спирт-эфир аралашмасидан қуйилади. 1 грамм уруғга 20 мл спирт-эфир аралашмасидан солинади. 12 соатдан сўнг центрифугаланади ва устки қисми алоҳида колбага қуйиб олинади. Кейин чўкмага яна бир бор спирт-эфир аралашмасидан солинади ва 6 соатга қуйиб қуйилади. Сўнгра центрифугаланади ва устки қисми қуйиб олинади.

Бу жараён 4 марта такрорланади. Ҳамма эфирли экстрактлар жамланади. Жамланган экстракт 50 млгача буғлантирилади. Сўнг у ердан 2мл экстракт олинади ва утига 0,5 мл 57% ли HClO₄ солинади. Бу

пробиркалар куйдириш учун махсус термостатли алюмин печга жойланади. Куйиш жараени 1-1,5 соат 110-120⁰С да, кейин эса 170-180⁰С да тўлиқ тиниқ ранг ҳосил бўлгунча олиб борилади. Агарда тўлиқ куйиш содир бўлмаса, у ҳолда совитилган пробиркаларга Н₂О₂ дан томизилади ва куйдириш жараёни давом эттирилади. Сўнгра фосфорнинг миқдори куйида келтирилган усул билан аниқланади

2.2. Фосфолипидларни гузадан ажратиш усули.

Ўўза таркибидаги фосфолипидларни ажратиш учун дастлаб уларнинг пўсти олиб ташланади, ажратиб олинган уруғлар гомоген ҳолга келгунча ҳовончада майдаланади. Шундан сўнг устига 20 мл хлороформ-метанол (2:1 ҳажм бўйича) аралашмасидан солинади. Бу аралашма 30 минут давомида хона температурасида оғзи берк колбага солиб қўйилади.

Вақт ўтгандан кейин экстракт центрифугалаш йўли билан ажратиб олинади. Бу жараён 3 марта такрорланади. 3 марта экстрактдан ажратиб олинган эритувчи йиғилиб, роторли ҳайдаш асбобида ҳайдалади, қолган қуюқ қисм минимал миқдордаги хлороформда эритилади ва 20 баравар ҳажм ацетон билан чўктирилади. Чўкма центрафугалаш йўли билан ажратиб олинади ва 1 мл хлороформда эритилади. Хлороформда эритилган эритма юпқа қаватли сликогелли пластинкага томизилади. Сликогел олдиндан центрафугаланган, хлорид кислота билан ишланган ва сув билан яхшилаб ювилган бўлиши керак. Пластинкалар ишлатишдан аввал хона температурасида қуририлади ва 110-115⁰С да 40 минут давомида активлантирилади.

2.3. Фосфолипидларни хроматография усули билан аниқлаш.

Фосфолипидларни хроматография камерасида эритувчилар ёрдамида ажратилади. Биринчи йўналиш бўйича эритувчилар ишлатилади: хлороформ-

метанол-25% ли аммиак (65:25:5). Иккинчи йўналишида эса: хлороформ – ацетон-метанол-сирка кислота-сув (100:40:20:20:10).

Пластинкалар қуритилгандан кейин йод буғлари билан ва Васковский реактиви билан очилтирилади.

2.4. Фосфорни аниқлаш усули

Фосфорни микрометод билан аниқланади. Бунинг учун қуритилган пластинкаларга 50% ли H_2SO_4 эритмасидан сепилади. Кейин пластинкалар 180-190⁰С да 2 соат давомида куйдирилади. Вақт ўтгандан сўнг ҳосил бўлган доғлар қириб олинади ва пробиркага солинади. Устига 4 мл сув ва 1 мл Васковский эритмасидан солинади. Аралашма қайнаб турган сув ҳаммомида 30 минут давомида қайнатилади. Кейин хона температураси даражасигача совутилади ва 5 минут давомида центрифугаланади, чўкма устидаги суюқлик ажратиб олиниб, унинг оптик зичлиги фотоэлектроколориметр ёрдамида 9-сонли светофилтр қаршисида аниқланади, олинган натижалар калибрлаш тўғри чизигига солиштирилиб, пластинкадаги фосфолипидларни миқдори аниқланади.

III. НАТИЖАЛАР ВА УЛАРНИГ МУХОКАМАСИ

3.1. Ғўзанинг асосий фосфолипидларни узгариш динамикаси

Чигитнинг фосфолипидларини ЮҚХ усули билан аникладик. Тажрибалар натижасида шу нарса маълум бўлдики, чигитнинг асосий фосфолипидлари фосфатидилхолин, фосфатидилэтанолламин, фосфатидилинозит ва фосфатид кислоталар бўлиб, бу фосфолипидлар чигитнинг униш даврида турлича узгаришга учраши 1-жадвалда курсатилган.

Жадвал 1.

Чигитни униш даврида асосий фосфолипидларнинг ўзгариши ($M \pm m$, $n=5$)

Униш Кунлари	Ф о с ф о л и п и д л а р, %			
	ФИ	ФХ	ФЭА	ФК
Унмаётган чигит	22.1±0.59	56.8±1.43	13.8±0.36	3.6±0.1
1	22.5±0.59	55.1±1.47	12.4±0.32	5.5±0.15
3	32.2±0.10	36.5±1.1	9.1±0.26	16.5±0.43
5	39.8±1.1	22.5±0.60	4.1±0.11	29.0±0.71
7	26.0±0.70	20.8±0.52	3.8±0.11	43.1±1.1
9	16.0±0.46	18.0±0.44	5.3±0.13	44.0±1.1

Жадвалдан куришиб турибдики, фосфатидилинозитнинг микдори чигит унишининг 1-кунидан бошлаб ошиб борди, фосфатидилхолиннинг микдори унишнинг дастлабки кунларида ошиб, 3-кунгача юкори курсаткичга эга бўлди ва тажрибанинг кейинги кунларида эса камайиб кетди. Фосфатидилэтанолламиннинг микдори эса кун сайин камайиб борди. Фосфолипидларнинг гидролизи махсулоти бўлган фосфатид кислотанинг микдори эса униш давомида ошиб бориб, тажрибанинг 9-кунгача 1-кунга нисбатан 8 баробар юкори курсаткичга эга бўлди.

Хулоса килиб, шуни айтиш мумкинки, чигитнинг униши давомида фосфолипидлар миқдори турли тартибда узгаришга учраб боради ва бунда албатта алмашинув реакциялари амалга ошади.

3.2 Гузанинг асосий фосфолипидларнинг оксигумат таъсири узгариши

Адабиётлардан маълумки, фосфолипидларнинг алмашинув реакциялари фосфолипаза Д ферменти иштирокида катализланади (7). Кейинги тажрибаларда чигитнинг униш даврида фосфолипидларнинг узгариш динамикасига оксигуматнинг таъсирини урганиб чикдик. Тажриба натижалари шуни курсатадики, оксигуматли мухитда устирилган гуза усимталарида фосфолипидларнинг узгариш динамикаси бир мунча юкори курсаткичларда амалга ошади. Тажриба натижалари 2 -жадвалда курсатилган.

Жадвал 2

Чигитнинг униш даврида асосий фосфолипидларнинг ўзгаришига оксигуматнинг таъсири

($M \pm m$, $n=5$)

Униш Кунлари	Ф о с ф о л и п и д л а р, %			
	ФИ	ФХ	ФЭА	ФК
Унмаётган чигит	24.4±0.59	58.3±1.43	15.3±0.36	5.1±0.1
1	25.8±0.59	57.1±1.47	13.9±0.32	7.0±0.15
3	34.6±0.10	38.0±1.1	11.1±0.26	18.0±0.43
5	41.0±1.1	24.5±0.60	6.1±0.11	30.7±0.71
7	27.5±0.70	22.3±0.52	5.3±0.11	45.1±1.1
9	18.0±0.46	19.5±0.44	7.3±0.13	45.5±1.1

Жадвалдан куриш мумкинки, оксигумат эритмаси чигитнинг униш даврида унинг асосий фосфолипидлари: фосфатидилинозит, фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин ва фосфатид кислоталарнинг

микдорий ўзгаришига сезиларли таъсир курсатади, Масалан, фосфатидилинозитнинг микдори контролга нисбатан 1,5 марта ошди. Фосфатидилхолиннинг микдори эса 1,7 марта ошди. Фосфатидилэтаноламиннинг микдори эса 2 мартага купайди. Фосфолипидларнинг гидролиз маҳсулоти булган фосфатид кислотанинг микдори эса уч мартага ошди.

Баъзи бир фосфолипидлар микдорининг ошиши, бошқаларининг эса камайиши, улар орасида алмашинув реакциялари амалга ошиб туришидан, фосфатид кислота микдорининг ошиб бориши эса фосфолипидларнинг ферментатив гидролизга учрашидан дарак беради.

3.3. Ғўзанинг униш даврида фосфолипаза Д ферментининг активлигига оксигуматнинг таъсири

Фосфолипидларни уруғнинг униш давридаги ўзгариши оқсиллар ва углеводларнинг ўзгариши каби тўлиқ ўрганилмаган. Шу сабабли фосфолипидларни униш даврида ўрганиш муҳим ҳисобланади.

Бизга маълумки, ғўза ўсимлиги уруғидан асосан 4 хил фосфолипид ажратиб олинган (Рахимов М. М., Абдуллаева М. М., Валихонов М. Н., Бабаев М. У., 1986). Булар фосфатидилинозит, фосфотидилсерин, фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин ва фосфатид кислота. Гуза ўсимлиги оқсилли ўсимликлар қаторига киради. Шунинг учун биз ўз тажрибаларимизда гуза ўсимлиги ва уруғида кетадиган фосфолипид ўзгаришини ўрганиш мақсадида гуза уруғини олиб, улардаги асосий фосфолипидлар нималарни ташкил этишини, уруғ унишининг дастлабки 10 кунлигида қандай ўзгаришларга учрашини кўриб чиқдик.

Адабиётлардан маълумки, уруғ уна бошлаши билан ундаги асосий захира моддалар ферментатив гидролизга учрай бошлайди. Бунда уруғга сув кириши билан асосий захира моддалар гидролизга учраши билан, нафас

олиш жараёни, моддалар алмашинуви жараёни жадаллаша боради ва турли биокимёвий жараёнлар интенсив амалга ошади. Шундай жараёнлардан бири фосфолипидларнинг ўзгаришидир. Бунда албатта фосфолипаза Д ферментининг фаоллигини алоҳида кўрсатиш керак.

Бизга маълумки, гуза уруғининг асосий фосфолипидлари ҳам худди чигитники каби фосфатидилинозит, фосфатидилхолин, фосфатидилэтанолламин ва фосфатид кислота экан. Гуза уруғида фосфатидилэтанолламин ва фосфатидилхолин миқдор таркибининг ўзгариши бир хил қийматга эга. Тиним давридаги уруғларда фосфатид кислота миқдори юқори бўлмайди, униш даврида эса бир неча баробар ошиб кетади.

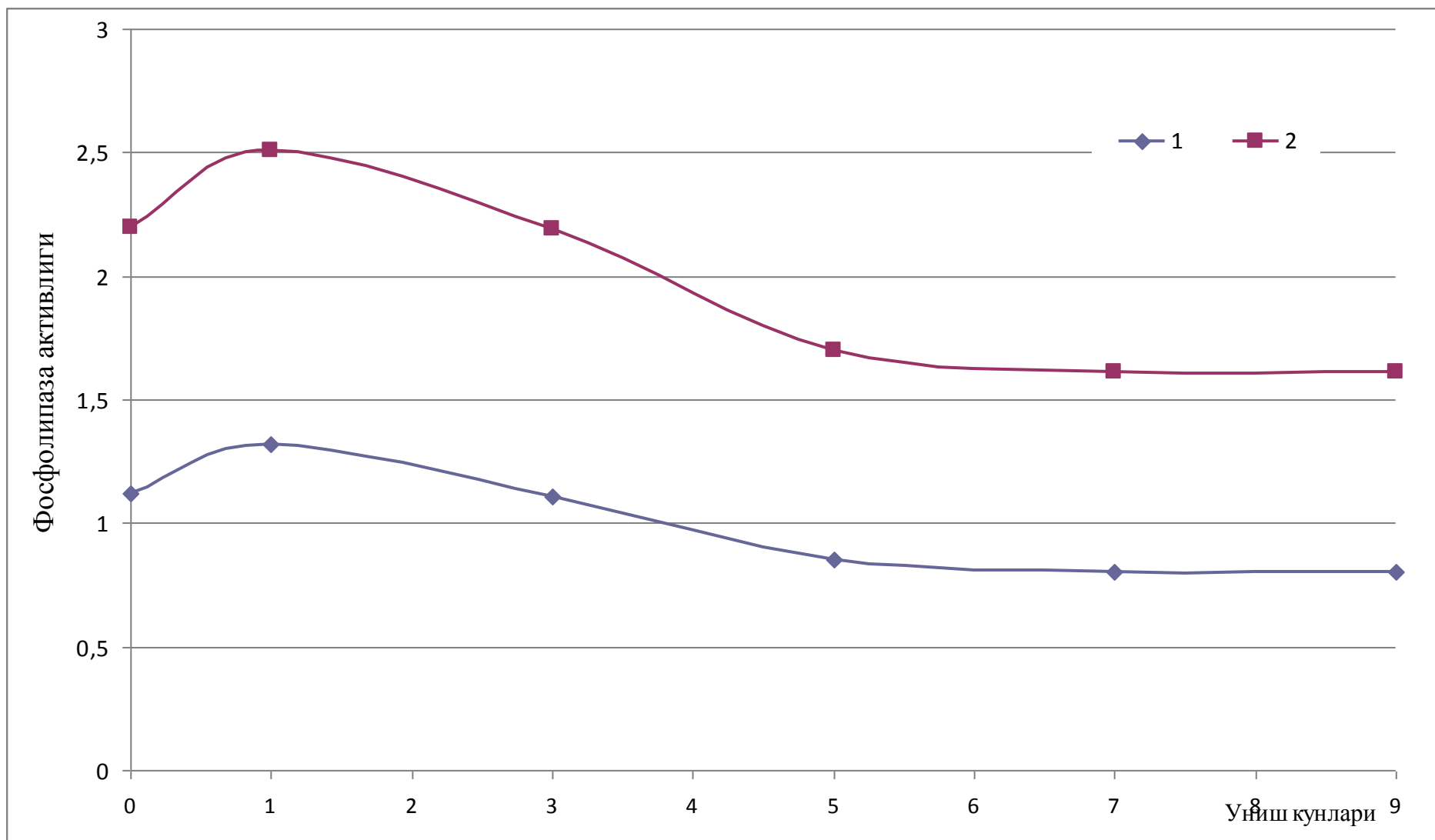
Гуза уруғининг униш жараёнида фосфолипидлар турлича ўзгаришга учрайди. Жумладан, фосфатидилинозит миқдори 5 кунгача ошади, кейин эса камаяди. Фосфатидилхолин ва фосфатидилэтанолламинларнинг миқдори биринчи кундан бошлаб камайиб боради. Уларнинг кўрсаткичи униш кунларида 2-4 марта камайишга учради. Фақатгина фосфатид кислотанинг миқдори униш кунларидан то 10 кунгача ошиб борди ва охириги кундаги кўрсаткичи 7-8 марта юқори бўлди. Фосфолипидлар ўртасидаги бундай ўзгаришлар фосфолипидларнинг гидролизида иштирок этадиган фосфолипаза Д ферментининг фаоллиги билан боғлиқ бўлади. Тажрибадаги бир фосфолипиднинг камайиб, иккинчисини ошиши фосфолипаза Д ферменти иштирокида амалга ошишини кўрсатади. Бунда ферментнинг фақат гидролаз функцияси эмас, трансфераз функцияси ҳам намоён бўлади.

Шундай қилиб, гуза уруғи оксилли уруғлар қаторига кирса ҳам, уларнинг фосфолипид таркиби худди чигитникидек бўлиб, уларнинг ўзгариши ҳам бир хилда амалга ошади. Бунда албатта фосфолипаза Д ферменти иштирок этади.

2-расмда фосфолипаза Д ферментининг солиштирма активлиги униш кунларининг динамикасида кўрсатилган.

Расмдан кўриш мумкинки, фосфолипаза Д ферменти бошқа гидролитик ферментлар каби униш кунлари динамикасида ошмайди. Ферментнинг активлиги дастлабки кунда озгина ошиб, кейинги кунларда бир хил кўрсаткичга эга бўлди (2-расм, 1-эгри чизик). Бундай ўзгармаслик чигитнинг униш кунларидагига ўхшаш бўлиб, бу муаллифлар томонидан кўрсатиб берилган (М. М. Рахимов , М. М. Абдуллаева ва бошқалар, 1986). Гуза уруғининг фосфолипаза Д ферменти ҳам худди бошқа ўсимликларнинг униш даврида қандай ўзгаришга учраган бўлса, шундай кўрсаткичга эга бўлди.

Ферментнинг активлигига оксигуматнинг таъсирини текширганимизда шу нарса маълум бўлдики, ферментнинг активлиги унишнинг 10-кунигача бўлган вақтда оксигумат таъсирида ошиб борди (2-расм, 2-эгри чизик).



Расм 2. Фосфолипаза Днинг активлигига оксигуматнинг таъсири (1 – сувли муҳит , 2 – оксигуматли муҳит)

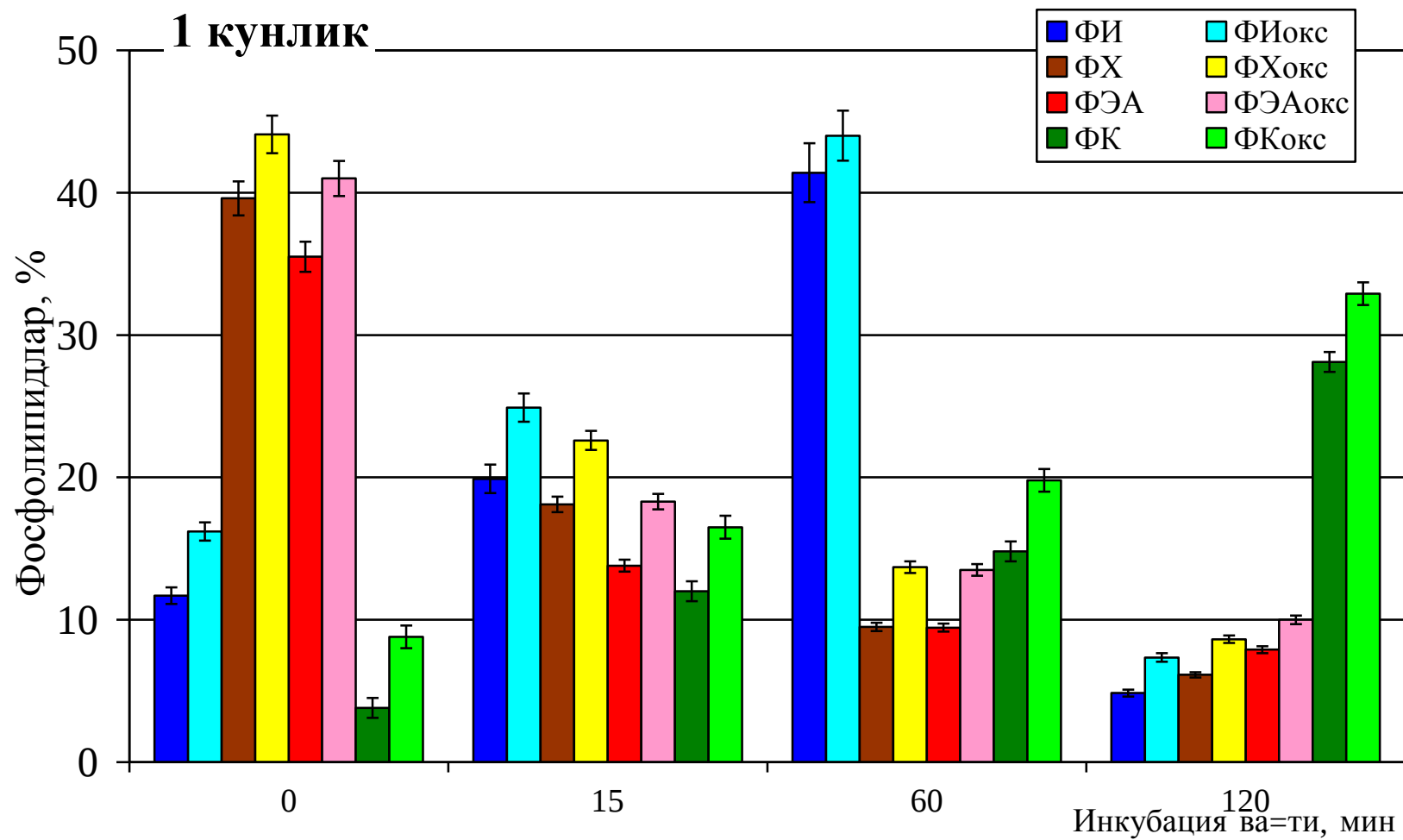
Сувли мухитда ўстирилган гуза ниҳоллари билан оксигуматли мухитда ўстирилган ниҳоллар ўртасида ҳам фарқ бўлиб, бу нарса фосфолипидларнинг миқдорий кўрсаткичида ва фосфолипаза Д ферменти активлигининг юқорилигида кўринди.

3.4. Оксигуматли шароитда ўстирилган гуза ниҳолларидаги фосфолипидларнинг эндоген фосфолипаза Д таъсирида ўзгариши

Юқорида айтилганидек, оксигумат турли ўсимликлар учун стимулятор бўлиб, уларнинг ҳосилдорлигини ошишига сабабчи бўлган. Шунга кўра бу бирикманинг фосфолипидлар ўзгаришига таъсирини ўрганиш мақсадга мувофиқ бўлиб, кейинги тажрибамиз оксигумат солинган мухитда ўстирилган гуза ниҳоллари билан олиб борилган. Бизга маълумки, фосфолипидларнинг ўзгаришида фосфолипаза Д ферменти асосий рол ўйнайди. Шунинг учун биз ўз тажрибамизда оксигуматни эндоген фосфолипаза Д нинг фаоллигига таъсирини кўрдик. Олинган натижалар 2-жадвалда берилган. Жадвалдан кўриш мумкинки, оксигумат униш даврининг дастлабки кунларида ҳамма фосфолипидларнинг миқдорий ошишига таъсир этади. Бунда ҳамма фосфолипидлар орасида фосфолипидларнинг гидролиз маҳсулоти бўлган фосфатид кислотанинг миқдори бир неча марта ошиб кетган. Бундан шуни айтиш мумкинки, оксигумат таъсирида фосфолипидлар гидролизи тезлашар экан. Фосфолипидлар орасида бўладиган алмашинув реакцияларида алоҳида ўрин тутадиган фосфатидилинозитнинг ошиши эса бу бирикманинг алмашинув реакцияларига ҳам ижобий таъсир этишини кўрсатади.

1-расмда унаётган гуза уруғларида (1кунлик) олиб борилган тажрибалар келтирилган. Расмдан кўриш мумкинки, 1 кунлик ниҳолларда олиб борилган тажрибаларда ҳам асосий фосфолипидлар: фосфатидилинозит, фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин ва фосфатид кислоталар

инкубация вақти ўтиши билан ўзгаришга учраган. Жумладан фосфатидилинозит биринчи минутдан бошлаб 60 минутгача ошди ва кейин камайиб кетди. Фосфатидилхолиннинг миқдори эса худди унмаётган чигитдагидек биринчи минутдан бошлаб камайиб борди. Фосфатидилэтаноламин ҳам биринчи минутдан худди фосфатидилхолин сингари камайиб борди. Фосфатид кислота эса инкубациянинг дастлабки вақтидан бошлаб, охиригача фақат ошиб борди. Расмдан кўриш мумкинки, оксигуматли муҳитда ўстирилган гуза уруғлари инкубация қилинганда, турли инкубация вақтларида ҳамма фосфолипидларнинг миқдори контролга нисбатан юқори кўрсаткичга эга бўлди.



1-расм. Сувли ва оксигуматли мухитда ўстирилган гуза фосфолипидларининг эндоген фосфолипаза Д таъсирида ўзгариши (1 кунлик) ($M \pm m$, $n=5$)

IV. ХУЛОСА

1. Ғўза уруғининг асосий фосфолипидлари бўлган фосфатидилинозит, фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, фосфатид кислоталар униш давриниг 1-9 кунларида узгаришга учрайди. ФИнинг миқдори 1кундан 5кунгача ошиб борди, кейин камайди. ФХ ва ФЭА нинг миқдори 1 кундан бошлаб камайди. ФКнинг миқдори эса 1 кундан бошлаб ошиб борди.

2. Ғўза уруғининг униш даврида асосий фосфолипидлар фосфатидихалин, фосфатидилиназит, фосфатидилэтаноламин, фосфатид кислоталарнинг миқдорий курсатгичлари оксигумат тасирида сезиларли ўзгаришларга ўчрайди. Фосфолипидларнинг миқдори оксигумат таъсирида ўртача 1,8-2%га ошганлигини кўриш мумкин.

3. Оксигумат эндоген фосфолипаза Д нинг активлигига ҳам ижобий таъсир кўрсатади ва контролга нисбатан бирмунча юқори кўрсатгичга эга бўлади.

V. ФОЙДАЛАНГАН АДАБИЁТЛАР РЎЙЎАТИ

1. Абдуллаева М.М. Влияние оксигумата на обмен фосфолипидов сои и арахиса при прорастании семян. Аграрная наука, Москва, 2002, №6, с. 28-30.
2. Абдуллаева М.М., Қодирова М., Игамназаров Р.П., Сағдуллаев И.Н. “Бугдой донининг униш даврида фосфолипидлар алмашинувига оксигуматнинг таъсири” ЎзМУ хабарлари, №1, 2006, 7-9 бет.
3. Алаудинова Е.В., Миронов П.В., Репях С.М. Характеристика липидов меристем почек *Larix Sibirica*. Химия природных соединений – 2002. – № 4. – с. 259-261.
4. Асилбекова Д.Т. Липиды семян *Capsicum Annuum*. Химия природных соединений – 2003. – № 6. – с. 437-439.
5. Биричевская Л.Л., Ерошевская Л.А., Кисель М.А., Зинченко А.И. Субстратные требования фосфолипазы Д из *Streptomyces Netropsis* при синтезе фосфолипидов по реакции трансфосфатидилирования. Химия природных соединений – 2006. – № 1. – с. 26-27.
6. Валиханов М.Н., 1982. Роль фитина в метаболизме семян хлопчатника. Биология хлопчатника. Сб.научн.тр. ТашГУ, Ташкент, С. 3-12.
7. Валиханов М.Н., 1983. Фосфорный метоболизм в развитии хлопчатника. Автореф. дисс... докт. биол. наук. Ташкент. – с. 38
8. Валиханов,М.Н., Абдуллаева М.М . Фосфолипиды семян хлопчатника. \В кн:влияние внешних фаторов на физиолого – биохимические показатели хлопчатника. Сб.тр. ТашГУ им. В.И. Ленина, 1985-С.19-30.
9. Валиханов.М.Н. Фосфорный метабализм в развитии хлопчатника. Дисс. Ташкент, 1982, 361 бет

10. Васьковский В.Е., Некрасов Е.В., 1998. Современные проблемы биохимии и физиологии фосфолипазы Д. Журн. эволюц. биохим. физиол., Т.35, №3, С.187-198.
11. Васьковский В.Е., Горовой П. Г., Хотимченко С. В., Некрасов Е.В., 1999. Фосфолипаза Д. Краткая история и новые достижения. Вест. Дальневост. отд. РАН, №4, С.34-46.
12. Гречкин А.Н., Понкратова С.И., Торческий И.А. Биосинтез глицеролипидов *in vivo* в субклеточных проростках пшеницы. //Биохимия. 1990-Т.45.-вып. 10- с. 1804-1809.
13. Кабачевская Е.М., Ляхнович Г.В., Волотовский Е.Д. Светозависимость активности фосфолипазы Д в проростках овса *Avena sativa*. Физиология растений. – 2002. – № 4. – с. 577-583.
14. Кабачевская Е.М., Ляхнович Г.В., Волотовский Е.Д. Регуляция активности фосфолипазы Д в проростках овса светом и фитогормонами. Физиология растений. – 2004. – № 6. – с. 855-859.
15. Кемертелидзе Э.П., Далакишвили Ц.М., Битадзе М.А., Хатиашвили Н.С. Липиды семян *Phellodendron Lavalii*. Химия природных соединений – 2000. – № 3. – с. 220-221.
16. Котельникова И.М., Некрасов Э.В., Крылов А.В. Влияние вируса табачной мозаики на содержание фосфолипидов и активность фосфолипазы Д в листьях табака. Физиология растений. – 2004. – № 1. – с. 73-79.
17. Лакин Г.Ф. Биометрия. 1990. Учеб. пособ. для биол. спец. Вузов-4е изд. перераб. И доп. М. Высшая школа., 352 с.
18. Мадьяров Ш.Р. 1976. Выделение фосфолипазы Д из семян хлопчатника. Биохимия Т.41. С. 255-259.
19. Некрасов Э.В., Котельникова И.М. Изменение активности фосфолипазы Д в побегах древесных растений в течении вегетационного периода. Физиология растений. – 2000. – № 4. – с. 524-530.

20. Полуях Ю.А. Фосфолипидный и жирнокислотный состав плазматических мембран клеток корней гороха в условиях клиностатирования. /Докл. АН РУК. – 1998 – N-бет 69-72-рус.рез.-англ/
21. Рахимов М.М., Абдуллаева М.М., Валиханов М.Н., Бабаев М.У. Роль фитазы и фосфолипазы в изменении фосфолипидов при прорастании семян хлопчатника. Физиол. растений. 1986, т.33, вып.6, с.1121-1129.
22. Рахимов М.М., Мадьяров Ш.Р., Абдумаликов А.Х., 1976. Некоторые свойства фосфолипазы Д из семян хлопчатника. Биохимия, Т. 41, Вып. 3, С. 452-457
23. Рахимов М.М., Ахмеджанов Р.А., Бабаев М.У., Абдуллаева М.М., Валиханов М.Н. Гидролитическая и трансалкилирующая функции фосфолипазы Д из семян хлопчатника.// Физиология растений, 1989, т. 36, вып.3, С.502-511.
24. Рахимов М.М. Валиханов М.Н. Абдуллаева М.М., Бабаев М.У. Зиятдинова Р.Х. Неизвестный путь превращения инозита в прорастающих семенах хлопчатника.// Узб. биол.журнал, 1987, №1, С.7-10.
25. Рахимов М.М., Валиханов М.Н., 1985. Фосфолипаза Д хлопчатника и ее участие в обновлении фосфолипидов мембран. В кн.: Биологические мембраны и мембраноактивные соединения, Ташкент: ФАН., С. 292-331.
26. Рахимов М.М., Мадьяров Ш.Р., 1977. Состояние фосфолипазы Д в растворе и ее каталитическая активность. Биохимия, Т. 42, № 4, С. 622-634
27. Розенцвет О.А., Босенко Е. Н. Характеристика липидов отдельных органов *Veronica Bessabunga*. Химия природных соединений- 2002. №6-с.413-415.
28. Сагатова Ф.А., Рашидова Д.Ш., Рахимов М.М. 1996. Ферментативное превращение фосфатидилхолина в фосфатидилглицерин. Прикл. биохим. микробиол., Т. 32, № 5, С. 500-505.

29. Толибаев И., Мухамедова Х.С., Глушенкова А.И . Фосфалипиды семян опытных сартов кенафа.// Химия природных соединений – 1986. – N2.-с. 158-160.
30. Consales E., Callegas A., Seid D., Jaffe W. Phospolipids of farliy grain. – j. Agr. And Food chem ., 1999,27,5,p. 913-915.
31. Purification and primary structure of phospholipase D from cabbage. Sato H., Watanabe T., Sagane Y. Takano K. 1999. Jap.J.Electrophoresis, vol. 43, No. 1, P. 31-38.
32. Characterization of five tomato phospholipase D cDNAs: rapid and specific expression of LePLDbeta1 on elicitation with xylanase. Laxalt AM., ter Riet B, Verdonk JC, Parigi L, Tameling WI, Vossen J, Haring M, Musgrave A, Munnik T. 2001. Plant J., vol. 26, No. 3, P. 237-247.
33. Heller M., Mores H., Maes E. 1998. Phospholipase D from peanut seeds. In: «Methods in Ensymology» (I.Lowenstein –Ed.). N. Y. Acad. Press. V.358.N3. P.226.
34. A role for phospholipase D in growth, secre-tion, and regulation of membrane lipid synthesis in yeast. Sreenivs A., Patton V.J.L., Bruno V., Griac P., Henry S.A. 1998. J.Biol.Chem., vol. 273, No. 27, P. 16635-16638.
- 35.Rauch P., Ferri E. N., Girotti S., Rauchova Hana, Carrea G., Bovara R., Fini F., Roda A,1997. A chemiluminescent flow sensing device for determination of choline and phospholipase D activity in biological samples. Anal. Biochem., vol.245, No. 2, P.133-140.
36. Stieglitz K., Seaton B., Roberts M.F. 1999. The role of interfacial binding in the activation of *Streptomyces chromofuscus* phospholipase D by phosphatidic acid. J.Biol.Chem., vol. 274, No. 50, P. 35367-35374.
37. Fohg F ., Heath R., Age- dependent changes in phospholipids and galactolipids in prmiary bean leaves (phaseo lus vulgaris) // Phyto – chet. – 1977/ - v 16/ - N 2ю-3ю 215-217.

38. Dyer J.H., Zheng S., Wang X. 1996. Structural heterogeneity of phospholipase D in 10 dicots. *Biochem.Biophys.Res.Comm.*, vol. 221, P. 31-36.
39. Exton J.H., 1998. Phospholipase D. *Biochim.Biophys.Acta*, vol. 1436, No. 1-2, P. 105-115.
40. Lambrecht R., Ulbrich-Hofmann R., 1993. Adsorptive immobilization of phospholipase D mediated by calcium ions. *Biotechnol.Bioeng.*, No. 15. P. 833-836.
41. Munnik T., 2001. Phosphatidic acid: an emerging plant lipid second messenger. *Trends.Plant Sci.*, vol. 6, No. 5, P. 227-233.
42. Munnik T., Musgrave A., 2001. Phospholipid signaling in plants: holding on to phospholipase D. *Sci.STKE*, vol. 2001 (111), PE 42.
43. Phosphatidylinositol specific isoenzymes of phospholipase D from *Catharanthus roseus*. Becher A., Wissing J.B., Wylegalla C., Wagner K.G. 1994. *Plant Physiol.*, vol. 97, P. 143-151.
44. Phospholipase D: molecular and cell biology of a novel gene family. Liscovitch M, Czarny M, Fiucci G, Tang X. 2000. *Biochem.J.*, vol. 345, P. 401-415.
45. Substrate selectivities and lipid modulation of plant phospholipase D-alpha, -beta, and -gamma. Pappan K., Austin B.Sh., Chapman K.D., Wang X. 1998. *Arch.Biochem.Biophys.*, vol. 353, No. 1, P. 131-140.
46. Wang X., 2000. Multiple forms of phospholipase D in plants: the gene family, catalytic and regulatory properties, and cellular functions. *Prog.Lipid Res.*, vol. 39, No. 2, P. 109-149.
47. Wang X., 2002. Phospholipase D in hormonal and stress signaling. *Curr.Opin.Plant Biol.*, vol. 5 (5), P. 408-414.
48. Wang C, Wang X., 2001. A novel phospholipase D of *Arabidopsis* that is activated by oleic acid and associated with the plasma membrane. *Plant Physiol.*, vol. 127, No. 3, P. 1102-1112.

49. Wang C., Zien C.A., 2000. Involvement of phospholipase D in wound-induced accumulation of jasmonic acid in *Arabidopsis*. Plant Cell, vol. 12, No. 11, P. 2237-2246.