

**O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI
OLIV VA O'RTA MAXSUS TA'LIM VAZIRLIGI
ZAHIRIDDIN MUHAMMAD BOBUR NOMLI
ANDIJON DAVLAT UNIVERSITETI
TABIIY FANLAR FAKUL'TETI
"ZOOLOGIYA" KAFEDRASI**

Qo'lyozma huquqida

Bo`riboyeva Shoxsanam Arobidin qizi

O`SIMLIKLARDA NAFAS OLISH FIZIOLOGIYASI

5140100 – Biologiya ta'lim yo'nalishi

bo'yicha bakalavr akadem darajasini olish uchun yozilgan

BITIRUV MALAKAVIY ISH

Ilmiy rahbar:

**Zoologiya kafedrası
dotsenti, b.f.n. F. To`xtaboyeva**

Andijon-2018

MUNDARIJA:

	KIRISH	4
	MAVZUNING DOLZARBLIGI	6
I.BOB.	ADABIYOTLAR TAHLILI	7
I.1.	Nafas olish jarayoni haqida umumiy ma'lumot	7
II. BOB.	ASOSIY QISM	
II.1.	Nafas olish ximizimi	10
2.1.	A. N. Baxning peroksid nazariyasi	11
2.2.	V. I. Palladinning nafas olish nazariyasi	13
2.3.	O'ksidlanishning mohiyati	14
2.4.	Nafas olish koeffitsienti	15
2.5.	Nafas olish va bijg'ishning o'zaro aloqasi	19
2.6.	Fermentlar tizimi	20
II.2.	Anaerob nafas olish	22
II.3.	Aerob nafas olish	24
3.1.	Nafas olishning pentozafosfat sikli	26
3.2.	Glioksalatsikli	28
II.4.	Mitoxondriyada nafas olish zanjiri	29
4.1.	Nafas olish zanjiridagi komponentlarning qaytarilish darajasi	33
4.2.	O'ksidlanish bilan bog'liq bo'lgan fosforlanishni ajratish	35
4.3.	O'ksidativfosforlanish mexanizmi gipotezalari	35
II.5.	Nafas olish ekologiyasi	41
II.6.	Don, meva va sabzavotlarni saqlashda nafas olishning ahamiyati	46
	XULOSA	47
	FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR RO'YHATI	49

KIRISH

“Tanqidiy tahlil, qat’iy tartib - intizom va shaxsiy javobgarlik - har bir xabar faoliyatining kundalik qoidasi bo’lishi kerak”

SH. M. Mirziyoyev

O’zbekistonda olib borilayotgan islohotlardan asosiy maqsad, yurtimizda sog’lom va barkamol, bilimli, yuksak ma’naviy-ahloqiy fazilatlarga ega bo’lgan avlodni shakllantirishdan iborat. Aynan ana shu maqsadga erishish uchun birinchi Prezidentimiz I. A. Karimov rahnamoligida yangi davrda yashaydigan, yangicha fikrlaydigan, yangi ishlab chiqarish, ijtimoiy sharoitlarda faoliyat ko’rsatadigan, zamonaviy kasbiy mahoratga ega bo’lgan mutaxassis kadrlar tayyorlashning maxsus milliy modeli bo’lgan “O’zbek modeli” hayotga tadbqiq etildi [1].

Respublikamizning birinchi Prezidenti I.A.Karimov ta’kidlaganidek: “Bizning vazifamiz, kerak bo’lsa, oliy burchimiz – farzandlarimizning ham jismoniy, ham ma’naviy jihatdan uyg’un rivojlangan, zamonaviy bilim va tajribalarni puxta egallagan, Vatanimiz va xalqimiz kelajagi uchun mas’uliyatni o’z zimmasiga olishga qodir bo’lgan barkamol insonlar bo’lib voyaga yetishi uchun qo’limizdan kelgan barcha-barcha ishlarni amalga oshirishdan iboratdir.”¹

O’zbekiston Respublikasining “Ta’lim to’g’risida”gi va “Kadrlar tayyorlash milliy dasturi” to’g’risidagi qonunlari qabul qilinishi kasb-hunar ta’limi tizimida yuqori malakali kadrlarni tayyorlash, ularda mehnatga ijodiy munosabatni tarkib toptirish, yuksak mehnat intizomi va madaniyatni shakllantirish vazifasini qo’yadi.

“Ma’lumki, fan va texnika jadal sur’atlar bilan rivojlanayotgan bugungi kunda ko’plab ilmiy bilimlar, tushuncha va tasavvurlar hajmi keskin ortib bormoqda. Bu, bir tomondan, fan texnikaning yangi soha va bo’limlarining taraqqiy etishi tufayli uning differensiallashuvini ta’minlayotgan bo’lsa, ikkinchi tomondan, fanlar orasida integratsiya jarayonini vujudga keltirmoqda.

¹ O’zbekiston Respublikasi Prezidenti I. A. Karimovning mamlakatimizni 2013-yilda ijtimoiy-iqtisodiy rivojlantirish yakunlari va 2014-yilga mo’ljallangan iqtisodiy dasturning eng muhim ustuvor yo’nalishlariga bag’ishlangan Vazirlar Mahkamasining majlisidagi ma’ruzasi.

Bunday sharoitda, yuqori malakali pedagoglarga bo'lgan talablar ortib borib, barkamol avlodni asrlar davomida shakllanib kelgan umuminsoniy va milliy qadriyatlar ruhida tarbiyalash layoqatiga ega, fanning fundamental asoslarini, pedagogika va psixologiya metodlarini mukammal egallagan, kasbiy tayyorgarligi yuksak darajada bo'lgan hamda zamonaviy pedagogik va axborot texnologiyalarini amaliyotda qo'llash ko'nikma va malakasiga ega ijodkor pedagoglarni tayyorlash talab etiladi.” [2]

Darhaqiqat, yangilangan ta'lim tizimini joriy etishda har bir o'qituvchining o'z faniga va barkamol avlod ta'lim-tarbiyasiga oid yangiliklarni muntazam o'rgana borib, ularni o'z mehnat faoliyatida izchil qo'llay bilish mahoratiga ega bo'lishi bugungi kunning muhim talabidir.

Bakalavriat yo'nalishlari va magistratura mutaxassisliklari bo'yicha pedagog kadrlar tayyorlashning sifatini ko'tarishda o'quvchilarni ilm-fan taraqqiyotining eng so'ngi yutuqlaridan xabardor qilish muhim ahamiyat kasb etadi. Bugun fan va texnika sohasidagi yangiliklarni o'quv dasturlari mazmuniga tez kiritish talab etiladi va bu orqali, ta'lim oluvchilarning zamonaviy bilimlarni takomillashtirishga zamin hozirlanadi. Bundan tashqari zamonaviy o'qitish texnologiyalari, ular bilan bog'liq metodik yondashuvlar bo'lajak o'qituvchilarda zaruriy bilimlar, muhim qonuniyatlar, ko'plab fundamental tushunchalarni nisbatan yengil, chuqur va mustahkam shakllantirish uchun qulay sharoit yaratadi. Oliy ta'lim tizimini tubdan takomillashtirish, mamlakatni ijtimoiy-iqtisodiy rivojlantirishning ustuvor vazifalaridan kelib chiqqan holda, kadrlar tayyorlash mazmunini tubdan qayta ko'rish, xalqaro standartlar darajasiga mos oliy ma'lumotli mutaxassislar tayyorlash uchun zarur sharoitlar yaratish maqsadida Prezidentimiz Sh. Mirziyoyev tomonidan“ Oliy ta'lim tizimini yanada rivojlantirish chora-tadbirlari to'g'risida”gi qarori 2017-yil 20-aprelda PQ-2909-son qabul qilindi.

²Begimqulov U.SH. Pedagogik ta'lim jarayonlarini axborotlashtirishni tashkil etish va boshqarish nazariyasi va amaliyoti: Pedagogika fanlari doktori. ... diss. – T., 2007. – B.3

Bitiruv malakaviy ishining dolzarbligi: Biologiya fanlari tizimida o'simliklar fiziologiyasining alohida o'рни bor. O'simliklar fiziologiyasini o'rganish ulardagi tiriklikka xos jarayonlarning mohiyatini tushuntiradi. O'simliklarda nafas olish jarayoni muhim hayotiy jarayon hisoblanadi. Bu jarayonda ko'plab kimyoviy reaksiyalar sodir bo'ladi. O'simliklarda nafas olish fiziologiyasini chuqur o'rganish o'quvchilar ongida ilmiy dunyoqarashni chuqur shakllantirish uchun asos bo'ladi. O'simliklarda nafas olish jarayoni muhim hamda murakkab hayotiy jarayon hisoblanib, ko'plab reaksiyalar ketma-ketligidan iborat. Bu jarayonning mohiyatini o'rganish hayotiy jarayonlarning umumiy qonuniyatlari haqida ilmiy tasavvurlarni kengaytiradi.

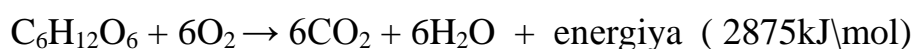
Bitiruv malakaviy ishining maqsadi: Talabalarga butun organizm tizimidagi o'simliklarning hayot faoliyatining umumiy qonuniyatlarini bilish, fiziologik jarayonlarning molekulyar asosini ochishga yordam berish. O'simliklarda nafas olish bosqichlari va jarayonda kechadigan reaksiyalar ketma-ketligini mohiyatini o'rganish, bu reaksiyalarning boshqa hayotiy jarayonlar bilan bog'liqligini turli adabiyotlar taxlili hamda olimlarning tajribalari va gipotezalari orqali o'rganish.

Mavzuning predmeti: O'simliklarda nafas olish jarayoniva uning mohiyatini to'liq tushuntirish uchun turli laboratoriya mashg'ulotlarini bajarish kerak.

Bitiruv malakaviy ishining nazariy va amaliy ahamiyati: Talaba o'simliklarning xususiy va tarixiy taraqqiyot qonuniyatlarini bilishi, turli sistematik guruhlarga xos o'simlik to'qima va organlarida amalga oshadigan fiziologik jarayonlarning turli-tumanligi, asosan nafas olish jarayoni va ularni o'rganishda qo'llaniladigan biologiya mutaxassisligiga oid zamonaviy tadqiqot uslublarini bilishi va ulardan foydalana olish ko'nikmalariga ega bo'lishi kerak.

I.1. NAFAS OLISH JARAYONI HAQIDA UMUMIY MA'LUMOT

Fotosintez jarayonida hosil bo'lgan shakarlar va boshqa organik moddalar o'simlik hujayralarining asosiy oziqa moddalari hisoblanadi. Bu organik moddalar tarkibida ko'p miqdorda kimyoviy energiya to'planib, nafas olish jarayonida ajralib chiqadi va hujayradagi barcha sintetik reaksiyalarni energiya bilan ta'minlaydi. O'simliklar hujayralarida boradigan oksidativ reaksiyalar organik moddalarning kislorod ishtirokida anorganik moddalarga (CO_2 va H_2O) parchalanishi va kimyoviy energiya ajralib chiqish jarayoniga nafas olish deyiladi. Bu jarayonning sxematik tenglamasini quyidagicha ko'rsatish mumkin:



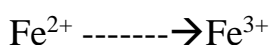
Nafas olish muhim fiziologik jarayon bo'lib, barcha tirik organizmlarga xos xususiyatdir. Bunda uglevodlar muhim ahamiyatga ega. Biroq uglevodlarning tirik organizmlarda bajaradigan vazifasi faqat ularga energiya yetkazib berish bilan yakunlanmaydi. Ularning parchalanishida bir qator oraliq birikmalar hosil bo'ladi. Bu birikmalar o'simliklar tanasida uchraydigan boshqa organik moddalarning (yog'lar, aminokislotalar va boshqalar) asosini tashkil etadi. Demak o'simlik tanasidagi organik moddalarning turli xilligida nafas olishning ahamiyati katta.

Lekin o'simliklarning (hayvon va odamlarnikiga o'xshash) maxsus nafas olish a'zolari bo'lmaydi. Ularning barcha hujayralari va to'qimalari mustaqil nafas olish xususiyatiga ega. Barcha tirik hujayralarning organoidi sanaladigan mitoxondriyalar nafas olish a'zosi hisoblanadi. Ana shu mitoxondriyalarda murakkab organik birikmalar (asosan uglevodlar) fermentlar tizimi ishtirokida kislorod yordamida oksidlanib, suv va CO_2 ga parchalanadi. Bu reaksiyalar tizimiga biologik oksidlanish deyiladi.

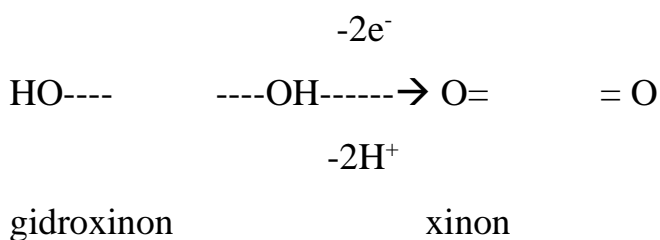
Nafas olish substratlarining faollashtirilishi fermentlar ishtirokida amalga oshadi. Fermentlar oqsil tabiatli katalizatorlar bo'lib, bir qator xususiyatlarga egadir: kuchli faollik va labillik, spetsifiklik.

To`rtta oksidlanish yo`li mavjud bo`lib, ularning hammasi elektronni olib qo`yish bilan bog`liq:

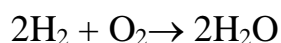
1. Elektronni to`g`ridan to`g`ri berish:



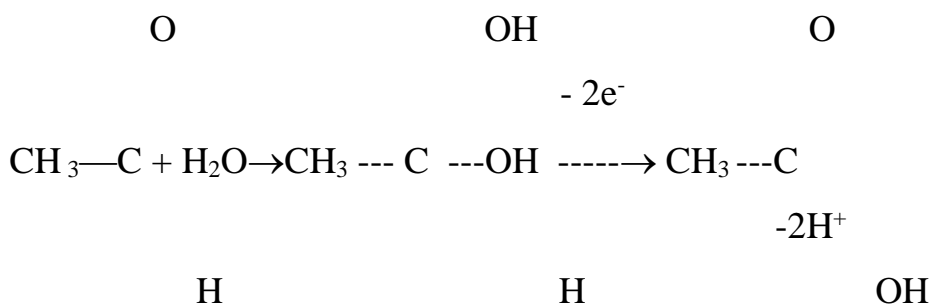
2. Vodorodni olib qo`yish :



3. Kislородning birikishi:



4. Keyingi elektron va proton olinishi bilan borib, oraliq gidratlangan birikma hosil bo`lishi:



Yuksak o`simliklarda sodir bo`ladigan barcha sintez reaksiyalarini energiya bilan ta`minlaydigan muhim manbalardan biri ularning aerob, ya`ni kislorodli nafas olishidir. Bu protsessda kislorod yordamida murakkab organik birikmalar oksidlanishi tufayli ko`p miqdorda energiya ajralib chiqadi. Ma`lumki, o`simliklarning maxsus nafas olish organlari bo`lmaydi, ular to`qima yoki xujayralari orqali nafas oladi. Hujayra va to`qimalarda murakkab organik birikmalar maxsus ferment-sistemalar ishtirokida kislorod yordamida oksidlanib, suv bilan karbonat angidridgacha parchalanishi - biologik oksidlanish deb ataladi.

Tirik organizmlarda boradigan nafas olish jarayonida kislorodning rolini dastlab XVIII asrning oxirlarida fransuz olimi A.L.Lavuaze ilmiy asoslab bergan edi. U o'zining 1773 - 1783 yillarda o'tkazgan bir qator tajribalarida nafas olish va yonish jarayonlarining o'xshashligini isbotlab berdi. U nafas olishda ham, xuddi yonishdagidek atmosferadan kislorod yutiladi va atmosferaga karbonat angidrid ajralib chiqadi, deb ta'kidladi. A.L.Lavuaze o'z kuzatishlariga asoslanib, nafas olish bu kislorod yordamida organik moddalarning juda ham sekinlik bilan yonishidir degan xulosaga keldi. Taxminan shu vaqtlarda (1777) Sheele urug'lar bilan o'tkazgan tajribalari asosida, unayotgan urug' solingan yopiq idishda kislorodning miqdori kamayib, CO₂ ning miqdori ko'payganini aniqladi.

1778 - 1780 yillarda Ya. Ingenxauz yashil o'simliklar qorong'ida kislorodni yutib, karbonat angidrid chiqaradi va bu jihatdan hayvonlarga o'xshaydi, o'simliklarning yashil bo'lmagan qismlari esa yorug'likda ham kislorod yutishi mumkin, degan xulosaga keldi.

O'simliklarning nafas olishini N.T.Sossyur asoslab berdi. U 1797-1804 yillarda birinchi marta miqdoriy analizlar o'tkazdi va qorong'ida o'simliklar qancha O₂ yutsa shuncha CO₂ ajratib chiqishini isbotladi. Ya'ni yutilgan kislorod bilan ajralib chiqqan karbonat angidridning nisbati birga teng deb ko'rsatdi. Bundan tashqari karbonat angidrid bilan bir qatorda suv va energiya ham hosil bo'lishini isbotladi. Ammo Sossyurning bu muhim fikrlari boshqa olimlar tomonidan uzoq muddatgacha e'tiborga olinmadi. Ajralib chiqayotgan CO₂ fotosintezda ishlatilmay qolgan CO₂ bo'lib, u qayta chiqadi, uning nafas olishga aloqasi yo'q, deb tushuntirildi. Shu olimlar qatorida taniqli nemis fiziologi Yu.Libix (1842) ham bor edi [5,6,9].

Keyingi yillarda ayniqsa XIX asrning oxiri va XX asrning boshlarida juda ko'p olimlarning (Borodin, Bax, Palladin, Kostichev, Varburg va boshqalar) tajribalari asosida o'simliklarning nafas olishi muhim fiziologik jarayon ekanligi, asosan shu jarayon natijasida ajralib chiqqan kimyoviy energiya hujayralaridagi sintetik reaksiyalarni energiya bilan ta'minlashi mumkinligi isbotlandi.

Umuman o'simliklarning nafas olishi muhim fiziologik jarayon bo'lib, u qorong'ilik yoki yorug'likdan qat'iy nazar tirik hujayralarda doimiy xarakterga ega. Hatto omborlarda saqlanadigan urug'larda, o'sish va rivojlanishi to'xtab tinch holga o'tgan daraxtlarda (qish faslida), tinch holdagi ildiz va ildizmevalarda, boshqa tirik hujayra va to'qimalarda nafas olish to'xtamaydi. Faqat uning jadalligi past bo'lishi mumkin. Nafas olishning to'xtab qolishi organizmning nobud bo'lishi bilan yakunlanadi.

II.1. Nafas olish ximizimi

Nafas olishning sxematik tenglamasi bu murakkab fiziologik jarayonni to'la xarakterlay olmaydi. Chunki juda ko'p oraliq reaksiyalar sodir bo'ladi. Natijada kimyoviy energiya oz-ozdan ajralib chiqadi va o'zlashtiriladi. O'zlashtirilmay qolgani esa issiqlik energiyasiga aylanadi va tarqaladi.

Nafas olishda organik moddalarning kislorod yordamida anorganik moddalarga parchalanishi mazkur jarayonning o'ziga xos xususiyatlari borligini ko'rsatadi. Chunki organizmdan tashqarida bu organik moddalar molekulyar kislorod bilan reaksiyaga kirishmaydi.

Nafas olish jarayonining ana shu o'ziga xos xususiyatlarini aniqlab nafas olish ximizmining hozirgi zamon tushunchasiga asos solgan olimlar: A.N.Bax, V.I.Palladin va S.P.Kostichevlar hisoblanadilar.

Keyingi izlanishlarda, V.I.Palladin nazariyasi, ya'ni nafas olishda anaerob va aerob bosqichlarning mavjudligi hamda bunda suv ishtirok etishi to'la tasdiqlandi.

1912- yilda nemis bioximigi G.Viland ham biologik oksidlanish vodorodning ajratib olinishi bilan bog'liq ekanligini ko'rsatgan edi.

Nafas olishda suvning ishtirok etishi va kislorod vodorodning oxirgi aktseptori ekanligini 1955- yilda B.B.Vartapetyan va L.A.Kursanov tajriba asosida isbotladilar.

Buning uchun ular izotoplar (O^{18}) usulidan foydalandilar.

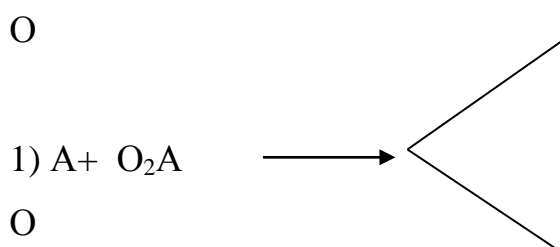
2.1. A. N. Baxning peroksid nazariyasi

Bu nazariyaga ko'ra, tirik organizmlardagi oksidlanish protsesslarida peroksid birikmalar muhim ahamiyatga ega. A. N. Bax fikricha, atmosferadagi inert xolatdagi molekulyar kislorod oksidlanuvchi moddalar bilan reaksiyaga kirishishi uchun tarkibidagi ion bog'ning faqat bittasi uzilishi kifoya qiladi. Osonlik bilan oksidlanuvchi moddalarning molekulyar kislorod bilan to'qnashuvi natijasida kislorod tarkibidagi bitta bog' uzilib, oksidlanayotgan modda bilan birikadi. Shunday yo'l bilan hosil bo'lgan peroksid tarkibidagi kislorod kuchsiz bog' orqali birikkanligi sababli u aktiv holatda bo'ladi va molekulyar kislorod ta'sirida oksidlanmaydigan moddalarni oksidlash uchun foydalanish mumkin bo'ladi.

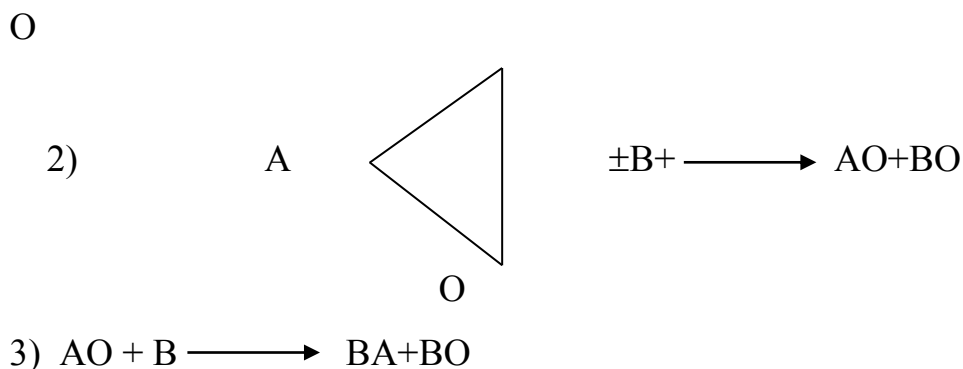
Inert kislorod: $O = O$

Faol kislorod: $-- O \text{ --- } O -$

Kislorod oson oksidlanuvchi modda (A) bilan birikib qo'sh bog'dan bittasi uziladi va peroksid (AO_2) hosil qiladi :



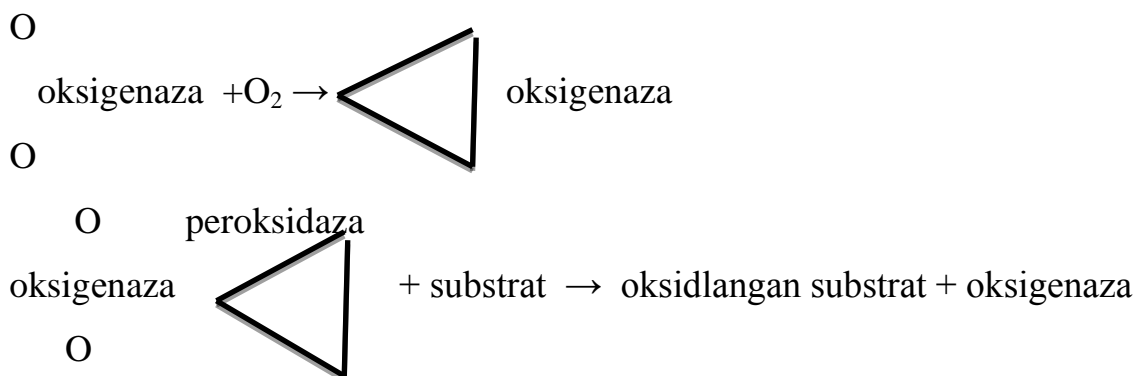
A.N.Baxning fikricha akseptor (A) bilan birlashib faol holatga o'tgan kislorod boshqa moddani (B) ham oksidlantirishi mumkin :



Natijada akseptor vazifasini bajaruvchi osonlik bilan oksidlanuvchi modda (A) yana ajralib qoladi. Organik modda (B) esa to'la oksidlanadi. A.N.Bax kislorodni faollovchi moddalarni oksigenazalar deb atadi. Oksigenezalarga o'simliklar to'qimasida ko'p tarqalgan xar xil kimyoviy birikmalar kiradi. Oksigenazalardagi faollashgan kislorod oksidlanayotgan substratga ko'chiriladi. Ma'lum vaqt fanda, bu jarayonda peroksidaza fermenti muhim ahamiyatga ega, degan fikr hukm surdi.

Lekin 1955- yilda Yaponiyada (O.Xayaishi va boshqalar) va AQShda (G.S.Mezon va boshqalar) molekulyar kislorodning organik moddalar bilan birikishi mumkinligini isbotlashdi.

Binobarin, peroksidlar hosil qilish xususiyatiga ega bo'lgan moddalar aktivlangan kislorodni boshqa moddalarga uzatishi mumkin. Keyinchalik Baxperoksid nazariyasiga asoslanib, biologik oksidlanish mexanizmlarini ham tushuntirib berdi. Biologik oksidlanish protsessida molekulyar kislorod osonlik bilan oksidlanuvchi to'yinmagan organik birikmalar bilan reaksiyaga kirishib, peroksidlar hosil qiladi. Bu moddalarni Baxoksigenezalar deb atagan. Oksigenazalarga o'simliklar to'qimasida ko'p tarqalgan turli-tuman ximiyaviy birikmalar, jumladan, polifenollar, fosfatidlar, terpenlar, yog'lar va boshqa moddalar kiradi. Oksigenazalardagi aktivlashgan kislorod oksidlanayotgan substratga ko'chadi. Bax fikricha, bu protsessdaperoksida zafermenti muxim ahamiyatga ega bo'lib, oksigenazadagi aktivlashgan kislorod substratga shuferment yordamida ko'chadi. Biologik oksidlanish mexanizmini oksigenaza va peroksidazafermentlari yordamida quyidagicha ifodalash mumkin:



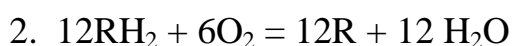
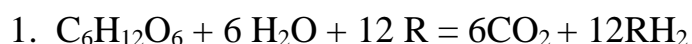
Baxning peroksid nazariyasi o'simliklarda sodir bo'ladigan bir qator oksidlanish protsesslari mexanizmini tushuntirishga imkon berdi. Peroksid nazariyasining muhim tomoni shundaki, bu protsess bir qator fermentativ reaksiyalar ishtirokida amalga oshadi. Shunday qilib, Bax nazariyasi bo'yicha biologik oksidlanish reaksiyalarida kislorodni aktiv holga keltirish muhim ahamiyatga ega. Biroq bu nazariyani anaerob, ya'ni kislorodsiz nafas olish protsessining mexanizmini tushuntirib bera olmadi. Bu masala keyinchalik V. I. Palladin ishlarida rivojlantirildi.

Hozirgivaqtgakelib, ma'lum bo'lishicha A.N.Bax nazariyasining nafas olishga aloqasi yo'q. Ammo u nafas olish jarayonining ximizmini o'rganishga yo'l ochib berdi. Chunki bu nazariyada kislodni faollashtirishning zamonaviy mexanizmini ishlab chiqish uchun asos solingan edi.

2.2. V. I. Palladinning nafas olish nazariyasi

Biologik oksidlanish protsessi mexanizmini o'rganishda, ayniqsa, rus olimi V. I. Palladinning ishlari muhim ahamiyatga ega bo'ldi. U o'simliklar olamida nafas olish pigmentlari yoki xromogenlar deb ataladigan, aromatik tabiatga ega bo'lgan birikmalar ko'p tarqalganligini aniqlagan. Palladinnning yangi nazariyasiga ko'ra, xromogenlar molekulyar kislorodning oksidlanayotgan substratga ko'chishini ta'minlamaydi, balki bu substratdagi vodorodni o'ziga biriktirib oladi va keyinchalik ularni molekulyar kislorodga uzatadi.

Buni sxema ravishda quyidagi tenglamalar bilan ifodalash mumkin:



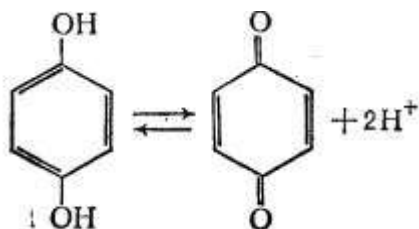
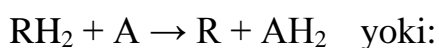
Bu reaksiyalarning birinchi nafas olish protsessining anaerob, ikkinchisi aerob bosqichini ifodalaydi. Birinchi reaksiyadan ma'lum bo'lishicha, nafas olishning anaerob bosqichida molekulyar kislorod ishtirok etmaydi. Bu reaksiyada degidrogenaza fermentlari ishtirokida substratdan vodorod atomlarini qabul qilib oluvchi xromogenlar (RH₂) katta ahamiyatga ega. Ikkinchi

reaksiyada molekulyar kislorod ishtirok etib, xromogenlarni nafas olish fermentlari (R) gacha oksidlaydi va ular yana vodorod atomlarining akseptori sifatida namoyon bo'ladi. Demak, Palladin nazariyasiga ko'ra, biologik oksidlanish protsessida kislorodning substratga birikishi emas, balki substratdan vodorod atomlarining ajralishi, ya'ni ularning aktivlashishi muhim ahamiyatga ega. Shunday qilib, biologik oksidlanish to'grisidagi hozirgi zamon tushunchalari Palladinning vodorodni aktivlashtirish nazariyasi bilan Baxning kislorodni aktivlashtirish nazariyasiga asoslangan. Bu nazariyalar keyinchalik X. Viland, Warburg, D. Keylin, Tunberg va boshqa olimlarning ishlarida yanada rivojlantirildi.

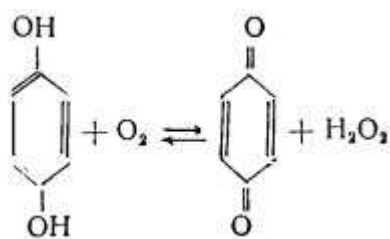
2.3. Oksidlanishning mohiyati

Oksidlanish-qaytarilish reaksiyalari uchun xos bo'lgan asosiy xususiyat elektronlarning ko'chishidir. Moddalar oksidlanganda tarkibidan elektron ajraladi, qaytarilganda esa elektron biriktirib oladi. Ba'zi oksidlanish-qaytarilish reaksiyalarida elektron ajralishi, vodorod atomini ajratish yo'li bilan amalga oshadi. Oksidlanish reaksiyasi har vaqt qaytarilish reaksiyasi bilan bog'liq bo'lib, bu protsess qaytar xarakterga ega. Chunki bunday reaksiyalarda oksidlanuvchi moddadan ajralgan elektron qaytarilayotgan moddaga ko'chadi. Oksidlanish protsessiga quyidagi ximiyaviy reaksiyalarni misol qilib ko'rsatish mumkin:

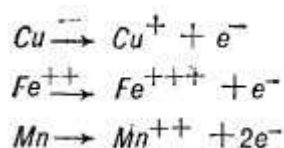
1. Vodorod atomlarining ajralishi yoki degidrogenlanish reaksiyasi:



2. Akseptorlik vazifasini bajaruvchi kislorod ishtirokida boradigan reaksiyalar:



3. Ba'zi metall atomlari elektronlarining bevosita ajralishi bilan boradigan reaksiyalar:



Elektron beruvchi moddalar donor, qabul qiluvchi moddalar akseptor deb ataladi. Donor bilan akseptor birgalikda oksidlanish-qaytarilish sistemasini tashkil etadi. Har qanday oksidlanish- qaytarilish sistemasi o'z potentsiali qiymatiga ko'ra, oksidlovchi yoki qaytaruvchi sifatida namoyon bo'ladi.

2.4. Nafas olish koeffitsienti

O'simliklarning nafas olish jarayonida ajralib chiqqan karbonat angidridning yutilgan kislorodga bo'lgan nisbatiga-**nafas olish koeffitsenti**(NK)deyiladi:

$$NK = \frac{n \text{CO}_2}{n \text{O}_2}$$

Biologik oksidlanish jarayonida uglevodlardan tashqari boshqaorganik moddalar (yog'lar, yog' kislotalar, oqsillar va boshqalar ham ishtirok etishi mumkin. SHuning uchun nafas olish jarayonida ishtirok etadigan organik modda turiga qarab nafas olish koeffitsentining darajasi ham har xil bo'ladi. Nafas olishda uglevodlar ishlatilsa NK birga teng bo'ladi:



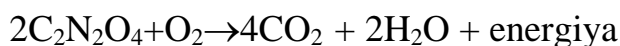
$$NK = \frac{6CO_2}{6O_2} = 1$$

Agar nafas olish jarayonida yog' kislotalar yoki oqsil ishlatilsa NK birdan kichik bo'ladi, chunki bu organik moddalarning tarkibida kislorodning miqdori uglevod va vodorodga nisbatan juda kam shuning uchun ularni oksidlantirish uchun ko'proq kislorod sarf etiladi:



$$NK = \frac{18CO_2}{26O_2} = 0,69;$$

Nafas olishda organik kislota ishlatilsa NK birdan yuqori bo'ladi:

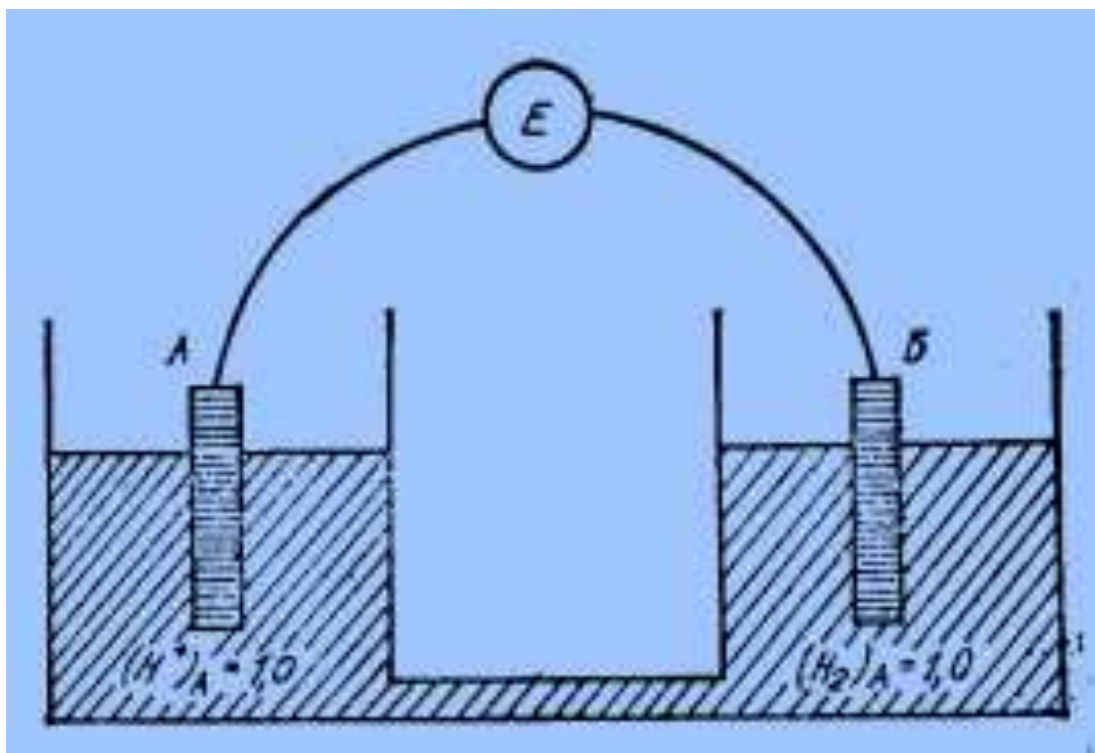


$$NK = \frac{4CO_2}{O_2} = 4.$$

Nafas olish koeffitsentining darajasi nafas olish maxsulotiga bog'liqligi faqat kislorod miqdori etarli sharoitda sodir bo'ladi. Lekin oksidlanish kislorodsiz (anaerob) muhitda borganida NK ning darajasi o'zgarishi mumkin. Masalan: o'rug'lar kislorod kam yoki anaerob sharoitida nafas olganda havodan O_2 yutilmaydi, lekin CO_2 ajralib chiqadi. Bunda NK birdan yuqori bo'ladi.

Oksidlanish- qaytarilish sistemasiga ega bo'lgan, ya'ni oksidlanish-qaytarilish reaksiyalari amalga oshadigan muhitda, albatta, elektronlar ko'chishi (elektronlarning bir moddadan ikkinchi moddaga ko'chishi) mavjud bo'ladi. Ana shu ko'chishni miqdor jihatdan ifodalovchi kattalik sistemaning oksidlanish- qaytarilish potentsiali deb ataladi. Oksidlanish-qaytarilish

potentsiali sistemaning elektr potentsiali bo'lganligi uchun uni elektrometrik usulda o'lchash mumkin. Oksidlanish- qaytarilish sistemalari potentsialini aniqlashda, odatda, standart sifatida potentsiali nolga teng bo'lgan normal vodorod elektrodidan foydalaniladi. Gazsimon vodorod bir atmosfera bosim ostida konsentratsiyasi 1,0 M ga teng bo'lgan H^+ ionlari bilan muvozanatda bo'lgandagi vodorod elektrodlarining potentsiali shartli ravishda nolga teng deb qabul qilingan. Xar qanday elektrodning oksidlanish-qaytarilish potentsialini (normal vodorod elektrodiga nisbatan) quyidagi sxemada ko'rsatilgandek aniqlash mumkin.



Elektrodlar o'rtasidagi potentsiallar farqi potentsiometr asbobida o'lchanib, volt bilan ifodalanadi. Vodorod elektrodini bilan har qanday elektrodning oksidlanish- qaytarilish potentsiali o'rtasidagi farq Nernst formulasi bo'yicha aniqlanadi.

$$E = E_0 + \frac{R \cdot T}{n \cdot F} \ln \frac{C_{\text{оксид.}}}{C_{\text{қайтар.}}}$$

Bunda: E — oksidlanish-qaytarilish potentsiali; E_0 — standart potentsial; R — gaz doimiyligi (1,98 kal /mol C°); T — absolyut temperatura (K^0); n —ko'chayotgan elektronlar soni; F —faradey soni (96500 kulonga teng); C oksid. — oksidlangan moddaning konsentratsiyasi; C qaytar — qaytarilgan moddaning konsentratsiyasi.

Quyidagi jadvalda o'simliklar nafas olishi protsessida ishtirok etadigan ba'zi muhim oksidlanish-qaytarilish sistemalarining normal potentsiallari keltirilgan:

$E_0, pH=7$

Oksidlanish-qaytarilish sistemalari	$E_{0, v}$
Vodorod elektrodi	0.420
$NAD^+ \cdot H_2 / NADH^+$	-0.324
$NAD \cdot H_2 / NAD^+$	-0.320
Malat / oksaloatsetat	-0.160
FMN_2 / FMN^+	-0.122
Flavoproteid qayt/ oksid.	-0.060
Sitoxrom v qayt/ oksid.	-0.040
Suksinat / fumarat	-0.03
Sitoxrom c qayt/ oksid.	+0.260
Sitoxrom a qayt/ oksid.	+0.290
Suv / kislorod	+0.810

Normal oksidlanish-qaytarilish potentsiallarining qiymati ko'pincha $pH = 0$ da emas, balki $pH=7$ da aniqlanadi. Bunday potentsiallar E_0 bilan ifodalanadi. Vodorod ionlarining birikishi yoki ajralishi bilan boradigan oksidlanish-qaytarilish reaksiyalarining elektrodli potentsiallari muhit pH iga bog'liq

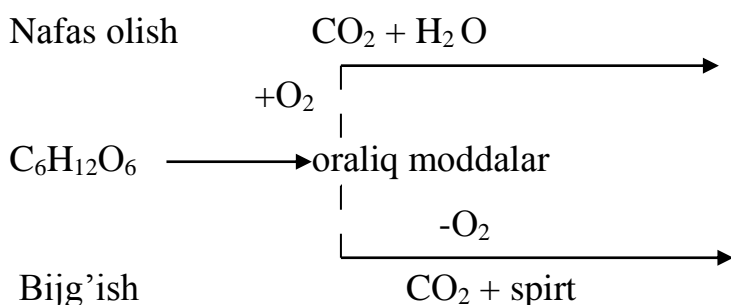
bo'ladi. Masalan, vodorod elektrodning potentsiali $pH=0$ ga teng bo'lganda $E_0 = 0$ bo'ladi. $pH=7$ da esa $E_0 = 0,42$ ga teng. Chunki $E_0 = 0$ bo'lganda Nernst formulasi quyidagicha ko'rinishda ifodalanadi:

$$E = \frac{2,3 \cdot R \cdot T}{n \cdot F} \lg \frac{[\text{қайтарилган}]}{[\text{оксидланган}]}$$

Oksidlanish- qaytarilish sistemalarining potensial qiymati elektron oqimining yo'nalishini ifodalaydi. Yuqoridagi jadvaldan ma'lum bo'lishicha, kislorod eng katta musbat potensial qiymatga ega bo'lib, o'zidan yuqorida turgan barcha moddalarni oksidlaydi.

2.5. Nafas olish va bijg'ishning o'zaro aloqasi

S.P.Kostichev (1910) ko'rsatishi bo'yicha nafas olish va bijg'ishlar bir xil jarayonlar bilan shakarlarning parchalanishidan boshlanadi. Keyinchalik nafas olish CO_2 va suvning, bijg'ish esa CO_2 va spirtning hosil bo'lishi bilan yakunlanadi. Buni quyidagi sxemada ko'rsatish mumkin:



Bu yerda D - donor elektron va protonlarini ajratadi, E - ferment tashuvchilik reaksiyasini bajaradi, A – akseptor, ularni qabul qiladi.

Oksidoreduktazalar uch guruhga bo'linadi:

- 1) anaerob dehidrogenazalar,
- 2) aerob dehidrogenazalar,
- 3) oksigenazalar.

Anaerob dehidrogenazalar - elektronlarni kisloroddan tashqari oraliq akseptorlarga yetkazib beradi. Bular ikki komponentli fermentlar, kofermenti NAD^+ (nikotinamidadenin dinukleotid) bo'lishi mumkin. Oksidlanish natijasida NAD^+ qaytarilgan $NADH$ holatga o'tadi. Bu fermentlarga alkogoldehidrogenaza, laktatdehidrogenaza, malatdehidrogenaza va boshqalar kiradi.

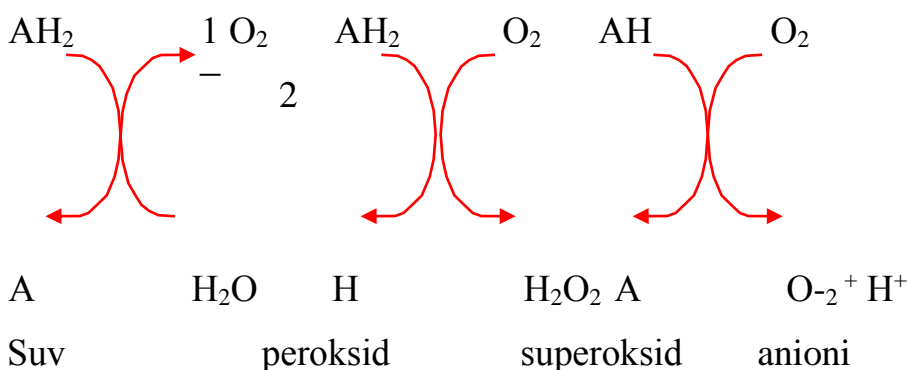
Aerob dehidrogenazalar - elektronlarni har xil oraliq akseptorlarga va kislorodga yetkazib beradi. Bular ham ikki komponentli fermentlar bo'lib, flavoproteinlar deyiladi. Bularning tarkibiga oqsildan tashqari riboflavin (vitamin B_2) ham kiradi. Ikki hil koferment mavjud :

- 1) flavinmononukleotid (FMN),
- 2) flavinadenin dinukleotid (FAD).

FMN tarkibiga kiruvchi ferment - dimetilizoalloksazin,

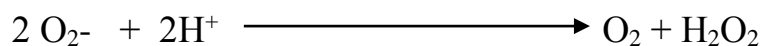
FAD - suksinatdehidrogenaza. Bularning akseptorlari xinonlar, sitoxromlar va kislorod.

Oksidazalar - elektronlarni faqat kislorodga yetkazib beradi. Aerob xarakterga ega. Bu fermentlar ishtirokida uch xil birikma hosil bo'ladi: 1) suv, 2) vodorod peroksid, 3) kislorodning superoksid anioni:

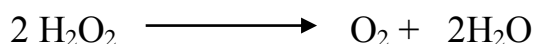


Vodorod va super oksidanioni (O_2^-) zararli bo'lgani uchun hujayrada fermentlar yordamida neytrallanadi:

Super oksiddismutaza



katalaza



Suvning hosil bo'lishida fermentlardan sitoxrom oksidazalar, polifenoloksidazalar va boshqalar, vodorod peroksidning hosil bo'lishida flavoproteinoksidazalar, kislorodning super oksidanioni hosil bo'lishida ksantinoksidazalar ishtirok etadi.

Oksigenazalar ham oksidazalar bilan bir qatorda katta ahamiyatga ega. Bu fermentlar yordamida kislorod aktiv holatga o'tadi va organik moddalar bilan birlashadi.

Yuqorida ko'rsatilgan fermentlarning hammasi mitoxondriyalarda joylashgan bo'ladi. Chunki mitoxondriyalar aerob nafas oladigan barcha hujayralarning jumladan, o'simliklar hujayrasining sitoplazmasida joylashgan murakkab organoiddir. Fermentlar mitoxondriyalarning ichki va tashqi membranalarida joylashgan bo'ladi. Ichki membranada asosan nafas olish zanjirining komponentlari va oksidativ fosforlanish jarayonida ishtirok etadigan ferment tizimlari mujassamlashgan bo'ladi.

II.2. Anaerob nafas olish

Uglevodlarning anaerob sharoitda parchalanishi glikoliz ham deb ataladi. Bu jarayonda juda kam miqdorda energiya ajralib chiqadi va oxirgi bosqich maxsuloti pirouzum kislota hosil bo'ladi. Glikoliz aerob nafas olish va bijg'ish jarayonlarining boshlang'ich bosqichidir [6,8,10].

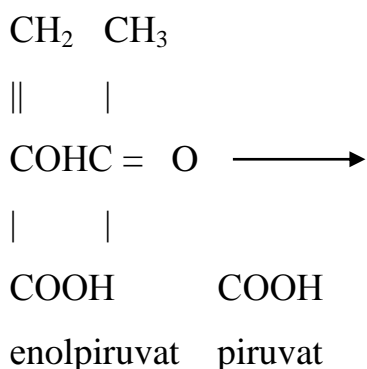
O'simliklar tarkibidagi nafas olish jarayonining asosiy maxsuloti bo'lgan monosaxaridlarning reaksiyon qobiliyati ancha past bo'lib, keyingi almashinuv jarayonida ishtirok etish uchun ularni biroz energiya bilan ta'minlash zarur. Bunga monosaxaridlarni energiyaga boy bo'lgan birikmalar bilan reaksiyaga kiritish va fosforli efirlar hosil qilish yo'li bilan erishiladi. Monosaxaridlarning fosforli efirlari (masalan, glyukoza-6-fosfat) ancha faol reaksiyon qobiliyatga ega. Shuning uchun ham glikolizning birinchi bosqichida glukoza geksokinaza fermenti ishtirokida fosforlanadi va glukoza-6-fosfatga aylanadi. Buning uchun bir molekula ATF sarflanadi. Glukoza 6-6-fosfat, fosfoglukomutaza fermenti ishtirokida izomerlanib fruktoza-6-fosfatga aylanadi. Fruktoza -6-fosfat ikkinchi marta fosforlanib fruktoza-1,6-difosfosfatga aylanadi. Bu jarayonda fosforuktokinaza fermenti ishtirok etadi va yana bir molekula ATF sarflanadi.

Navbatdagi reaksiyada fruktoza-1,6-fosfat aldolaza fermenti ishtirokida 3-fosfoglitserin aldegidini va fosfodioksiatsetonga parchalanadi. Fosfodioksiatseton osonlik bilan triozofosfatizomeraza fermenti ishtirokida 3-fosfoglitserin aldegidiga aylanadi. Bu erda reaksiyalar ikkita uch uglerodli birikma hosil bo'lishi bilan borganligi uchun bu yo'l dioxotomik oksidlanish ham deyiladi.

Glikolizning ikkinchi bosqichi -3-fosfoglitserin aldegidining oksidlanib 3-fosfoglitserrat kislotaga aylanishidan boshlanadi. Bu glikolizning asosiy reaksiyalaridan biri bo'lib, unda trizafosfatdehidrogenaza ishtirok etadi. Bu fermentning aktiv qismini NAD tashkil qiladi. Reaksiyalarda ADF va fosfat kislotasi ishtirok etib ATF hosil bo'ladi. Reaksiya davomida hosil bo'lgan atsilferment fosforolizga uchraydi va natijada makroergik karboksifosfatga ega bo'lgan 1,3 - difosfoglitserrat kislotasi hosil bo'ladi. 1,3 - difosfoglitserrat kislotasi ADF bilan qayta fosforlanib ATF va 3- fosfoglitserrat kislotasi hosil bo'ladi.

Glikolizning oxirgi bosqichida -3-fosfoglitserrat kislotasi fosfoglitserramutaza fermenti ishtirokida izomerlanib, 2-fosfoglitserrat kislotaga aylanadi va u bir molekula suvni ajratib, fosfopiruvat kislotaning enol shakliga aylanadi. Bu reaksiyada enolaza fermenti ishtirok etadi. Fosfoenolpiruvat o'z navbatida,

piruvatkinaza fermenti ishtirokida, ADF bilan reaksiyaga kirishib ATF hosil bo'ladi. Enolpiruvat kislota pirouzum kislota aylanadi:



Natijada nafas olishning boshlang'ich anaerob bosqichi pirouzum kislota hosil bo'lishi bilan tugaydi. Bir molekula glyukozaning oksidlanishi natijasida ikki molekula pirouzum kislota hosil bo'ladi.

Bu reaksiyalar natijasida energiyaga boy bo'lgan birikmalar 4 molekula ATF va 2 molekula qaytarilgan $\text{NAD}\cdot\text{H}_2$ hosil bo'ladi. NAD va $\text{NAD}\cdot\text{H}_2$ molekulari tarkibida ham makroergik bog'lar mavjud. Lekin glikolizning birinchi bosqichida ikki molekula ATF sarflanadi. Shuning uchun ham bu bosqichda ikki molekula samarali ATF ajraladi deb hisoblash mumkin. Har bir molekula $\text{NAD}\cdot\text{H}$ ning mitoxondriyalarda oksidlanishi natijasida ajralgan kimyoviy energiya ham uchta ATF ga teng. Demak, ikki molekula NADH ning energiyasi ham 6 molekula ATF ga teng. Shunday qilib, glikoliz jarayonida ajralib chiqqan umumiy foydali energiya sakkiz molekula ATF ga teng bo'ladi. Har bir ATF ning energiyasi 10 kkal deb hisoblasak, u holda glikoliz jarayonida ajralib chiqqan energiyaning umumiy miqdori 80 kkal ga teng bo'ladi.

II.3. Aerob nafas olish

Nafas olishning aerob bosqichi - ikkinchi asosiy bosqich sanaladi. Bu bosqichda pirouzum kislota karbonat anhidrid bilan suvga to'liq parchalanadi. Bu jarayon aerob sharoitda sodir bo'lib, bir qator oraliq moddalar, di- va trikarbon

kislotalar ishtirok etadi. Ularning bir-biriga aylanishi halqadan iborat. Shuning uchun ham di- va trikarbon kislotalar sikli deb ataladi. Bu reaksiyalar tizimini (hayvonlar organizmida) 1937 yilda ingliz bioximigi G.A.Krebs taklif qilganligi uchun uning nomi bilan Krebs sikli ham deb ataladi. Bu tizimning o'simliklarda ham mavjudligini birinchi marta ingliz olimi A.Chibnell (1939) isbotlagan [6,8,10].

Piruvat kislota aerob sharoitda avvalo faollashgan birikma atsetil-CoA ga aylanadi. Faollashgan atsetil - CoA ning oksidlanishidan siklik jarayonlar boshlanadi. Krebs siklining birinchi bosqichida atsetil -CoA oksaloatsetat bilan o'zaro reaksiyaga kirishib, sitrat kislota (limon kislota) hosil qiladi. Bu reaksiyada sitratsintetaza fermenti ishtirok etadi va bu halqadagi eng muhim maxsulotlardan biri hisoblanadi. Shuning uchun bu jarayon sitrat sikli deb ham ataladi. Sitrat kislota akonitaza fermenti ishtirokida degidratatsiyalanadi va sis-akonit hosil qiladi. Sis - akonit kislota yana bir molekula suv biriktirib izositrat kislota ga aylanadi. Izositrat kislota degidratatsiyaga uchrab, oksal osuksinat kislota ga aylanadi. Bu reaksiyada izositratdegidrogenaza fermenti ishtirok etadi. Uning faol qismini NAD⁺ tashkil qiladi va u reaksiyada NADFHga qaytariladi. Tezlikda oksalosuksinat kislota dekarboksillanib a-ketoglutarat kislota ga aylanadi. a-Ketoglutarat yana dekarboksillanadi natijada karbonat angidrid ajralib chiqadi, NAD⁺H va suksinil - CoA hosil bo'ladi.

Suksinil - CoA -sintetaza fermenti, ADF va fosfat kislota ishtirokida energiyaga boy bo'lgan suksinil - CoA dan suksinat kislota (qahrabo kislota) va ATF hosil bo'ladi. Suksinat kislota oksidlanib, fumarat kislota ga aylanadi. Bu reaksiya o'simliklarda juda ko'p tarqalgan suksinatdegidrogenaza fermenti ishtirokida sodir bo'ladi. Bu fermentning faol qismi FAD bo'lib, u FADH₂ ga qaytariladi.

Fumarat kislota bir molekula suvni biriktirib, fumaraza fermenti ishtirokida malat kislota ga aylanadi. Bu kislota o'z navbatida malatdegidrogenaza fermenti ishtirokida oksaloatsetat kislota ga aylanadi. Fermentning faol qismini NAD tashkil qilib, u reaksiya jarayonida NADHga qaytariladi.

Doiraning yakunida hosil bo'lgan oksaloatsetat kislotasi o'z-o'zidan tezda enol shaklga o'tadi va yangi atsetil-CoA molekulasini bilan reaksiyaga kirishi, yangi siklni boshlaydi.

Shunday qilib har bir siklda bir molekula pirouzum kislotasidan uch molekula CO₂ ajraladi, uch molekula suv ishtirok etadi besh juft vodorod atomlari ajratiladi. Bu sikl o'simliklar tanasidagi modda almashinuv jarayonida katta ahamiyatga ega. U faqat uglevodlar oksidlanishining yakuniy bosqichi bo'lmay, balki boshqa organik moddalarga (oqsillar, yog'lar va boshqalar) ham taaluqlidir.

Nafas olishning bu bosqichida energiyaning asosiy qismi ajraladi. Reaksiyalar natijasida 3NADH, NADPH, FADH₂ va bir molekula ATF ajraladi. Agar har bir molekula NADH va NADPH larning energiyasi uch molekula ATFga teng (3,3+3=12) bo'lsa, u holda 12 molekula ATF bo'ladi. Bir molekula FADH₂ ning energiyasi ikki molekula ATF ga teng bo'lsa va reaksiya natijasida bir molekula ajralib chiqqan ATF bilan birgalikda umumiy miqdor uch molekula ATFni tashkil qiladi. Natijada bir molekula pirouzum kislotaning oksidlanishi - 15 molekula ATFni hosil qiladi. Agar bir molekula glyukozaning glikolizi natijasida ikki molekula pirouzum kislotasi hosil bo'lishini hisobga olsak, u holda 30 molekula ATF hosil bo'ladi. Bundan tashqari 8 molekula ATF boshlang'ich anaerob bosqichda ham hosil bo'ladi. Demak bir molekula glukozaning oksidlanish jarayonida 38 molekula ATF hosil bo'lib, uning energiyasi 686 kkal/mol ga teng bo'ladi.

Bundan tashqari bu siklda hosil bo'lgan oraliq maxsulotlar yangi organik moddalarni sintez qilish uchun sarflanadi (oqsillar, yog'lar va boshqalar). Krebs sikli reaksiyalari to'la mitoxondriyalarda sodir bo'ladi va nafas olish jarayonining asosiy yo'li hisoblanadi.

3.1. Nafas olishning pentozafosfat sikli

Bu sikl glukozaning 6-fosfatning bevosita oksidlanishi bilan boshlanadi. Bunda glukozaning 6-fosfatidan bir molekula CO₂ ajralib chiqadi va besh uglerodli

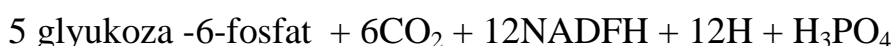
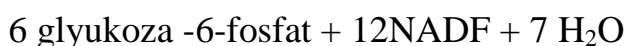
birikmalar-pentozalar hosil bo'ladi. Shuning uchun ham bu yo'l pentozafosfat (yoki apotomik) parchalanish deyiladi. Uni geksozomonofosfat sikli ham deb ataydilar. Bu yo'l 1935-1938 yillarda O.Varburg, F.Dikkene, V.A.Engelgard va F.Lipman kabi olimlarning izlanishlari natijasida ochildi. Ya'ni o'simliklarda asosiy hisoblanadigan glikoliz va Krebs sikli bilan bir qatorda glukozaning yana bir muhim yo'l bilan oksidlanishi aniqlandi.

Pentozafosfat yo'li ham, glikolizga o'xshaydi, bunda oksidlanuvchi birlamchi maxsulot f-6-fosfat hisoblanadi. Bu reaksiyalar asosan ikki bosqichdan iborat.

Birinchi bosqichda glukoza-6-fosfat oksidlanib, 6-fosfat-glukolakton kislota hosil qiladi. Bu reaksiya glukoza-6-fosfat-degidrogenaza fermenti ishtirokida boradi. Fermentning aktiv qismini NADF tashkil qilib, u NADFH ga qaytariladi. 6-fosfatglyukolakton kislota suv ishtirokida 6-fosfatglyukonat kislota aylanadi va bu kislota dekarboksillanish reaksiyasi natijasida pentozofosfat hosil qiladi. Reaksiya natijasida bir molekula CO₂ va NADFH hosil bo'ladi. Umuman bir atom uglerodning oksidlanishi natijasida ikki molekula NADFH hosil bo'ladi.

Ikkinchi bosqichda, ribuloza-5-fosfat izomerlanib, riboza-5-fosfatga va ksiluloza-5-fosfatga aylanadi. Bulardan, transketolaza va transaldolaza fermentlari ishtirokida sedogeptuloza-7-fosfat va 3-fosfoglitserin aldegid hosil bo'ladi. Keyin eritrozo-4-fosfat va fruktozo-6-fosfat hosil bo'ladi. Fruktoza-6-fosfat izomerlanib yakuniy maxsulot glukoza-6-fosfatga aylanadi.

Umuman pentozafosfat yo'lida olti molekula glyukoza-6-fosfat ishtirok etsa, uning umumiy tenglamasini quyidagicha ko'rsatish mumkin:



Keyinchalik har bir molekula NADFH oksidlanganda 3 molekula ATF sintezlanadi. Demak 12 NADFH molekulasi oksidlanganda 36 molekula ATF hosil bo'ladi. Bu siklda hosil bo'lgan oraliq maxsulotlar - pentozalar organizm uchun juda zarur bo'lgan moddalar (nuklein kislotalar va boshqalar) hosil qilishda

ishtirok etadi. Bu yo'lning hamma reaksiyalari hujayra sitoplazmasining eruvchi qismida protoplastidalar va xloroplastlarda sodir bo'ladi. Nafas olishning pentoza fosfat yo'li ayniqsa sintetik jarayonlar kuchli borayotgan hujayralarda faol xarakterga ega. Bunday hujayralarda membranalarning lipid komponentlari, nuklein kislotalar, hujayra devori va fenol birikmalar faol ravishda sintezlanadi.

3.2. Glioksalat sikli

Bu sikl 1957- yilda birinchi marta G.L.Korenberg va G.A.Krebs tomonidan bakteriyalar va mog'or zamburug'larida aniqlangan edi. Keyinchalik aniqlanishicha u moyli o'simliklarning unayotgan urug'larida va zapas yog'lar, shakarlarga aylanishi kerak bo'lgan organlarida sodir bo'lar ekan. Glioksalat sikli hujayrasidagi maxsus organoid glioksisomalarda sodir bo'ladi. Mitoxondriyalarda, shuningdek hayvon hujayralarida ham bu sikl bo'lmaydi.

Glioksalat sikli asosan moyli o'simliklarning nafas olishidagi aerob bosqichida Krebs sikli o'rnida sodir bo'ladi. Chunki u Krebs siklining ma'lum miqdorda o'zgargan yo'lidir:

1) Krebs siklining bir qismida: izositrat kislota → a-ketoglutarat kislota → suksinil → CoA → suksinat kislota → fumarat kislota → malat kislota → ...

2) Glioksalat siklining shu qismida: izositrat kislota → suksinat kislota → glioksalat kislota → atsetil CoA → malat kislota →

Ko'rinib turibdiki, Krebs siklidan farqli o'laroq bu siklda glioksalat kislota va atsetil CoA hosil bo'ladi va natijada har bir doirada ikki molekula atsetil CoA ishtirok etadi. Umuman glioksalat sikli zapas yog'larni sarflaydi va yog'larning parchalanishida oraliq modda - atsetil CoA hosil bo'ladi.

Har ikki molekula atsetil - CoA hisobiga bir molekula NADH qaytariladi va uning energiyasi mitoxondriyalarda ATF sinteziga sarflanishi mumkin. Hosil bo'lgan suksinat kislota (qaxrabo kislota) glioksisomadan tashqariga chiqadi va

mitoxondriyalarga o'tib, biosintez jarayonlarida ishtirok etadi. Glioksalat kislotasi esa glikokol aminokislotasining hosil bo'lishi uchun dastlabki modda hisoblanadi.

II.4. Mitoxondriyada nafas olish zanjiri

Mitoxondriy (grekcha mitos — ip, xondriy — donador) aerob nafas oladigan barcha hujayralarning, jumladan, o'simliklar hujayrasining sitoplazmasida joylashgan murakkab organoid bo'lib, u donador yoki ipsimon shaklda. U ko'pgina hayvonlar va o'simliklar to'qimasidan ajratib olinib puxta o'rganilgan. Mitoxondriylarning yirik-maydaligi, shakli o'zgaruvchan bo'lib, odatda, o'z funksional holatiga, hujayralarning turiga, ajratib olish va fiksatsiya qilish usullariga bog'liq. O'simliklardan ajratib olinadigan mitoxondriylar ko'pincha yumaloq yoki sfera shaklda bo'ladi. O'simliklar hujayrasida mitoxondriylar soni birmuncha kam bo'lib, 15—20 tadan 100—200 tagacha yetadi. Ularning ichki tuzilishi elektron mikroskopda to'liq o'rganilgan [9,15,17].

Xar bir mitoxondriy ikkita membranadan tashkil topgan. Bulardan biri uni tashqari tomondan o'rab olgan tashqi membrana bo'lsa, ikkinchisi uning bo'shliqlarida juda ko'p qatlam hosil qiluvchi va kristalar deb ataladigan ichki membranadir. Mitoxondriy bo'shlig'i matriks deb ataladigan hujayra ichi modda bilan to'la bo'ladi. Mitoxondriyning ikkala membranasini ham xuddi elementar membranaga o'xshab, har tomondan oqsil molekullari bilan o'ralgan ikki qavat lipid qatlamdan iborat. Mitoxondriylarda 30% lipidlar va 50% oqsil moddalar bo'ladi.

Bir qator usullarni qo'llash tufayli mitoxondriylardagi ferment sistemalarning joylashishi aniqlangan. har bir mitoxondriyning tashqi membranasida monoaminooksidaza, atsetil-KoA-sintetaza va boshqa fermentlar bo'ladi, Ichki membranasida esa nafas olish zanjirining komponentlari va oksidativ fosforlanish protsessida ishtirok etadigan ferment sistemalar mujassamlashgan. Flavoproteidlar, sitoxromlar hamda ATF sintetaza

fermentlari shular jumlasidan bo'lib, ichki membranadagi oqsillarning 25%ni tashkil etadi. Ichki membranadagi umumiy oqsilning qolgan- qismi fermentativ aktivlikka ega emas, u membrananing lipidlari bilan birgalikda struktura funksiyalarini bajaradi. Krebs sikli va yog' kislotalarning oksidlanishi bilan bog'liq bo'lgan ferment sistemalar asosan matriksda uchraydi.

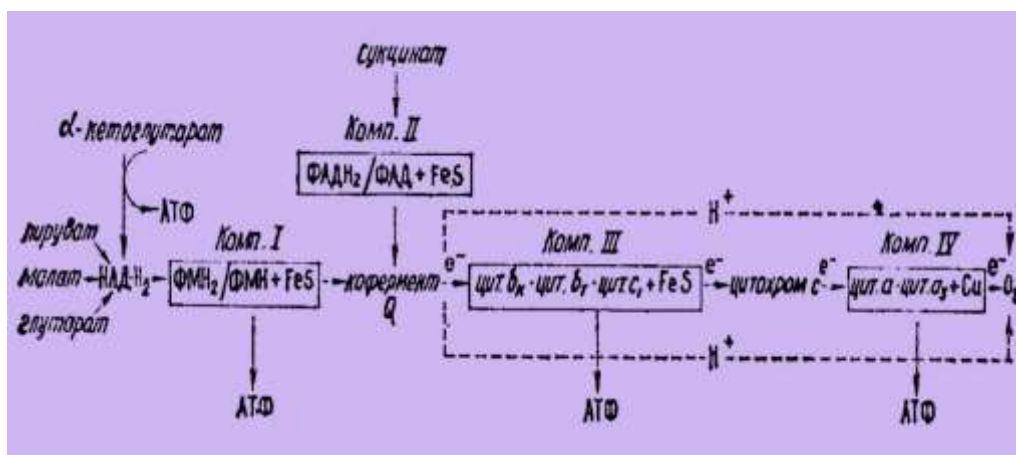
Keyingi yillarda mitoxondriylarning ichki membranasida maxsus elementar zarrachalar mavjudligi aniqlangan. Ular elektronlarni kuchaytiruvchi sistemalar fermentlaridan iborat bo'lib, ma'lum molyar nisbatdagi NAD-H₂ dehidrogenaza, flavoproteidlar, b, c₁, c, a va a₃ sitoxromlarni o'z ichiga oladi. Bu zarrachalarda fermentlar ma'lum tartibda joylashgan bo'lib, elektronlarning bir fermentdan ikkinchisiga va eng oxirida kislorodga uzatilishini ta'minlaydi.

Nafas olish ansambllari deb ataladigan elementar zarrachalar mitoxondriyning yuzasi bo'ylab bir tekis joylashgan. Mitoxondriylarning nafas olish intensivligi ular tarkibidagi nafas olish ansambllarining soniga bog'liq bo'ladi.

O'simliklar mitoxondriysini birinchi marta 1951- yilda Bonner unayotgan mosh maysalaridan ajratib olgan. hozir o'simliklar mitoxondriysini ajratib olishning bir qancha standart usullari borligiga qaramay, ko'p o'simliklardan, jumladan, g'o'zadan funksional jihatdan aktiv bo'lgan mitoxondriylarni ajratib olish birmuncha qiyin, Chunki g'o'za tarkibida gossipol va shunga o'xshash fenol birikmalar miqdori ko'p bo'lib, ular aktiv mitoxondriylarni ajratib olishga xalaqit beradi.

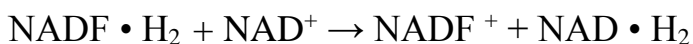
Hujayrada kechadigan nafas olish protsessining mohiyati qaytarilgan substratdan ajralgan vodorod atomlarini (elektronlarni) bir qator oksidlanish-qaytarilish fermentlari yordamida kislorodga uzatib, suv hosil qilishdan iborat. Bu protsessni katalizlovchi, ma'lum tartibda muntazam ravishda joylashgan fermentlar to'plami nafas olish zanjiri deb ataladi. Xozir o'simliklar mitoxondriysi nafas olish zanjirining asosiy komponentlari to'liq aniqlangan. Bu komponentlarga NAD-dehidrogenaza, flavoproteid, ikkita

sitoxrom c, uchta sitoxrom b va sitoxrom a₂ kiradi. Nafas olish zanjiridagi komponentlarni shartli ravishda ikki qismga bo'lish mumkin. Bularning bir qismi vodorod atomlarini ko'chiruvchi qism bo'lib, nikotinamidli va flavinli fermentlardan tashkil topgan. Ikkinchi qismi esa elektronlarning ko'chishini ta'minlab, sitoxrom b, c, a₃ va elektronlarning akseptori xisoblangan kisloroddan iborat. Nafas olish zanjiri quyidagi sxemada ko'rsatilgan bo'lib, unda oksidlanish- qaytarilish sistemalari tegishli fermentlar, kofermentlar va prostetik gruppalar yordamida ifodalangan.



Zanjirdagi komponentlarning bunday tartibda joylashishi ularning oksidlanish- qaytarilish potentsiallariga bog'liq. Zanjirning boshlanish qismida joylashgan NAD-degidrogenaza eng pastki potentsialga, ya'ni — 0,320 ga (eng yuqori manfiy potentsial qiymatga) ega bo'lsa, zanjirning oxirida joylashgan kislorod eng yuqori oksidlanish potentsialiga (eng yuqori musbat potentsial qiymatga), ya'ni +0,810 ga ega.

Nafas olish zanjirining vodorod atomlari bilan ta'minlovchi universal donori vazifasini $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ bajaradi. Mabodo, hujayrada oksidlanish reaksiyalari natijasida $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ hosil bo'lsa, ular maxsus fermentativ reaksiya yordamida $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ ga aylanadi:



Bu reaksiya transgidrogenaza fermenti ishtirokida katalizlanadi. Ingliz olimi P. Mitchellning fikricha, yuqoridagi reaksiya nafas olish zanjiridagi qo'shimcha zveno bo'lib, ular orasida hali ma'lum bo'lmagan yangi fosforlanish nuqtasi joylashgan.

Qaytarilgan $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ o'zidagi vodorod atomlarini flavinli fermentlarga uzatadi. Flavinli fermentlar bilan sitoxromlar o'rtasida elektron ko'chiruvchi yana bir komponent — koferment-G bor. Koferment -G flavinli fermentdagi vodorod xisobiga qaytariladi va keyinchalik elektronlarni sitoxromlarga uzatadi, protonlar esa muhitga chiqariladi. Keyingi bosqichlarda elektronlarni ko'chiruvchi modda sifatida sitoxrom b, c_1 , c, a va a_3 lar ishtirok etadi. Elektronlarning ko'chishini sitoxrom oksidaza nixoyasiga yetkazadi. Bu ferment sitoxrom a va sitoxrom a_3 dan iborat bo'lib, elektron va protonning kislorodga ko'chish reaksiyasini katalizlaydi. Suksinat kislotaning oksidlanishi natijasida ajralib chiqadigan vodorod atomining yo'li boshqacharoq bo'lib, NAD-degidrogenaza fermenti ishtirokisiz u bevosita flavinli fermentlarga ko'chadi. Vodorod atomlari va elektronlarning ko'chishida hamda

Fosforlanish protsessida ishtirok etadigan ferment sistemalarni o'zida tutuvchi nafas olish zanjiri mitoxondriylarda joylashgan. Zanjirga xos bo'lgan muhim xususiyatlardan biri, ularning lipoprotein membranalar bilan bog'liq bo'lishidir. Bu fermentlar mitoxondriylar membranalariga parchalangan vaqtda ham lipoprotein membranalar bilan bog'langan holda bo'ladi. Agar lipoprotein membranalardan lipidlar ajratib olinsa, ularning fermentativ xususiyati ham yo'qoladi. Binobarin, nafas olish zanjirining struktura tuzilishida lipidlar muhim ahamiyatga ega ekan.

Krebs siklida oksidlanuvchi birikmalardan ajralgan vodorod atomlari nafas olish zanjiri orqali kislorodga ko'chishi natijasida hosil bo'ladigan energiya xisobiga ADF va fosfat kislotadan ATF sintezlanishi nafas olish zanjiridagi fosforlanish yoki oksidativ fosforlanish deyiladi.

Nafas olish zanjiridagi fosforlanish protsessini 1939 yili sovet olimlari V. A. Belitser va E. T. Sibakovalar kashf etganlar. Ular o'z tajribalarida

hujayra tomonidan yutilgan kislorodning har bir atomi hisobiga ikki molekula fosfat esterifikatsiya qilinishini, ya'ni ikki molekula ATF sintezlanishini aniqlaganlar.

O'sha vaqtda ma'lum bo'lgan glikoliz protsessida kechadigan substrat sohasidagi fosforlanishda faqat bir molekula ATF hosil bo'lganligi uchun yuqoridagi tajriba hujayrada yangi tipdagi fosforlanish mavjud ekanligini ko'rsatdi. Belitser fosforlanishning bu yangi tipi vodorod atomlari (elektronlar)ning nafas olish zanjiri orqali kislorodga ko'chishi bilan bog'liq, degan xulosaga kelgan. Keyingi yillarda o'tkazilgan tajribalarda oksidativ fosforlanish protsessi mitoxondriylarda borishi va bir juft vodorod atomi (elektronlar) nafas olish zanjiri orqali ko'chganda uch molekulagacha ATF hosil bo'lishi aniqlangan.

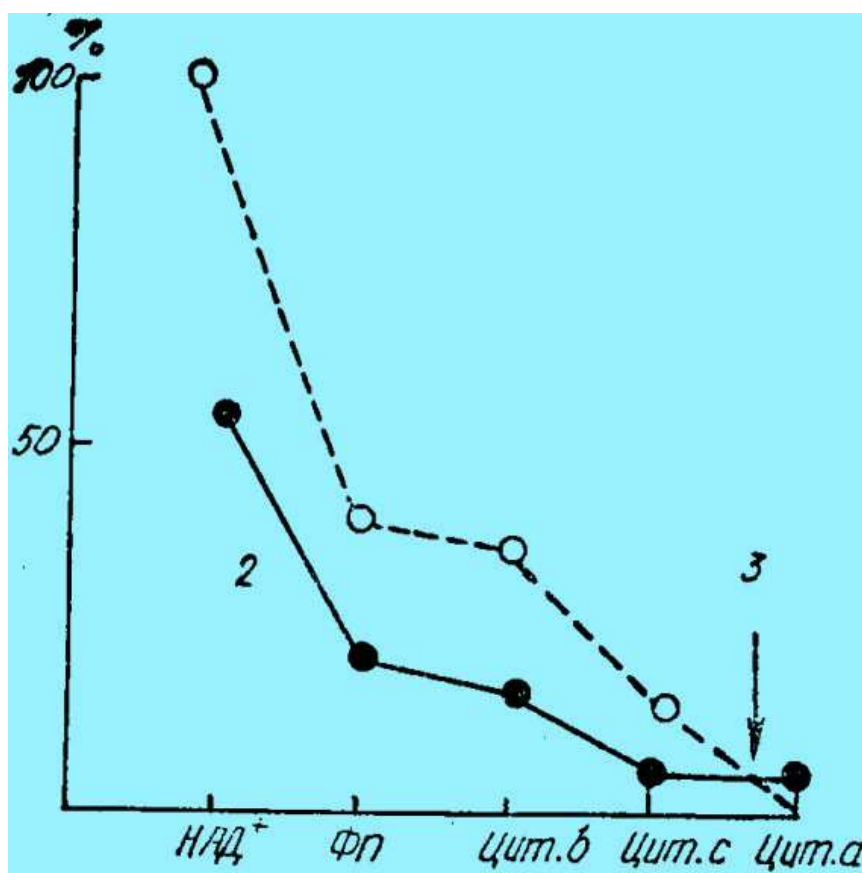
4.1. Nafas olish zanjiridagi komponentlarning qaytarilish darajasi

Amerikalik olim Chans mitoxondriylarda boradigan oksidlanish reaksiyalarini o'rganib, nafas olish zanjiri turli holatlarda bo'lishini aniqlagan. Bu holatlar nafas olish bilan bog'liq bo'lgan faktorlar tabiatiga, oksidlanish tezligiga va komponentlarning oksidlangan hamda qaytarilgan shakllariga qarab bir-biridan farq qiladi. Nafas olish zanjiridagi komponentlarning oksidlanish- qaytarilish darajasi, ya'ni shu komponentlar qaytarilgan shaklining qaytarilgan va oksidlangan shakllari yig'indisiga bo'lgan nisbati reaksiyada ishtirok etayotgan substrat, kislorod va ADF konsentratsiyasiga bog'liq, ya'ni:

$$qaytarilish\ darajasi = \frac{qaytarilgan\ shakl}{qaytarilgan\ shakl + o'ksidlangan\ shakl}$$

Chans yuqorida misol qilib keltirilgan moddalarning konsentratsiyasini tegishli ravishda o'zgartirish yo'li bilan nafas olish zanjiri 5 xil barqaror (statsionar) holatda bo'lishini aniqlagan. Mitoxondriylarning barqaror holatlarida nafas olish zanjiri komponentlarining qaytarilish darajasi har xil bo'ladi. Masalan, 2- holatda barcha komponentlar oksidlangan shaklda, 5- holatda qaytarilgan shaklda bo'ladi. Aktiv holatda (3-holat) NAD-flavoproteid, sitoxrom, sitoxrom b va sitoxrom c lar oksidlangan, sitoxrom a esa qaytarilgan shaklda bo'ladi. Faoliyatsiz holatda (4-holat) sitoxrom a oksidlangan va undan oldinda turgan barcha komponentlar qaytarilgan shaklda bo'ladi. Agar nafas olish zanjiri komponentlarining aktiv holat bilan faoliyatsiz holatdagi qaytaruvchilik darajasini grafik ravishda ifodalasak, sitoxrom a bilan sitoxrom c o'rtasidagi chiziqlar o'zaro kesishishini kuzatamiz. Nafas olish zanjiridagi bir komponentning oksidlangan shaklga, boshqasining qaytarilgan shaklga o'tish davri kesishish nuqtasi deb ataladi.

Qaytarilish darajasi:



Zanjirdagi oksidlanish bilan bog'liq bo'lgan fosforlanish nuqtasi ana shu kesishish nuqtasiga to'g'ri keladi. Bunday kesishish nuqtalari nafas olish zanjirining boshqa qismlarida, chunonchi, NAD bilan FP va sitoxrom b bilan sitoxrom c o'rtasida ham bo'lishi bir qator ingibitorlar (azid, sianid, antimitsin) qo'llash yo'li bilan aniqlangan.

4.2. O'ksidlanish bilan bog'liq bo'lgan fosforlanishni ajratish

Mitoxondriylarda sodir bo'ladigan oksidlanish va fosforlanish protsesslari birmuncha beqaror bo'lib, ular orasidagi bog'lanishni bir qator ximiyaviy moddalar yordamida ajratish mumkin. Bunda mitoxondriylar aktiv nafas olishiga qaramay, fosforlanish protsessi, ya'ni ATF sintezlanishi to'xtab qoladi. Oksidlanish va fosforlanish protsesslarini bir-biridan ajratuvchi ximiyaviy birikmalar ajratuvchi moddalar deb ataladi. Ularga 2,4- dinitrofenol, to'yinmagan yog' kislotalar, gerbitsidlardan 2,4-D-pentaxlorfenolyat, defoliantlardan bo'tifos za bo'tilkaptaks va boshqa ko'pgina birikmalar kiradi. Ajratuvchi moddalarga xos bo'lgan muhim xususiyatlardan biri ular tarkibida harakatchan H^+ ionlari mavjudligi bo'lsa, ikkinchidan, gidrofob muhitda, ya'ni organik erituvchilarda erishidir. Oksidativ fosforlanish protsessi mexanizmini o'rganishda ko'pincha ajratuvchi moddalardan foydalaniladi. Ba'zi ximiyaviy birikmalar ham oksidlanish, ham fosforlanish protsessini susaytiradi. Bunday birikmalar oksidativ fosforlanish ingibitorlari deb ataladi.

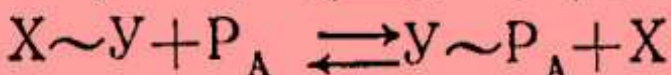
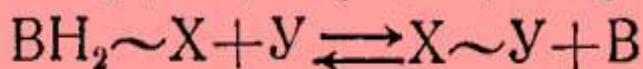
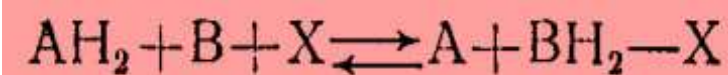
4.3. Oksidativ fosforlanish mexanizmi gipotezalari

Nafas olish zanjiridagi fosforlanish protsessining molekulyar mexanizmi, ya'ni oksidlanish reaksiyalari natijasida ajraladigan energiyaning makroergik bog'larda to'planish mexanizmi hanuzgacha aniqlanmagan. Ammo bu protsessning mexanizmini tushuntirish maqsadida juda ko'p gipotezalar ishlab chiqilgan. Bulardan biri ximiyaviy bog'lanish gipotezasi bo'lib, 1946 - yilda

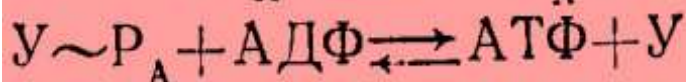
F. Lipman tomonidan taklif qilingan. Keyinchalik Sleyter, Leninjer, Lardi kabi olimlar bu gipotezani yanada rivojlantirdilar.

Ximiyaviy bog'lanish gipotezasi elektronlar nafas olish zanjiri orqali ko'chishida ajralib chiqadigan ximiyaviy energiya bevosita noma'lum oraliq moddalar ($X - U$) ning ximiyaviy energiyasiga aylanadi, degan g'oyaga asoslangan. Bu mexanizmni sxema ravishda quyidagicha ifodalash mumkin:

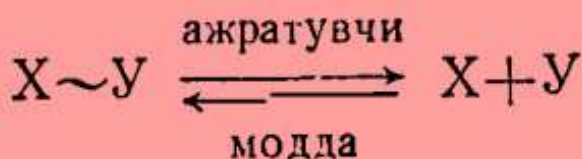
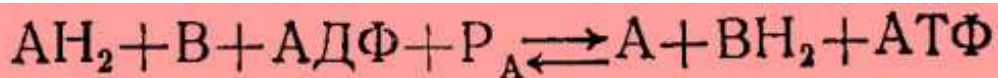
Vodorodning
ko'chishi:



Fosforlanishi:



Reaksiyaning umumiy ko'rinishi:



Bunda: AH_2 , A , BH_2 , B — oksidlangan va qaytarilgan moddalar;

P_A — anorganik fosfat; X va U — energiyaga boy bo'lgan noma'lum oraliq moddalar.

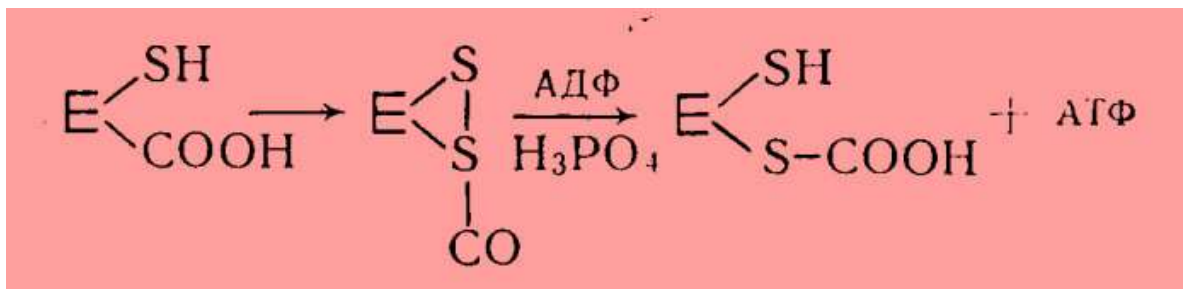
Sxemadan ma'lum bo'lishicha, vodorod atomlarining (elektronlarning) ko'chishi va fosforlanishi ayrim-ayrim bo'lgan ikkita reaksiyadan iborat. Birinchi reaksiya, ya'ni vodorod atomlarining ko'chishi muhitda anorganik fosfat ishtirok etishini talab etmaydi. Binobarin, gipotezada ko'rsatilgan

umumiy oraliq modda tarkibida ADF ham, fosfat kislota ham bo'lmaydi. Shuning uchun nafas olish zanjirining komponentlaridan biri (AH_2) boshqa bir komponent (B) bilan yana bir noma'lum modda (X) ishtirokida reaksiyaga kirishganda B moddani BH_2 gacha qaytaradi. Bir vaqtning o'zida BH_2 modda bilan X modda o'rtasida energiyaga boy bo'lgan bog', $BH_2 \sim X$ birikma hosil bo'ladi. Bu birikma yana bir noma'lum modda (U) bilan reaksiyaga kirishib, $X \sim U$ makroergik oraliq birikma hosil qiladi. Vodorod (elektron) nafas olish zanjiri bo'ylab ko'chishini to'xtovsiz ravishda amalga oshirish uchun $X \sim U$ oraliq makroergik birikma parchalanib, doim X va U moddalar xosil qilib turishi kerak.

Ximiyaviy bog'lanish gipotezasi harqiqatda ham oksidlanish va fosforlanish mexanizmining bir qator noma'lum tomonlarini tushuntirib beradi. Biroq bu gipoteza asosini tashkil etuvchi noma'lum ximiyaviy birikmalar shu vaqtgacha sof holda ajratib olinmaganligi va ular xaqiqatda xam mavjudligini isbotlovchi dalillar yo'qligi boshqa gipotezalar kelib chiqishiga sabab bo'lgan.

Mexanik-ximiyaviy (konformatsion) bog'lanish gipotezasi.

Bu gipotezaga ko'ra, oksidlanish reaksiyasida ajralib chiqadigan energiya avval mexanik energiyaga aylanadi, so'ngra ximiyaviy energiya sifatida ATF da to'planadi. Beyer fikricha, mitoxondriylarda boradigan oksidlanish va fosforlanish protsesslari elektronlar ko'chishida ishtirok etadigan fermentlarning konformatsion o'zgarishi yordamida bir-biriga bog'langan bo'ladi. Bunda oksidlanish natijasida hosil bo'ladigan energiya fermentning kuchlangan konformatsiyasini (ferment molekulasining zichlanishini) vujudga keltiradi. Keyinchalik ferment o'z holiga qaytishi natijasida kuchli energiyaga boy bo'lgan birikma hosil bo'ladi:



Beyer ham kuchli energiyaga boy bo'lgan birikma mavjudligini tan oladi, ammo bu birikma nafas olish zanjiri bilan $\text{BH}_2 \sim \text{X}$ ko'rinishida bog'langan emas, deb ta'kidlaydi.

Amerikalik olim Grin fikricha, oksidlanish natijasida ajralib chiqadigan energiya bevosita mitoxondriylarning ichki membranasini energiyaga boy bo'lgan yangi konformatsion holatga o'tkazadi. Membrana avvalgi holiga qaytishi natijasida esa konformatsion energiya ximiyaviy bog'lar energiyasiga aylanadi. Ammo bu gipoteza ham xuddi ximiyaviy gipoteza kabi oksidlanish natijasida ajralib chiqadigan energiyaning to'planish mexanizmini aniq tushuntirib bera olmaydi.

Xemiosmotik bog'lanish gipotezasi. Oksidlanish va fosforlanish protsesslarini o'zaro bog'lovchi, energiyaga boy bo'lgan noma'lum birikmalar ajratib olinmaganligini va ularning mavjudligini isbotlovchi dalillar yo'qligini hamda bu protsesslar faqat strukturasi buzilmagan membranalarda sodir bo'lishini hisobga olib, ingliz olimi P. Mitchel o'zining xemiosmotik bog'lanish gipotezasini yaratdi. Bu gipotezaga ko'ra, oksidlanish va fosforlanish protsesslari mitoxondriyning ichki membranasida hosil bo'ladigan vodorod ionlarining elektroximiyaviy potentsiali orqali bir-biri bilan bog'langandir [15,16,17].

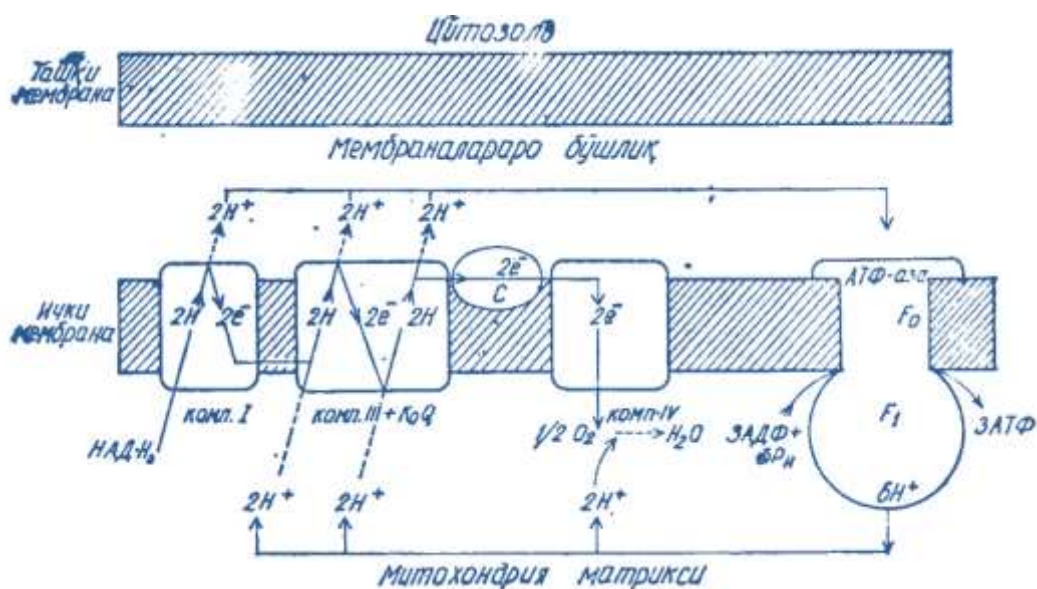
Mitchel sxemasi bo'yicha nafas olish zanjiridagi vodorod atomining tarkibiy qismi hisoblangan proton bilan elektronning taqdiri har xil bo'lib, H^+ ionlari membrananing tashqi tomoniga chiqariladi. H^+ ionlari membrananing tashqi tomonida to'planishi ichki tomonida manfiy zaryadlar ko'payishiga sabab bo'ladi va membrananing ikki yuzasida ionlarning elektroximiyaviy gradientini, ya'ni proton potentsialini ($\Delta M \text{H}^+$) hosil qiladi.

Membraning tashqi tomonida protonlar to'planishi nafas olish protsessida osmotik ish bajarilishini ifodalaydi. Keyinchalik proton potentsiali hisobiga ADF va anorganik fosfatdan ATF sintezlanadi, ya'ni ximiyaviy ish bajariladi. Shu sababli Mitchel bu protsessni tushuntiruvchi gipotezani xemiosmotik gipoteza deb atadi. Demak, oksidlanish va fosforlanish protsesslarini bir-biriga bog'lovchi kuch qandaydir noma'lum birikmalar emas, balki proton potensial (ΔMH^+) ekan. Bu gipoteza bir qator shartlarni bajarishni talab qiladi. Birinchidan, mitoxondriyning ichki membranalari protonlarni o'zidan o'tkazmaslik xususiyatiga ega bo'lishi kerak. Ikkinchidan, bu membranalarda protonlarning ko'chishi bilan bog'liq bo'lgan elektron-transport sistemasi mavjudligidir. Uchinchidan, membranalar boshqa ionlarni ham tashuvchi sistemalarga ega bo'lishi kerak. To'rtinchidan, membranalar qaytar xususiyatga ega bo'lgan H^+ — ATFaza fermentiga ega bo'lishi kerak.

Agar membranalar strukturasi biron-bir ta'sir natijasida buzilsa, proton potentsiali xosil bo'lmaydi va nafas olish kuchayib ketadi. Ajratuvchi moddalarning ta'siri ham xuddi shu membranalar strukturasi buzilishi bilan bog'liq bo'ladi.

Oksidativ fosforlanish protsessida $NAD \cdot H_2$ ning oksidlanishi mitoxondriyning ichki membranasida boshlanadi. Protonlar bilan elektronlar bu membranani uch marta kesib o'tib, oxiri O_2 bilan reaksiyaga kirishadi va H_2O hosil qiladi.

Oksidativ fosforlanishning gipotetik sxemasiga ko'ra membranalararo bo'shliqqa o'tgan 6 H^+ ning ikkitasi $NAD \cdot H_2$ ga mansub bo'lib, qolgan 4 H^+ mitoxondriy matriksidagi H_2O hisobiga olinadi.



Yuqorida qayd qilinganidek, membranalarda proton—ATFaza (H^+ — ATFaza) fermenti mavjud bo'lib, bu ferment faqat H^+ ionlari ATF energiyasi hisobiga membranalarda bo'shliqqa ko'chishni ta'minlamaydi, balki ular teskari yo'nalishda ko'chishni ham amalga oshiradi va ATF sintezlaydi. Proton-ATFaza fermenti proton potentsial hosil qiluvchi barcha membranalarning universal komponenti hisoblanadi. Bu fermentlar ATF bilan bog'liq bo'lgan boshqa fermentlardan, ya'ni plazmatik membranalardagi Na^+ , K^+ — ATFaza yoki endoplazmatik retikulumdagi Ca^{++} — ATFaza fermentlaridan keskin farq qiladi. Proton—ATFaza fermentini elektron mikroskopda kuzatish mumkin. U qo'ziqorin shaklida bo'lib, „ustuncha“ qismi (F_0) ichki membrana va qisman membranalarda bo'shliqda joylashgan bo'lsa, „qalpoqcha“ qismi (F_1) matriks tomonida bo'ladi. ATFning gidrolizlanishi yoki sintezlanishi „qalpoqcha“ tomonida amalga oshirilsa, protonlarning ko'chishi unga teskari bo'lgan tomonda „ustuncha“ yordamida bajariladi. Proton-ATFaza kompleksi 10 ga yaqin polipeptid zanjirdan tashkil topgan oqsildir. Proton potentsiali hosil qiluvchi membranalarda ADF va anorganik fosfordan ATF sintezlanishi mexanizmi aniqlangan emas. Ba'zi gipotezalarga ko'ra, bu protsess membranalardagi konformatsion o'zgarishlarga bog'liq, deb taxmin qilinadi.

Membranalarda oksidlanish va fosforlanish protsesslarini bir-biriga bog'lovchi proton potentsiallari faqat ATF sintezlanishi uchun sarflanmay, balki bevosita energetik manba sifatida ham foydalaniladi. Bu esa hujayralardagi ximiyaviy energiya faqat ATF sifatida namoyon bo'ladi, degan fikr noto'g'ri ekanligini ko'rsatadi.

Xaqiqatda ham, hujayraning energiyaga bo'lgan talabining yarmidan ko'prog'i proton potentsiali hisobiga qondiriladi. Shu sababli V. P. Skulachyov hujayralar energiyani ikki xil shaklda: ximiyaviy shakldagi ATF va elektroximiyaviy shakldagi proton potentsiali sifatida ishlatishini isbotlab berdi. Shu bilan birga hujayraning kaliy-natriy gradienti proton potentsialini saqlab turuvchi bufer vazifasini bajarishini ham ko'rsatdi.

II.5. Nafas olish ekologiyasi

Nafas olish tezligi o'simliklarning turlariga, yoshiga va yashash sharoitidagi omillar ta'siriga bog'liq. Hatto bu tezlik bir o'simlikning har xil qismlarida turlicha sodir bo'ladi. O'simlik qancha yosh va modda almashinuv jarayoni qancha faol bo'lsa nafas olish ham shuncha kuchli bo'ladi. O'simlikning qarish jarayonida nafas olish tezligi ham pasaya boradi. Pishib etilgan, quruq urug'larda nafas olish tezligi juda past, unayotgan urug'larda esa juda faol bo'ladi. Masalan tarkibida 10-12% suvi bo'lgan bir kilogramm arpa urug'i bir sutkada 0,3 - 0,4 mg CO₂ ajratadi. To'la bo'rtgan va unayotgan urug'larda esa nafas olish tezligi 10 ming martadan yuqori bo'ladi [12,15,16].

Umuman o'simliklarning nafas olish tezligi ichki va tashqi omillar ta'siriga bog'liq.

Kislorodning miqdori. Nafas olish jarayoni uchun kislorodning miqdori eng muxim omillardan biri hisoblanadi. Havo tarkibidagi kislorod (21%) o'simliklarning erkin nafas olishiga to'la etarli bo'lib, hatto uning miqdori 9% gacha kamaysa ham o'simliklarga zararli ta'sir qilmaydi. Faqat atmosferada kislorod miqdori 5% ga tushgandan so'ngina uning etishmasligi sezila boshlaydi.

O`simlik to`qimalaridagi kislorod miqdori atmosfera tarkibidagi kisloroddan kamroq bo`lib, o`zgarib turadi. Masalan, qand lavlagisining barg to`qimalarida bu ko`rsatkich miqdori bir sutka davomida 7,1% dan 17,4% gacha o`zgaradi. Demak atmosferadagi kislorod o`simliklar uchun to`la etadi. Ammo ildiz tizimi joylashgan tuproqda tez-tez kislorod etishmaslik hollari sodir bo`lishi mumkin. Ayniqsa, strukturasi buzilgan, chirindi (gumus) moddalari kam, suv bosib uzoq muddatga saqlanib qolgan qatqaloq hosil bo`lgan yerlarda kislorodning tuproq zarrachalari orasiga kirib turish jarayoni buziladi va ildizlar uchun anaerob sharoit yuzaga keladi. Ildiz tizimi joylashgan tuproq muhitida kislorodning etishmasligi, anaerob nafas olish o`rniga bijg`ish jarayonini faollashtiradi va natijada zapas organik moddalar ko`proq sarflanadi. Oraliq moddalar sifatida spirtlar ajralib to`planib o`simlik ildizlari chiriy boshlaydi. Bu uzoq davom etsa o`simliklarning o`sish va rivojlanishi, hosildorligi keskin kamayadi va hatto o`simlik o`lishi ham mumkin. Shuning uchun bunday yerlarga qo`shimcha ishlov berish, tuproqni yumshatish qatqaloqqa yo`l qo`ymaslik, o`g`itlash (organik va mineral) zarur.

Karbonat angidridning miqdori. Karbonat angidridning miqdori ham nafas olish jarayonida ma`lum ahamiyatga ega. To`qimalarda u ko`p miqdorda to`planganda nafas olish tezligi pasayadi. Karbonat angidridning to`planishi ko`pincha pishib etilgan va qattiq po`st bilan qoplangan urug`larda sodir bo`ladi. Ko`pchilik yovvoyi o`simliklarning qattiq po`st o`ralgan urug`lari uzoq yillar davomida o`zining ko`karish qobiliyatini yo`qotishmaydi, chunki ularning po`sti ostida to`plangan karbonat angidrid ta`siridan nafas olish tezligi juda sust bo`lib, organik modda tezda sarflanmaydi. Omborlarda CO₂ ning miqdori ko`p bo`lganda mevalar uzoq muddatgacha yaxshi saqlanadi.

Xarorat. O`simliklarning nafas olish jarayoni xarorat ta`siriga uzviy bog`liq. Bu bog`liqlik ma`lum xarorat darajalarida Vant-Goff qoidasiga bo`ysunadi. Ya`ni xarorat har safar 10⁰ C ga ko`tarilganda nafas olish tezligi ikki barobar oshadi. Masalan, u 0⁰ C dan 20⁰ C gacha oshib borganda reaksiya tezligi ham 2-3 marta oshib boradi. Lekin 20⁰ C dan yuqori xaroratda reaksiya

tezligi kamroq oshib boradi. O`simlik turlari va a`zolarining xarorat chegaralari bo`ladi (minimal, optimal va maksimal). Nafas olishning minimal (pastki) chegarasi ko`pchilik o`simliklar uchun juda past. Masalan, qarag`ay va archalar uchun – 25⁰ C Albatta issiqsevar o`simliklar uchun bu ko`rsatgich ancha yuqori, ayrimlari uchun 0⁰ C atrofida bo`ladi. Xarorat oshganda nafas olish kuchi ham oshadi va u 40⁰ C etguncha Vant-Goff qoidasiga bo`ysunadi. Ko`pchilik madaniy o`simliklarda, 40⁰ C dan oshgach, nafas olish ham darhol yuqoriga ko`tariladi, 50⁰ C atrofida keskin pasayib qoladi va o`simlik qattiq zararlanadi. Shuning uchun ham nafas olish dastlab kuchayib so`ngra pasayadigan xarorat emas, balki bu jarayon doim yuqori darajada bo`ladigan xarorat optimal deyiladi. Ko`pchilik o`simliklar uchun 30⁰-40⁰C atrofida bo`ladi. Bu fotosintezning optimum darajasidan 5-10⁰ C yuqori. Maksimal xarorat esa 45-55⁰ C atrofida bo`lib, har bir o`simlik oqsilining xususiyatlariga bog`liq. Nafas olishning optimal xarorat darajasi tanadagi modda almashinuv jarayonidagi barcha bioximik reaksiyalar va fermentlarning faolligi uchun ham ancha qulaydir.

Nafas olish protsessi fotosintezga teskari, ya`ni moddalar yo`qolishi to`xtamaydigan protsessdir. U kechayu-kunduz davom etadi. Nafas olishning temperaturaga bog`liqlik egri chizigi prinsip jihatidan optimal shaklga ega. Lekin uning uchun eng yuqori nuqta xosdir va u temperatura yuqori bo`ladigan oblastlarda keskin ravishda pasayib ketadi. Masalan, kartoshkada egri chiziqning keskin egilishi temperatura taxminan 50⁰ ga yetganda boshlanib, bundan bir oz ko`tariladigan bo`lsa, u vaqtda nafas olish keskin pasayadi, o`simlikning barglari optimum darajadan yuqori temperaturaga hammasi bo`lib bir necha minut davomida chidaydi, shundan keyin nobud bo`la boshlaydi. Bundan tashqari, temperaturaning nafas olishga ta`siri vaqt faktori bilan uzviy ravishda bog`liqdir. Yuqori temperatura uzoq vaqt davomida ta`sir etishi oqibatida nafas olish tezligi doim pasayib ketadi.

Shunday qilib, nafas olishda temperatura optimumining holati ko`p jixatdan isishning davomiyligigaborliq, ya`ni ujuda qay harakatchan

bo'lib, uning qandaydir o'zgarish kardinal nuqtada bo'lishi haqida hulosani chiqarish qiyin, chunki bunda ko'p faktorlarni hisobga olish kerak bo'ladi.

Kuzatishlardan ma'lum bo'lishicha, haqiqatdan ham 10° dan past temperaturada ayniqsa tropik o'simliklarda nafas olish o'rta hisobda uch baravar tezlashgani holda $25-30^{\circ}$ dan yuqori bo'lsa yoki o'simliklar uzoq vaqt isib ketsa, nafas olish koeffitsientiga so'zsiz pasayadi (temperaturaning ta'siri oqibati).

Nafas olish intensivligi o'simliklarning butun oziqlanish balansiga kuchli ta'sir ko'rsatadi. Shimol sharoitida minimal temperaturada nafas olish intensivligining pasayishi yoki ortishi o'simliklar «ochlik»ning pastki va yuqori chegarasida o'sishi uchun hal qiluvchi ahamiyatga ega. Temperatura yuqori bo'ladigan oblastlarda o'sadigan o'simliklarda nafas olish intensivligi, odatda, past bo'ladi va bu holat ularning uglevodorni saqlab qolishi uchun moslashuvini ta'min etadi. Iqlimi birmuncha sovuq oblastlar o'simliklarida nafas olish intensivligi oldingi tur o'simliklarnikiga qaraganda yuqori bo'ladi. Bu esa metabolism intensivligini tartibga solishga va past temperaturada o'sishning yaxshilanishiga imkon beradi. B. A. Tixomirovning (1963) qayd qilishicha, Chekka Shimol o'simliklari nafas olish intensivligi yuqoriligi bilan karakterlanadi, shunga ko'ra, ular maqsuldorligining pastligi bilan farq qiladi.

Nafas olish protsessining tartibga solinishida tungi past temperatura katta ahamiyatga ega: tungi soatlarda havo qancha sovuq bo'lsa, nafas olish shuncha kuchsiz bo'ladi, shunga ko'ra, tungi nurlanish kuchli bo'ladigan joylarda nafas olishda uglevodlar ancha kam sarflanadi. Suli ekilgan dalalarda olib borilgan kuzatishlar natijasiga ko'ra, tunda temperatura 10° pasayganda temperatura doimiy ravishda 20° bo'ladigan joylardagiga qaraganda hosil qariyb 30% ga ortar ekan. Lekin shuni qayd qilib o'tish kerakki, o'simliklarda nafas olish intensivligining pasayishi o'sish tezligining susayishiga olib keladi. Shu bilan birga tunda

temperaturaning ma'lum minimum darajagacha pasayishi o'sish fazasi tugagan o'simliklar uchun ancha foydali hisoblanadi.

Suv rejimi. Nafas olish tizimiga hujayralarning suv bilan ta'minlanish darajasi ham katta ta'sir etadi. O'simliklarning barglarida birdaniga suvning kamayishi sababli dastavval nafas olish tezlashadi. Keyinchalik esa suv tanqisligi ortib borishi bilan nafas olish tezligi ham pasaya boradi. Buni urug'larda yaxshi kuzatish mumkin. Yetilmagan urug'larda suv miqdori ko'p nafas olish ham nisbatan kuchliroq bo'ladi. Urug'lar pishib yetilgach suv miqdori ham eng kam 10-11% bo'ladi. Bunday urug'larda nafas olish ham eng past darajada bo'lib, ular yaxshi saqlanadi. Ekish oldidan ivitilgan urug'lar suvni 30-35% gacha shimib olgandan so'ng ularning nafas olish tezligi bir necha ming martadan oshib ketadi va unish jarayoni boshlanadi. Urug'larda kechadigan bu fiziologik jarayonlarni boshqarish yo'li bilan donlarni sifatli saqlash, ulardan yuqori darajada foydalanish mumkin. Urug'lar oshiqcha suvni shimib olganda ham aeratsiya jarayoni buzilib, bijg'ish boshlanishi va urug'lar nobud bo'lishi mumkin. Bunday xollarda urug' qorayib qoladi va unuvchanlik qobilyatini yo'qotadi.

Yorug'lik. Yorug'lik yashil o'simliklarga ta'sir etganda xaroratning ko'tarilishi kuzatiladi va buning natijasida nafas olishi ham tezlashadi. Fotosintezga yorug'likning ta'siri natijasida esa nafas olish jarayoni uchun eng zarur organik modda hosil bo'ladi. Demak yorug'lik yashil o'simliklarning nafas olishiga to'g'ridan-to'g'ri ta'sir etmas, balki boshqa fiziologik jarayonlar orqali ta'sir etadi. Yorug'likning ta'sirini yashil bo'lmagan o'simliklarda o'rganish natijasida uning ma'lum miqdori to'g'ridan-to'g'ri ta'sir etishi ham mumkinligi kuzatilgan. Nafas olish jarayonining faoliyati yorug'lik spektrining ul'trabinafsha (380 nm) va ko'k yashil (400-500 nm) nurlarning yutilishi natijasida kuzatiladi. Masalan, makkajo'xorining etiologan bargiga yorug'likning ko'k spektr nurlari bilan ta'sir etganda qorong'idagi barglariga nisbatan nafas olish jadalligi ikki baravardan ko'proq ko'tarilgan.

II.6. Don, meva va sabzavotlarni saqlashda nafas olishning ahamiyati

O'simliklarning nafas olish jarayoni, ulardagi modda almashuvining muhim qismini tashkil etib, o'sish, rivojlanish va hosildorlikning asosini tashkil etganidek, yetishtirilgan maxsulotlarni uzoq muddatga va sifatli saqlash ham nafas olish tezligini boshqarishga asoslangan.

Maxsulotlarni saqlashda nafas olish jadalligi qancha past bo'lsa, organik moddalarning miqdori shuncha kam sarflanadi va ular sifatli saqlanadi. Nafas olish jadalligining darajasi eng avvalo xarorat va namlik miqdoriga bog'liq.

Donlarning tarkibidagi suv miqdorini va ular saqlanadigan omborlar xaroratini boshqarish katta ahamiyatga ega.

Suv miqdori g'allasimonlarning donlarida 14% va moyli o'simliklarning donlarida 8 - 9% dan oshmaganda, harorat esa 0° atrofida bo'lganda nafas olish eng past darajada saqlanadi. Namlikning miqdori 18-22% va harorat 45-500 ga etganda nafas olish jadalligi ham keskin oshadi. Natijada urug'dagi zapas organik moddalar tezlik bilan sarflanadi. Buning natijasida ajralib chiqqan kimyoviy energiya issiqlik energiyasiga aylanadi, omborlarning harorati yanada oshadi va har xil chirituvchi mikroorganizmlarning rivojlanishiga sharoit yaratiladi. Bunday sharoitda saqlangan donlar unib chiqish qobiliyatini yo'qotadi. Shuning uchun ham donlarni saqlashda namlik kam miqdorda bo'lishi maqsadga muvofiq.

Meva sabzavotlarni saqlash donlarni saqlashdan biroz farq qiladi. Chunki ularning tarkibida suv juda ko'p (75-90% gacha). Suvni kamaytirish ular sifatining pasayishiga sabab bo'lishi mumkin. Shuning uchun ham meva sabzavotlarni saqlashda bosh omil harorat hisoblanadi. Eng qulay harorat 0° atrofida bo'lishi aniqlangan. Maxsus xonalarda va muzlatgichlarda saqlanganda ham harorat $3-7^{\circ}\text{C}$ dan oshmasligi kerak. Masalan, kartoshka uchun saqlash harorati $2-4^{\circ}\text{C}$, karam uchun 0° dan -1°C gacha, qolgan meva va sabzavotlar uchun $+0^{\circ} +1^{\circ}\text{C}$ eng qulay ekanligi aniqlangan. Bunda nafas olish tezligi past bo'lib, maxsulotlar sifatli saqlanadi. Meva va sabzavotlarni saqlashda CO_2 ning miqdori ham katta ahamiyatga ega. U ko'p bo'lsa, nafas olish jadalligi pasayadi.

XULOSA

Nafas olish muhim fiziologik jarayon bo'lib, barcha tirik organizmlarga xos xususiyatdir. Bunda uglevodlar muhim ahamiyatga ega. Biroq uglevodlarning tirik organizmlarda bajaradigan vazifasi faqat ularga energiya yetkazib berish bilan yakunlanmaydi. Ularning parchalanishida bir qator oraliq birikmalar hosil bo'ladi. Bu birikmalar o'simliklar tanasida uchraydigan boshqa organik moddalarning (yog'lar, aminokislotalar va boshqalar) asosini tashkil etadi. Demak o'simlik tanasidagi organik moddalarning turli xilligida nafas olishning ahamiyati katta.

Umuman o'simliklarning nafas olishi muhim fiziologik jarayon bo'lib, u qorong'ilik yoki yorug'likdan qat'iy nazar tirik hujayralarda doimiy xarakterga ega. Hatto omborlarda saqlanadigan urug'larda, o'sish va rivojlanishi to'xtab tinch holga o'tgan daraxtlarda (qish faslida), tinch holdagi ildiz va ildizmevalarda, boshqa tirik hujayra va to'qimalarda nafas olish to'xtamaydi. Faqat uning jadalligi past bo'lishi mumkin. Nafas olishning to'xtab qolishi organizmning nobud bo'lishi bilan yakunlanadi.

Nafas olishda organik moddalarning kislorod yordamida anorganik moddalarga parchalanishi mazkur jarayonning o'ziga xos xususiyatlari borligini ko'rsatadi. Chunki organizmdan tashqarida bu organik moddalar molekulyar kislorod bilan reaksiyaga kirishmaydi.

Nafas olish jarayonining ana shu o'ziga xos xususiyatlarini aniqlab nafas olish ximizmining hozirgi zamon tushunchasiga asos solgan olimlar: A.N.Bax, V.I.Palladin va S.P.Kostichevlar hisoblanadilar.

O'simliklarning nafas olishini N.T.Sossyur asoslab berdi. U 1797-1804 yillarda birinchi marta miqdoriy analizlar o'tkazdi va qorong'ida o'simliklar qancha O_2 yutsa shuncha CO_2 ajratib chiqishini isbotladi. Ya'ni yutilgan kislorod bilan ajralib chiqqan karbonat angidridning nisbati birga teng deb ko'rsatdi. Bundan tashqari karbonat angidrid bilan bir qatorda suv va energiya ham hosil bo'lishini isbotladi.

O'simliklarning nafas olish jarayoni, ulardagi modda almashuvining muhim qismini tashkil etib, o'sish, rivojlanish va hosildorlikning asosini tashkil etganidek, yetishtirilgan maxsulotlarni uzoq muddatga va sifatli saqlash ham nafas olish tezligini boshqarishga asoslangan.

Foydalanilgan adabiyotlar ro'yxati:

1. Mirziyoyev SH. M. Tanqidiy tahlil, qat'iy tartib - intizom va shaxsiy javobgarlik - har bir xabar faoliyatining kundalik qoidasi bo'lishi kerak. Toshkent.: O'zbekiston nashriyoti, 2017
2. O'zbekiston Respublikasi Prezidenti I. A. Karimovning mamlakatimizni 2013-yilda ijtimoiy-iqtisodiy rivojlantirish yakunlari va 2014-yilga mo'ljallangan iqtisodiy dasturning eng muhim ustuvor yo'nalishlariga bag'ishlangan Vazirlar Mahkamasining majlisidagi ma'ruzasi.
3. Begimqulov U.SH. Pedagogik ta'lim jarayonlarini axborotlashtirishni tashkil etish va boshqarish nazariyasi va amaliyoti: Pedagogika fanlari doktori. ... diss. – T., 2007. – B.3
4. A. E. Xolliyev. O'simliklar fiziologiyasi. – Buxoro.: 2008.
5. A. Imomaliyev, A. Zikiriyoyev. O'simliklar bioximiyasi. – Toshkent.: "Mehnat", 1987.
6. B. O. Beknazarov. O'simliklar fiziologiyasi. – T.: "Aloqachi", 2009.
7. M. T. Sagdiyev, R. A. Alimova. O'simliklar fiziologiyasi. – Toshkent.: "Yangiyul poligraph service", 2007.
8. To'xtaboyeva F. O'simliklar fiziologiyasi. (majmua) – Andijon.: 2016.
9. Q.R.Ravshanov, N.J.Xodjaeva. O'simliklar fiziologiyasi va bioximiyasi. – Samarqand.: 2011.
10. Xo'jayev J. X. O'simliklar fiziologiyasi. – Toshkent.: "Mehnat", 2004.
11. X. T. Umarov, M. U. Alimbekov, M. T. Inog'omova, D. T. Tuxliyev. O'simliklar fiziologiyasi. – T.: "O'qituvchi", 1978.
12. Abdullayev R.A. Asomov D.K. Beknazarov B.O. Safarov K.S. O'simliklar fiziologiyasidan amaliy mashg'ulotlar. T.: «Universitet» 2004.
13. Полевой В.В. Физиология растений. М., «Высшая школа», 1989.
14. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений «Высшая школа», 2005.

15. Иванов В.Б., Плотникова В.Б., Живухина Е.А. и др. Практикум по физиологии растений. М.: Издательский центр «Академия». 2001.
16. Власова Т.А. и др. Малый практикум по физиологии растений. – М.: “МГУ”, 1999г.
17. Лебедев С.И. Физиология растений. - М.: «Агропром», 1988.
18. Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Паничкин Л.А. Практикум по физиологии растений. - М.: «Агропром», 1990.
19. Mustaqimov G.D. O'simliklar fiziologiyasi va mikrobiologiyasi. T.: «O'qituvchi», 1995.
20. Internetsaytlari: Ilm.uz; Ziyonet.uz; Referat.uz; [floranimal. ru](http://floranimal.ru); [Arxiv. uz](http://Arxiv.uz); [pedagog. uz](http://pedagog.uz);