



Muxamedova S.N.

**SHAHAR SEMIARID ZONASIDAGI
KO'P YILLIK O'SIMLIKLARNI
STRESSGA CHIDAMLILIGINING
ASOSIY BIOKIMYOVIIY
KO'RSATKICHLARI**

Monografiya



Toshkent - 2024

**O‘ZBEKISTON RESPUBLIKASI
SOG‘LIQNI SAQLASH VAZIRLIGI**

TOSHKENT PEDIATRIYA TIBBIYOT INSTITUTI

MUXAMEDOVA SEVARA NIGMATULLA QIZI

**SHAHAR SEMIARID ZONASIDAGI KO‘P
YILLIK O‘SIMLIKLARNI STRESSGA
CHIDAMLILIGINING ASOSIY
BIOKIMYOVIY KO‘RSATKICHLARI**

Monografiya

Toshkent - 2024

O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI SOG'LIQNI SAQLASH VAZIRLIGI
TOSHKENT PEDIATRIYA TIBBIYOT INSTITUTI

«TASDIQLAYMAN»
Sog'liqni saqlash vazirligi
Ilmiy, texnik kengashi raisi
 **Sh.K. Atadjanov**
2024 y.



MUXAMEDOVA SEVARA NIGMATULLA QIZI

SHAHAR SEMIARID ZONASIDAGI KO'P YILLIK O'SIMLIK LARNI
STRESSGA CHIDAMLILIGINING ASOSIY BIOKIMYOVIY
KO'RSATKICHLARI
(Monografiya)

«TASDIQLANDI»
O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI
SOG'LIQNI SAQLASH VAZIRLIGI
ILMIY TEXNIK KENGASHI
«25» 09 20 24 yil
№ 06/m-17

Toshkent - 2024

UDK: 577.152.1; 57.049; 635.92

Muxamedova S.N. “Shahar semiarid zonasidagi ko‘p yillik o‘simliklarni stressga chidamliligining asosiy biokimyoviy ko‘rsatkichlari”. Monografiya //«TIBBIYOT NASHRIYOTI MATBAA UYI» MCHJ Toshkent - 2024 -135 bet.

Muallif:

Muxamedova S.N. -Toshkent Pediatriya Tibbiyot instituti Tibbiy va biologik kimyo, tibbiyologiya, umumiy genetikakafedrası assistenti, PhD.

Taqrizchilar:

Yuldashev N.M. -Toshkent Pediatriya Tibbiyot instituti Tibbiy va biologik kimyo, tibbiy biologiya, umumiy genetika kafedrası mudiri, professor

Yakubov I.T. -O‘zbekiston Milliy Universiteti Biologiya fakulteti Genetika kafedrası dotsenti, b.f.n.

Monografiya Toshkent Pediatriya Tibbiyot instituti Muammoli Xay’ati yig‘ilishida ko‘rib chiqildi va tasdiqlandi, bayonnoma №6, 23.05.2024 y.

Monografiya Toshkent Pediatriya Tibbiyot instituti Kengashida ko‘rib chiqildi va tasdiqlandi, bayonnoma №12, 01.06.2024 y.

ToshPTI Kengashi ilmiy kotibi - Akramova X.A.

Mazkur monografiyada mahalliy va introduksiya qilingan ko‘p yillik o‘simliklarning bargida oksidlovchi stressning rivojlanish dinamikasi va bu jarayonga serqatnov avtomagistral yo‘li shaklidagi antropogen omilning ta’siri aniqlangan. Shahar semiarid zonasidagi ko‘p yillik o‘simliklar barglarida antioksidant fermentlar (superoksiddismutaza va katalaza) ning mavsumiy faolligi o‘rganilgan va katalazaning boshlang‘ich faolligi o‘simlik turiga bog‘liq emasligi, magistral sharoitda turga qarab o‘zgarishi aniqlangan, bunda, antioksidant tizim fermentlarining mavsumiy faolligini qiyoslash, atrof-muhit omillariga moslashish jarayonida katalaza faolligining superoksiddismutaza faolligiga evolyutsion tarzda aniqlangan teskari proporsional bog‘liqligi introduksiya jarayonining turi va davomiyligiga qarab o‘zgarishi isbotlangan.

Olingan natijalar shuni ko‘rsatdiki, ko‘p yillik o‘simlik turlarida stress omillari ta’sirida antioksidant tizimning himoya ta’sirini amalga oshishi bir nechta yoki ko‘plab antioksidant reaksiyalarni faollashtirishi o‘simlik hujayralarida antioksidant tizimning alohida komponentlarining o‘zaro bog‘liqligini aniqlash uchun asos bo‘lgan. Katta shaharlar va sanoat markazlari uchun xos bo‘lgan murakkab ekologik vaziyatda shahar yashil maydonlarining holatini va o‘simliklarning moslashuv mexanizmlarini har tomonlama tadqiq qilish asosida turli stresslarga eng chidamli o‘simliklarning afzal turlarini tanlash va ko‘paytirish mumkin. ***Tadqiqotlar O‘zbekiston Milliy universiteti, Biokimyo kafedrası professori b.f.d. Abdullayeva Muborak Maxmusovna va Ilg‘or texnologiyalar markazi katta ilmiy xodimi b.f.n. Levitskaya Yuliya Vladimirovna rahbarliklari ostida olib borilgan.***

Ushbu monografiya OTMning bakalavr talabalari, magistr talabalari, stajyor – tadqiqotchi va doktorantlar foydalanishi mumkin.

ISBN: 978-9910-02-376-7

© **MUXAMEDOVA S.N.**

©«TIBBIYOT NASHRIYOTI MATBAA UYI»MCHJ, 2024.

SHARTLI BELGILAR VA ATAMALAR RO‘YXATI

KFSh – Kislorodning faol shakli

LPO – Lipidlarning perikisli oksidlanishi

DNK – Dezoksiribonuklein kislota

SOD – Superoksiddismutaza

AOT – Antioksidant tizim

MDA – Malondialdegid

UXSK – Uchxlorsirka kislota

PAG – Γ -glutamin kislota yarimaldegidi

P5K – Δ^1 -pirrolin-5-karbon kislota

GK – Glutamatkinaza

GFR – Glutamilfosfatreduktaza

P5KS – Δ^1 -pirrolin-5-karboksilatsintaza

P5KR – Δ^1 -pirrolin-5-karboksilatreduktaza

OAT – Ornitin- δ -aminotransferaza

PDG – Prolindegidrogenaza

PKDG – Δ^1 -pirrolin-5-karboksilatdegidrogenaza

KIRISH

Bugungi kunda dunyo miqyosida ishlab chiqarishning sezilarli rivojlanish sur'atlari, avtotransport vositalari sonining ko'payishi va insonning atrof-muhitga bo'lgan ta'sirining tobora ortib borishi havoning sezilarli darajada ifloslanishiga sabab bo'lmoqda. Ayniqsa, urbanizatsiya darajasining ortib borishi atrof-muhitga, fauna va flora olamiga salbiy ta'sir ko'rsatmoqda. Shunga ko'ra, shahar muhitini barqarorlashtirish va optimallashtirishda yashil o'simliklardan foydalanish, shuningdek, qattiq kontinental iqlimga chidamli o'simliklarni tanlash muhim ahamiyat kasb etadi.

Jahonda katta shaharlar va sanoatlashgan markazlarga xos bo'lgan murakkab ekologik vaziyat sharoitida shahar yashil maydonlarining holatini aniqlash hamda atrof-muhitning tobora ortib borayotgan ifloslanishi sharoitida o'simliklarni moslashish mexanizmlarini joriy etish sohasida ham ilmiy izlanishlar olib borilmoqda. Bu borada jumladan, atmosferaning gaz tarkibini monitoring qilish va qulay mikroiqlimni yaratishga, turli stress ta'sirlarga chidamli o'simlik turlarini aniqlashga katta e'tibor qaratilmoqda.

Respublikamizda atrof-muhitni muhofaza qilish, tabiatdan oqilona foydalanish va inson faoliyatining tabiatga salbiy ta'sirini oldini olishga katta e'tibor berilmoqda. Shahar sharoitida ko'kalamzorlashtirish ishlarini jadallashtirish, daraxtlar muhofazasini yanada samarali tashkil etishga qaratilgan chora-tadbirlar ishlab chiqilgan. Bu borada 2022-2026 yillarga mo'ljallangan Yangi O'zbekistonning taraqqiyot strategiyasining yettita ustuvor yo'nalishiga muvofiq «...ekologiya va atrof muhitni muhofaza qilish, shahar va tumanlarda ekologik ahvolni yaxshilash, "Yashil makon" umummilliy loyihasini amalga oshirish» vazifalari belgilab berilgan¹. Ushbu vazifalardan

¹ O'zbekiston Respublikasi Prezidentining 2022-yil 28-yanvardagi PF-60- son «2022-2026 yillarga mo'ljallangan Yangi O'zbekistonning taraqqiyot strategiyasi to'g'risida»gi Farmoni.

kelib chiqqan holda, jumladan, respublikamizning markaziy hududlarida stressga chidamli o'simlik turlarini aniqlash, o'simliklarda boradigan biokimyoviy jarayonlarni tahlil qilish va moslashish mexanizmlarini aniqlash muhim ilmiy-amaliy ahamiyat kasb etadi.

Dunyo miqyosida yirik shaharlar uchun xos bo'lgan keskin iqlim sharoitlari va qo'shimcha stresslarga o'simliklarning adaptatsion mexanizmlarini aniqlashga oid tadqiqotlar olib borilmoqda. O'simliklarning toksik moddalar ta'siriga chidamliligi ko'p jihatdan antioksidant tizimning samaradorligiga bog'liqligi (Zeng et al., 2017) va turli stress sharoitlarda o'simlik hujayrasida hosil bo'lgan kislorodning faol shakllari o'simliklarning o'sish va rivojlanish, fotosintez, nafas olish, signalizatsiya jarayonlarida ishtirok etishi aniqlangan (Demidchik et al., 2018). Shuningdek, superoksiddismutaza (SOD), katalaza, glutation peroksidaza kabi antioksidant fermentlarning faollashishi stress ta'sirini kamaytirishi keltirilgan (Hasanuzzaman et al., 2020).

MDH davlatlarida Petuxov (2019) tadqiqotlarida antioksidant fermentlar faolligining pasayishi ferment tuzilishi va biosintezining buzilishi natijasida yuzaga kelishi, bundan tashqari, lipidlarni perikisli oksidlanishini keltirib chiqaradigan og'ir metallar va boshqa ifloslantiruvchi moddalar ferment tuzilishiga bilvosita zarar yetkazishi aniqlangan. Shuningdek, o'simlik hujayrasida antioksidant tizim holatiga turli omillarning ta'siri Simonova (2016) tomonidan o'rganilgan bo'lsa, Колупаев (2014) boshchiligidagi ilmiy guruh esa prolinning turli tabiiy sharoit va stresslarga moslashishdagi rolini o'rganish bilan shug'ullanib kelgan.

O'zbekiston shaharlarida manzarali daraxtlarning biologik va ekologik ko'rsatkichlarini tahlil qilish bo'yicha ilmiy asoslangan dastlabki tadqiqotlar bundan 15 yil avval boshlangan va Akinshina, Levitskayalar ishlarida o'z ifodasini topgan. Ushbu tadqiqot ishlaridan olingan natijalar va yutuqlarga

qaramasdan, atrof-muhit ekologiyasining keskin o'zgarishi, avtomashinalar sonining ko'payishi, shahar aholisining ko'payishi shahar sharoitida o'simliklarni antioksidant holatini baholash, biokimyoviy va biofizik jarayonlar mexanizmlarini tahlil qilish va amaliyotga tadbiq etish muhim ilmiy-amaliy ahamiyat kasb etadi.

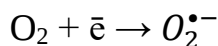
I - BOB. O‘SIMLIKLARDA OKSIDLOVCHI STRESSGA MOSLASHISH MEXANIZMLARI

1.1-§. Oksidlovchi stress mexanizmi

Bizning sayyoramizda birinchi tirik organizmlar anaerob bo‘lgan, Yer atmosferasida erkin kislorod bo‘lmagan. U keyinroq, birinchi ekologik katastrofga (falokatga) olib kelgan fototroflar faoliyati natijasida paydo bo‘ldi, natijada, mavjud formalar muhitda oksidlovchi kislorodning paydo bo‘lishiga moslashishga majbur bo‘ldilar. Molekulyar kislorodning tirik shakli nafas olish zanjirida mitoxondriyada elektronning oxirigi qabul qiluvchisi (aktseptori) hisoblanadi va suvgacha qaytariladi:



Stress sharoitlarda kislorod to‘liq qaytarilmaydi va superoksidga o‘xshagan kislorodning faol shakli (KFSH) paydo bo‘lishiga olib keladi. Bu kislorodning bir elektronga kamayishi natijasida yuzaga keladigan reaktiv radikal anion hisoblanadi:



Superoksid radikal ayniqsa membrana strukturasi uchun xavfli. Molekulyar kislorod uchun membrana to‘siq bo‘la olmaydi. Zaryadga ega bo‘lgan superoksid radikal suv molekulalari bilan o‘ralgan, shuning uchun u gidrofob membrana to‘sig‘ini yengib o‘ta olmaydi. Bundan tashqari, superoksid radikal uzoq yashaydi va boshqa kislorodning faol shakllarining manbai bo‘lishi mumkin [1; 109–110-b.].

Organizmida superoksid hosil bo‘lishining bir necha sabablari mavjud. Odatda, nafas olish zanjirida molekulyar kislorod sitoxromoksidaza yordamida 4 ta elektronni qabul qilish orqali suvgacha qaytariladi. Elektronlar bilan uzatuvchilar orasidagi uzilish superoksidlarni hosil bo‘lishiga olib keladi. Superoksidlar hosil bo‘lishining yana bir sababi elektron transport zanjirini blokirovka qiluvchi mitoxondriya mutatsiyalaridir. Bu mutatsiyalar xavfli

bo‘lib, DNK reparatsiyasi sistemasini yo‘qolishiga olib keladi. Ionlashtiruvchi radiatsiya va boshqa faktorlar ham superoksid radikallarini hosil bo‘lishiga olib keladi.

Superoksid radikalga bitta elektron va ikkita proton birikishi mumkin, natijada vodorod peroksid (H_2O_2) hosil bo‘ladi. Vodorod peroksid barqaror va o‘rtacha kuchli oksidlovchi hisoblanadi, lipid qo‘sh qavatida eriydi, shuning uchun membrana orqali oson o‘tadi. Vodorod peroksidning bitta elektronini qaytarilishi juda kuchli oksidlovchi bo‘lgan – gidroksil radikalini ($OH^\bullet$) hosil bo‘lishiga olib keladi. Gidroksil radikali hujayra ichida ko‘chish qobiliyatiga ega emas, shunga qaramasdan u darhol biomolekulalar bilan reaksiyaga kirishadi. Demak, vodorod peroksid zaxarli bo‘lgan KFSH ini hosil bo‘lishida qatnashadi.

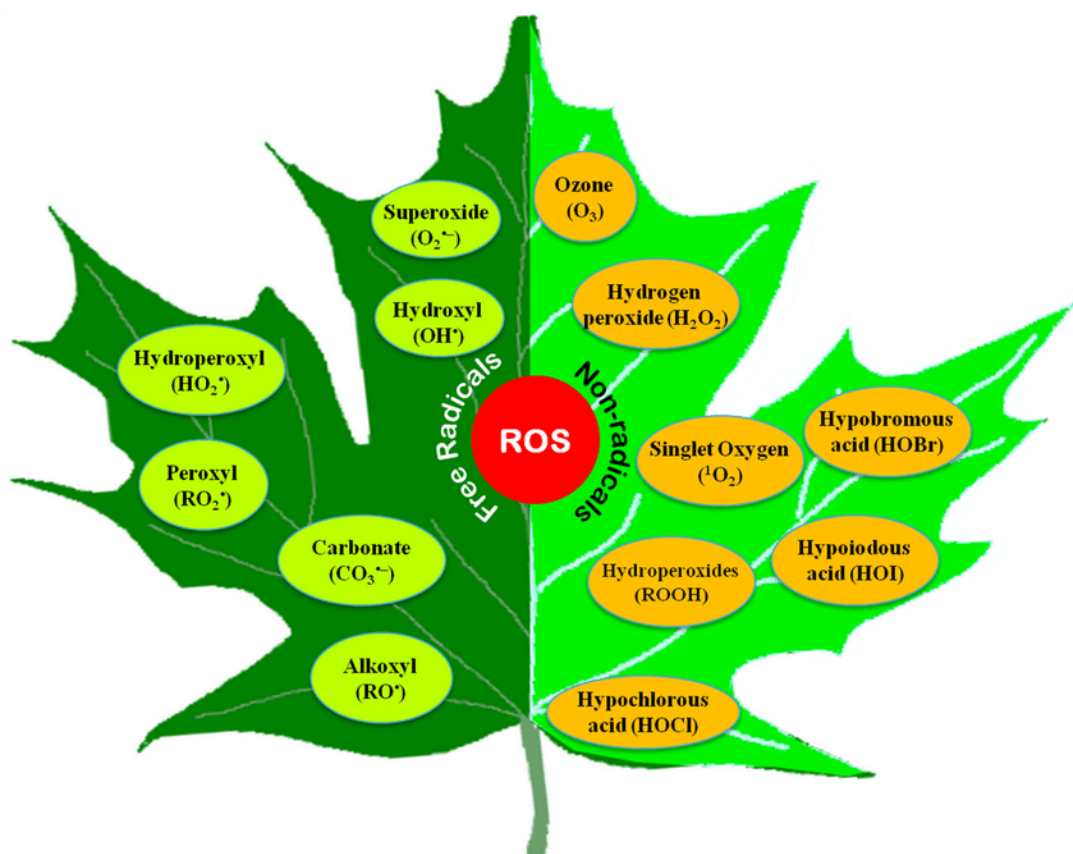
Singlet kislorod ham (1O_2) KFSH bo‘lib, o‘simliklarning yorug‘lik reaksiyalarida hosil bo‘ladi. Pigment kvant nurini yutib, singlet yoki qo‘zg‘algan triplet holatiga o‘tadi. Pigment O_2 ni qo‘zg‘atib, unga energiya beradi va natijada kimyoviy faol singlet molekulyar kislorod hosil bo‘ladi [2; 7–8-b.]. Shunday qilib, KFSH erkin radikallar ($O_2^{\bullet-}$ va $OH^\bullet$) va erkin radikal bo‘lmagan birikmalarni (1O_2 , H_2O_2) o‘z ichiga oladi (1.1-rasmga qarang).

KFSH organik moddalar bilan o‘zaro ta’sirlashganda, (asosan $OH^\bullet$) DNK, oqsillar va lipidlarning gidroperoksidlarini hosil qiladi. Metabolizm yo‘lida gidroperoksidlar spirtlarga, aldegidlarga, epoksidlarga va boshqa oksidlovchi birikmalarga o‘tadi. Gidroperoksidlarning hosil bo‘lishi perikisli oksidlanish deb ataladi. Masalan, lipidlarda LPO sodir bo‘ladi.

Normal sharoitda KFSH ning hosil bo‘lishi va LPO jarayonlari odatiy metabolik jarayonlar hisoblanadi. KFSH hujayralarning turli strukturalarida hosil bo‘ladi. Hayvonlarda KFSH ning asosiy manbayi – mitoxondriya, o‘simliklarda esa mitoxondriya, xloroplast va peroksisomalar hisoblanadi. KFSH hayvon va o‘simlik hujayralarida molekulyar kislorod ishtirok etuvchi

reaksiyalar va jarayonlarda (fotosintez, nafas olish, ko'pgina biokimyoviy reaksiyalar) doimo hosil bo'ladi.

KFSh ning to'qimalardagi miqdori: $\text{H}_2\text{O}_2 - 10^{-8}$ mol/l, $\text{O}_2^{\bullet-}$ va $\text{OH}^{\bullet} - 10^{-11}$ mol/l ni tashkil qiladi [1; 102-b.], lekin, stress sharoitlarda KFSh, peroksidlar va ular mahsulotlarining nihoyatda ko'p to'planishi patologik oqibatlarni yuzaga keltiradi. Shu bilan birga, oksidlovchi stress sababli KFSh ning hosil bo'lishi va antioksidantlar tomonidan erkin radikallarni neytrallash o'rtasidagi muvozanat holati buziladi, natijada lipidlar, nuklein kislotalar, metabolitlar va oqsillar kabi hujayra tarkibiy qismlariga zarar yetadi, bu esa oxir-oqibat o'simlik hujayralarining o'limiga olib keladi [4; 63–64-b., 5; 815–816-b.].

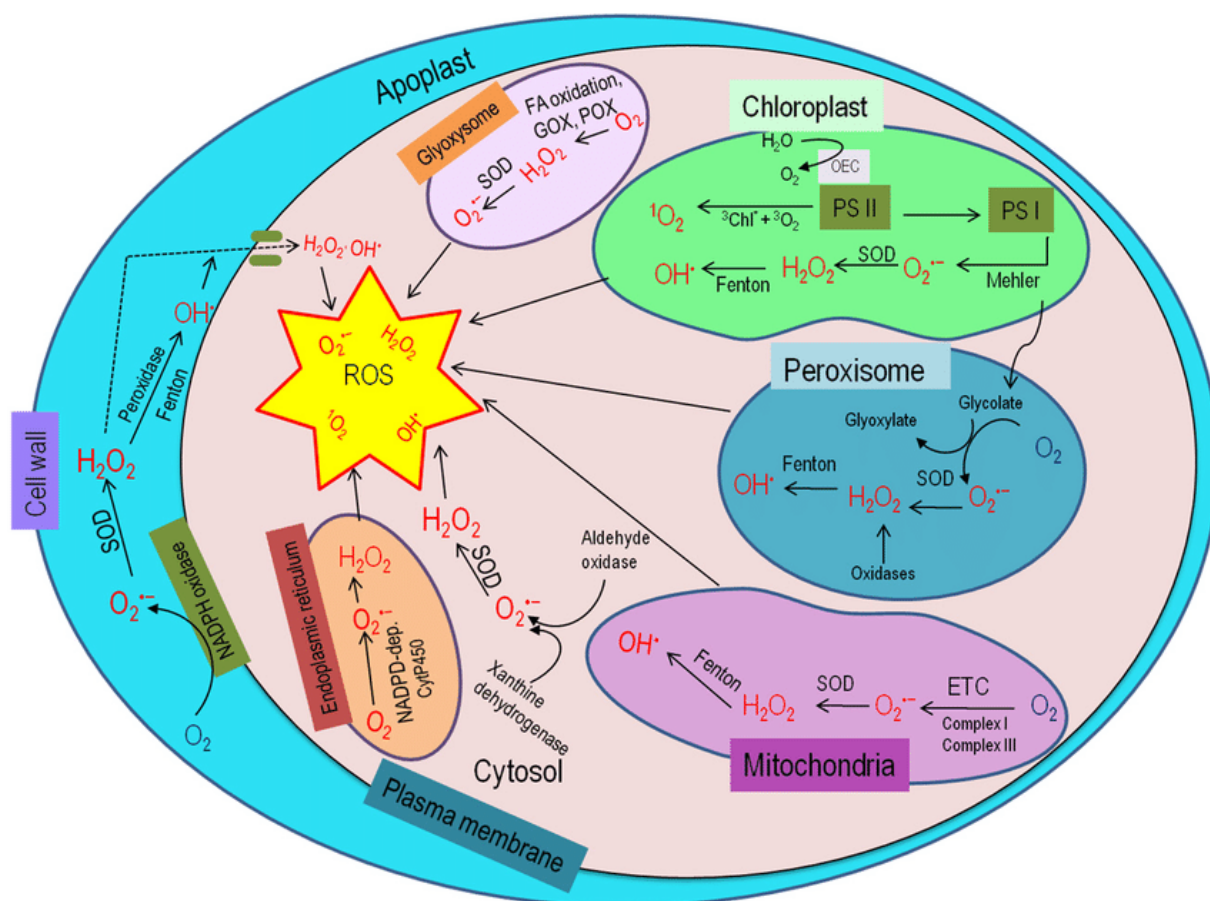


1.1-rasm. O'simliklardagi kislorod faol shakllarining turlari [3; 3-b.]

Atrof-muhitning turli omillari, masalan, sho'rlanish, qurg'oqchilik, og'ir metallar, ekstremal harorat, ultrabinafsha nurlar, pestitsidlar va patogenlar tomonidan infeksiyaga ta'sir qilish o'simliklarda oksidlovchi stressga olib keladi va bu o'z navbatida KFSh hosil bo'lishi orqali biologik jarayonlarga

ta'sir qiladi [6; 212–213-b., 7; 129–131-b.]. Turli omillar ta'sirida KFSH ning hujayrada joylashishi 1.2-rasmda keltirilgan.

Turli xil tabiatdagi abiotik stresslar KFSH ni hujayra bo'limlarida hosil bo'lishiga olib keladi. Hujayra ichidagi KFSH darajasining oshishi antioksidant himoyani kuchayishini va tegishli genlar transkripsiyasini ta'minlaydigan signal yo'llarini faollashtiradi [8; 48-b.]. Ushbu jarayonning mexanizmlarini o'rganish organizmlarni, xususan, qishloq xo'jaligi o'simliklarini salbiy stress ta'siridan himoya qilishning yangi usullarini ishlab chiqish imkonini beradi. Adabiyotlarda, mitoxondriyadagi superoksid radikallarining intensivligi va ularning hayot davomiyligi o'rtasida teskari aloqa borligi aniqlangan [2; 9-b.].



1.2-rasm. O'simlik hujayralarida kislorodning faol shakllarining hosil bo'lishining lokalizatsiyasi va jarayonlari [3; 4-b.]

O'simliklar organizmning fiziologik holatining keskin o'zgarishi bilan yuzaga keladigan oksidlovchi buzilishlarga yetarlicha chidamli bo'ladi. Bu

esa, oʻsimlik hujayralarida kislorod radikallari va singlet kisloroddan himoya qilish qobiliyatiga ega boʻlgan antioksidant tizim mavjudligini koʻrsatadi. Ular immun tizimiga ega boʻlgan hayvonlarnikidan turlicha boʻladi. Oʻsimliklarning ogʻir ekologik sharoitlarga chidamliligini oshirish uchun oksidlovchi stress va antioksidant tizimlar mexanizmini aniq tushunish juda muhimdir. Shunday qilib, bu sohada yangi bilim va ilmiy yutuqlarni tizimlashtirish zarur. Atrof-muhitga texnogen taʼsir natijasida oksidlovchi stressni keltirib chiqaradigan omillar doimiy ravishda ortib borayotganini ham taʼkidlash kerak. Shu bois qishloq xoʻjaligini zamonaviy agroiqtisodiy sharoitda rivojlantirish uchun ekologik toza texnologiyalarni joriy etish istiqbolli va yuksak darajada dolzarb hisoblanadi. Ushbu vaziyatdan chiqish yoʻli ekologik toza komponentlar va texnologiyalardan foydalangan holda oʻsimliklarning noqulay sharoitga chidamliligini oshirish usullarini yaratish hisoblanadi.

Organizmning antioksidant tizimlarining nafaol holatda boʻlishi KFSH ning hosil boʻlishi va ularni zararsizlantirish oʻrtasidagi nomutanosiblikni keltirib chiqaradi. Erkin radikallar juftlashmagan elektronlarga ega boʻlgan yuqori reaktiv molekulalardir. Bunday molekulalar kisloroddan tashqari azot va oltingugurt atomlarini ham hosil qiladi [9; 511–512-b.].

Oksidlovchi stress bir qator salbiy taʼsirlarga olib keladi, ular orasida hujayra tuzilmalaridagi oʻzgarishlar, sitozolik va mitoxondrial fermentlar faoliyatining buzilishi, antioksidant himoya tizimlarining kamayishi, metabolitlar tarkibidagi oʻzgarishlar va boshqa baʼzi oʻzgarishlar keng tarqalgan. KFSH ning bunday halokatli taʼsirining oqibatlari hujayra membranasining lipidlari va fosfolipidlarining perikisli oksidlanishi, oqsillarning oksidlovchi shikastlanishi (masalan, tirozin, sistein va serin qoldiqlari), fermentlarning Fe markazlari, peptid zanjirlarining parchalanishi (oqsillarning proteazalar taʼsiriga sezgirliги koʻpayadi), hujayra va

mitoxondrial DNKning shikastlanishi, glutation va NADFH₂ ning oksidlanishi tufayli hujayra antioksidantlarining faolligining pasayishini o'z ichiga oladi. Kislorodning faol hosilalari nuklein kislotalar bilan o'zaro ta'sirlashishi natijasida azot asoslari, dezoksiriboza va ribozaga zarar yetkazadi [10; 232–234-b.].

Shunday qilib, hujayradagi KFSH darajasining asosiy regulyatori kislorod tarkibidir. Kislorod radikallari membrana tarkibiga kiruvchi lipidlarining bir qismi bo'lgan to'yinmagan yog' kislotalari bilan o'zaro ta'sirlashganda, LPO jarayoni boshlanadi. Bunday holda, kislorod radikali yog' kislota molekulasidan vodorod atomini oladi, shundan so'ng yangi peroksid radikali hosil bo'ladi, yog' kislota radikali boshqa organik kislota bilan o'zaro ta'sirlashib, ikkita yangi radikalga bo'linadi, ularning har biri yangi radikal oksidlanish ketma-ketligini ishga tushiradi. Ya'ni oksidlovchi shikastlanishning amplifikatsiyasi sodir bo'ladi, reaksiya zanjirli xarakterga ega va hujayra lipidlarining sezilarli miqdoriga ta'sir qilishi mumkin [11; 796–798-b.].

Hujayralardagi KFSH ning asosiy manbayi plastida va mitoxondriyalarning nafas olish zanjirlaridir. Bu nafas olish zanjirida ferment komplekslaridan elektronlarning "oqishi" sodir bo'lishi bilan izohlanadi, buning natijasida kiruvchi kislorodning bir qismi faol shaklga o'tadi, KFSH ning bir qismi esa makromolekulalarning oksidlovchi modifikatsiyasiga o'tadi [12; 13–14-b.].

Hujayra himoya tizimlarining asosiy antioksidant fermentlariga SOD, katalaza va peroksidazalar kiradi. Glutation va tioredoksin hujayrada oksidlanish-qaytarilish buferini ta'minlovchi moddalardir. Glutation peroksidni glutation peroksidaza bilan neytrallashtirish orqali hujayraning redoks holatini saqlaydi, so'ngra NADFH⁺ yordamida glutation reduktaza ta'sirida oksidlangan glutationni glutationga qaytaradi [13; 13–14-b.].

Oʻsimliklarda oksidlovchi stressni keltirib chiqaradigan omillarning turli tasniflari maʼlum. Ular fizik (yuqori va past harorat, namlik, radiatsiya, mexanik taʼsirlar), kimyoviy (tuzlar, ogʻir metallar, pestitsidlar) va biologik (patogenlar: viruslar, zamburugʻlar, bakteriyalar) turlarga boʻlinadi.

Tuproqdagi ogʻir metallarning koʻpligi oʻsimliklar uchun umumiy stress omili hisoblanadi. Ogʻir metallar oʻsimliklarning oʻsishi va rivojlanishining buzilishiga, hujayralardagi membrana lipidlarining, oqsillarning va nuklein kislotalarning zararlanishiga sabab boʻladi, natijada oksidlovchi stressni keltirib chiqaruvchi KFSH ning koʻpayishiga olib keladi. Bunday oʻzgarishlar oʻsimlik organizmidagi himoya tizimlarining faolligini kuchaytiradi [7; 129–131-b.]. Metallar oʻsimlik toʻqimalariga ildiz tizimi orqali kiradi. Ogʻir metallar bilan zararlanish juda xavfli boʻlib, bunday ifloslanishga qarshi javob sifatida oʻsimliklarda - barglarning burishishi, ildizlarning rivojlanmaganligi, tomirlarning qizarishi, fotosintez jarayonlari tormozlanishi (antotsian va boshqa pigmentlarning hosil boʻlishi kamayadi), transpiratsiya, CO₂ fiksatsiyasi, membrana oʻtkazuvchanligi oʻzgarishi kuzatiladi. Oʻsimliklardagi metall ionlarining toʻplanishi bilan hujayralardagi KFSH miqdorining oshishi tasdiqlangan bogʻliqlikka ega [4; 63–64-b.].

Oksidlovchi stressni keltirib chiqaradigan yana bir keng tarqalgan holat - bu tuproq shoʻrlanishi. Adabiyotlardagi maʼlumotlarga koʻra, tuproq shoʻrlanishi barg ekstraktlarining oksidlanish-qaytarilish faolligining oshishiga sabab boʻladi. Bu omilning taʼsiri koʻpgina tadqiqotchilar tomonidan oʻrganilgan [11; 796–797-b.]. Tuproqdagi anionlarning tarkibiga koʻra shoʻrlanishning quyidagi turlari ajratiladi: xlorid, sulfat, xlorid-sulfat va karbonat. Natriy karbonatning ortiqcha miqdori tufayli yuzaga keladigan shoʻrlanish oʻsimliklar uchun eng xavfli hisoblanadi, chunki tuproqda suv borligida bu tuz qisman gidrolizga uchraydi va zaif ishqoriy muhitni hosil qiladi, bu oʻsimliklar uchun qoʻshimcha stress omilidir [14; 55–56-b., 15; 286–

288-b.].

Adabiyotlarda salbiy haroratning o'simliklarga ta'sirini o'rganishda, hujayradan tashqarida muz hosil bo'lishidan kelib chiqqan suvsizlanish tufayli KFSH ko'payishi biomakromolekulalar va membrana komplekslari funksiyalarining buzilishiga sabab bo'lishi qayd etilgan [5; 815–816-b.].

O'simliklarda oksidlovchi stressga sabab bo'luvchi omillardan yana biri – qurg'oqchilikdir. Qurg'oqchilik stressi barg og'izchalarining yopilishiga olib keladi va CO₂ fiksatsiyasini kamaytiradi. Bu stress yorug'likni ushlash va undan foydalanish o'rtasidagi nomutanosiblikni keltirib chiqaradi, natijada, fotosintez tezligi kamayadi. Qurg'oqchilik davrida xloroplastlarning fotokimyosi o'zgaradi, elektronlarning chiqishi va qabul qilinishi o'rtasidagi nomutanosiblik fototizimlardagi ortiqcha energiya hisobiga KFSH hosil bo'lishini oshishiga olib keladi. Aslida CO₂ fiksatsiyasi uchun yutilgan yorug'lik KFSH hosil qiladi [3; 7-b.].

O'simliklar uchun asosiy energiya manbayi yorug'likdir. Shunga qaramay yuqori yorug'lik fototizim II dagi elektron tashish zanjirini buzadi, bu ¹O₂ ishlab chiqarilishiga olib keladi. Bundan tashqari fototizim I da elektronni O₂ ga o'tkazishda Meler reaksiyasi orqali (yoki fototizim II da QA dan QB gacha bo'lgan yo'lda) O₂^{•-} hosil bo'lishi mumkin [16; 35–36-b.].

1.1.1-§. O'simliklardagi faol radikallarning biologik roli

O'simlik hujayralarida KFSH normal metabolik jarayonlarda hosil bo'lib, mitoxondriya va xloroplastlardagi elektron tashish zanjirining zaruriy qismini tashkil qiladi. Turli xil abiotik va biotik stress omillari ta'sirida KFSH konsentratsiyasi keskin ortadi [17; 351–352-b.].

Uzoq vaqt davomida KFSH hujayralarda asosan salbiy rol o'ynaydi, deb hisoblanilgan. Biroq so'nggi yillarda o'tkazilgan ko'plab tadqiqot natijalari o'simlik organizmlari ontogenezida KFSH ning muhim fiziologik ahamiyatini ko'rsatadi [18; 163–164-b.]. KFSH o'sish va rivojlanish jarayonlarini nazorat

qilishda, organizmning ekologik stress omillariga javob berishda ishtirok etadi [19; 103–104-b., 20; 346–347-b.]. KFSH turiga yoki uning hosil bo'lgan joyiga qarab turli xil biokimyoviy, fiziologik va molekulyar reaksiyalar paydo bo'lishi ko'rsatilgan. KFSH tomonidan qo'zg'atilgan jarayonlarning o'ziga xosligini baholash uchun transkriptlar ekspressiyasi bo'yicha ma'lumotlardan foydalanilgan [21; 436–437-b.].

Shu bilan birga, vodorod peroksid o'simliklarning infeksiyaga qarshi reaksiyalarini qo'zg'atishda ishtirok etishi ham taxmin qilinadi [22; 160–161-b.]. KFSH o'simliklarning o'sishi va rivojlanishining muhim regulyatorlari hisoblanadi [23; 341–342-b.]. Vodorod peroksid urug'larning unib chiqishiga yordam beradi [24; 81-b.] va o'simliklarning o'sishiga bevosita ogohlantiruvchi ta'sir ko'rsatadi [25; 351–352-b.]. O'simlik ildiz tizimining o'sishiga yordam beradigan hujayra devorining bo'shashishi NADFH-oksidazasi tomonidan hosil bo'lgan KFSH darajasining ortishi orqali amalga oshadi [26; 3114–3115-b.].

Turli xil stress omillari ta'sirida KFSH ikkilamchi messenjer sifatida ta'sir qiladi [27; 459–460-b., 20; 346–347-b.]. Hujayralarning oksidlanish-qaytarilish potensialini tartibga soluvchi ma'lum birikmalar (masalan, glutation) ishtirokida KFSH oksidlanish-qaytarilishga sezgir oqsillarni oksidlanish jarayonini amalga oshirish qobiliyati aniqlangan. Shu bilan birga, KFSH oqsil molekulalarining konformatsiyasiga, hamda ularning funksional faolligiga ta'sir qiladi [28; 680–681-b.]. Turli xildagi KFSH o'simlik hujayralarida signal vazifasini bajaradi [17; 351–352-b.]. Masalan, vodorod peroksid kinaz reaksiyasini qo'zg'atadigan kaskad tizimini faollashtiradi [29; 53–54-b.].

Ikkinchi signal molekulasida gidroperoksil radikali – $\text{HO}^2\cdot$ bo'lib, nukleotidlar transkripsiyasini tartibga solish orqali plastidlar va mitoxondriyalarning faoliyatini muvofiqlashtiradi [30; 355–356-b.]. KFSH

o‘simlik gormoni tomonidan qo‘zg‘atilgan fiziologik hujayra reaksiyasi paytida signalizatsiya molekulalari sifatida ham harakat qilishi ko‘rsatilgan [31; 66-b.]. Boshqa tomondan, KFSH yuqori reaktiv bo‘lib, turli hujayra strukturalarini buzish xususiyatiga ega. KFSH turli xil hujayra komponentlari yoki metabolitlari bilan reaksiyaga kirishadi [32; 7–8-b.]. Mitoxondriyaning ichki membranasida joylashgan superoksid radikal anioni DNK molekulalarining shikastlanishida ishtirok etadi. Reaktiv gidroksil radikallari nuklein kislotalarning oksidlanish jarayoniga sabab bo‘ladi, bu birikmalarning modifikatsiyasiga, zanjir uzilishiga va xromosomalarning shikastlanishiga olib keladi. KFSH va lipid gidroperoksidlarning yuqori konsentratsiyasi ham DNK sintezi va hujayra bo‘linish jarayonlarini ingibirlashi, bu esa o‘z navbatida apoptozni faollashtiradi [33; 1612–1613-b.].

O‘simlik hujayrasida KFSH funksiyalari. KFSH o‘sinh, rivojlanish, fotosintez va nafas olish, dasturlashtirilgan hujayra o‘limi, signalizatsiya jarayonlarida va stress omillariga o‘simliklarning javob reaksiyalarida ishtirok etadi [34; 433–434-b., 35; 11–12-b., 36; 1–2-b.]. Shu bilan birga, radikallar (O_2^- , $HO^2\cdot$, $OH\cdot$) va 1O_2 cheklangan umrga ega bo‘lgani va amalda hujayraning boshqa qismlariga o‘tmaganligi sababli ularning roli hozircha kam o‘rganilgan. O_2^- va $OH\cdot$ ning o‘sinh jarayonlarida va o‘simliklarni patogenlardan himoya qilishda ishtirok etishi ko‘rsatilgan [37; 269–270-b., 38; 3–4-b.]. 1O_2 qarish induksiyasida, $OH\cdot$ meva pishishi davrida hujayra devorlarining yumshashida ishtirok etadi [39; 534–535-b.].

Vodorod peroksid boshqa KFSH ga qaraganda uzoq umrga ega, yuqori bo‘lmagan faollik va membranalardan o‘tish qobiliyatiga ega bo‘lib, hujayra signalizatsiyasida ishtirok etish uchun katta potensialga ega [40; 21–22-b.]. Shu ningdek, mexanik sezgir kalsiy kanallarining holatini tartibga soladi, NADPH oksidaza signalizatsiya tizimida ikkilamchi messenjer bo‘lib, MAP-kinaza signalizatsiya kaskadining kinaza izoformalaridan birini faollashtiradi

[36; 2–3-b.]. Vodorod peroksid hujayra differensiatsiyasi va o‘shish jarayonlarini boshqarishda [38; 3–4-b.], urug‘larning unib chiqishi [41; 351–352-b.], og‘izchaning yopilishida [42; 414–415-b.], barglarning qarish jarayonlarida ishtirok etadi [8; 98-b.]. Shu bilan birga, H_2O_2 antioksidant ferment faolligini boshqarishda va ularning genlarini ekspressiyasida ishtirok etadi [37; 269–270-b.].

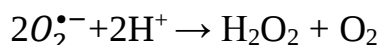
Vodorod peroksid o‘simliklarning fitoaleksinlarni sintez qilish va lignifikatsiya jarayonlariga bog‘liq patogenlarga qarshi javob reaksiyalarda ishtirok etadi [43; 127-b.]. Bundan tashqari, vodorod peroksid patogen indutsirlovchi oqsillarning (PR–pathogenesis related proteins) gen ekspressiyasini oshiradi [42; 415–416-b.]. Noqulay atrof-muhit omillarining, shu jumladan, past haroratning ta‘siri ham hujayralardagi vodorod peroksid miqdorining oshishiga olib keladi, bu himoya mexanizmlarini faollashtiradi va o‘simliklarning stressga chidamliligini oshiradi [44; 34–35-b.]. KFSH nukleotidlar orasidagi uglevod ko‘priklariga zarar yetkazuvchi nukleazalarni faollashtirib, DNK va RNK zanjirlarining parchalanishiga olib keladi [35; 11–12-b.]. KFSH tilakoid membranalarining tuzilishini buzadi, xloroplast fermentlari faolligini pasaytiradi, shuningdek, fototizim I va fototizim II ga zarar yetkazish orqali elektron transport zanjiri samaradorligini pasaytiradi. Shunday qilib, KFSH normal sharoitda o‘simlik hujayralarida hosil bo‘ladi va metabolizmida ishtirok etadi. Noqulay omillar, shu jumladan, past haroratlar ta‘sirida pro- va antioksidant muvozanatining buzilishi ularning ortiqcha to‘planishiga, LPO jarayonlarining kuchayishiga, makromolekulalarning shikastlanishiga va hujayra o‘limiga olib keladi [45; 3–4-b.].

1.1.2-§. Antioksidant tizimda fermentlar va quyi molekulyar birikmalarning roli

O‘simliklardagi stress omillarining salbiy ta‘siridan himoya qilish uchun hujayralardagi KFSH tarkibini nazorat qilish imkonini beruvchi antioksidant

tizim mavjud. Antioksidant himoya tizimiga past molekulyar og'irlikdagi antioksidantlar va bir qator fermentlar (SOD, katalaza, peroksidazalar) kiradi [46; 177–178-b.].

SOD antioksidant himoyaning eng muhim elementi bo'lib, bu ferment barcha aerob organizmlarda mavjud. SOD xloroplastlar, mitoxondriyalar va sitozoldagi $O_2^{\bullet-}$ dismutatsiya reaksiyalarini katalizlashi aniqlangan:



O'simliklarda SOD ning faol markazda mis va rux tutuvchi (CuZnSOD), temir tutuvchi (FeSOD), marganes tutuvchi (MnSOD) bir nechta izoformalari uchraydi. SOD izoformalarini elektroforezda ajralishi va ularning vodorod peroksid, hamda, sianidga sezgirliги asosida identifikatsiya qilish mumkin. MnSOD ikkala ingibitorga ham chidamli, CuZnSOD ham vodorod peroksid bilan, ham sianid bilan reaksiyaga kirishadi, FeSOD sianidga chidamli, vodorod peroksidga sezgir hisoblanadi [47; 27–28-b.].

SOD yuzasida manfiy zaryad bo'ladi, lekin faol markazlarga olib keladigan va superoksid anion radikallarining manfiy zarralarini tutib olishga xizmat qiladigan molekula tuzilishidagi musbat zaryadlangan kanallar aniqlangan. Natijada, bunday tanlab olib ushlab olingan $O_2^{\bullet-}$ ionlari dismutatsiya reaksiyalari tezligini sezilarli darajada oshiradi [48; 465–466-b.].

MnSOD va FeSOD CuZnSOD dan farqli ravishda barcha prokariot organizmlarda topilgan, lekin CuZnSOD ko'pgina eukariot hujayralarda mavjud [47; 27–28-b.].

SOD ning turli formalarining lokalizatsiyasi haqidagi ma'lumotlarni taqqoslash shuni ko'rsatadiki, CuZnSOD o'simlik hujayralarida qolgan izoformalarga nisbatan ko'p. U barcha hujayra ichi bo'limlarida – sitozolda, mitoxondriyalarda, peroksisomalarda, shu qatorda apoplastda topilgan. MnSOD mitoxondriya va peroksisomada joylashgan, FeSOD xloroplastlarda va ba'zi dukkakli o'simliklarning tugunagi sitoplazmasida joylashgan [48; 466–467-b.].

CuZnSOD ning sitozol formasi tonoplastda yoki uning yaqinida topilgan bo‘lib, yadro ichida superoksid radikallarining paydo bo‘lishi, yadroda ham CuZnSOD mavjudligini ko‘rsatadi. Yadrodagi SOD (80% gacha) DNK-filamentlar bilan bog‘langan bo‘lib, ularni oksidlovchi shikastlanishlardan himoya qiladi. Bu izoforma sitoplazmatik membrana yaqinida ham topilgan. CuZnSOD xloroplastlarda tilakoid membranalarda va stromada joylashgan. Taxminan 70% CuZnSOD fototizim I kompleksida joylashgan tilakoid membranasining stromal yuzasiga birikkan. Membrana tilakoidlarida fermentning lokal konsentratsiyasi taxminan 1 mM, stromada 20 mkM ni tashkil qiladi. Shunday qilib, SOD ning ko‘pgina miqdori tilakoid membranalarga birikkan bo‘lib, stromaga nisbatan superoksid radikallari mahsulotlari ko‘pligini ko‘rsatadi. O‘simlik hujayralarida FeSOD asosan xloroplastlarda, ham stromada, ham tilakoid membranalarda joylashgan [49; 120–121-b.].

Xloroplastlardan tashqari, ferment fotosintetik bo‘lmagan organellalar va to‘qimalarda, jumladan, *Lycopersicon esculentum* barglari peroksisomalarida [50; 845–846-b.], chinnigullar barglari peroksisomalarida, shuningdek, ba’zi dukkaklilarning, soya va loviya tugunlari sitozolida mavjudligi aniqlangan. Biroq, ferment barcha dukkaklilar tugun sitozolidan topilmagan: beda va no‘xatda xloroplastlarda lokalizatsiya qilinadi [51; 773–774-b.].

SOD faolligini boshqarish masalasi juda muhim. Adabiyot ma’lumotlari shuni ko‘rsatadiki, ferment faolligi turli darajalarda transkripsiya, translyatsiya darajasida va SOD molekulalarining translyatsiyadan keyingi modifikatsiyasi orqali tartibga solinadi [48; 465–466-b.].

Tuproq, suv va havoning og‘ir metallar bilan ifloslanishi biosfera uchun katta xavf tug‘diradi. Tadqiqotlar shuni ko‘rsatdiki, SOD ning og‘ir metallar ta’siriga reaksiyasi har xil bo‘lishi mumkin. Masalan, qo‘rg‘oshin ionlarining

Potamogeton crispus L. barglaridagi antioksidant fermentlar faolligiga ta'siri o'rganildi. O'simliklarga turli konsentratsiyalardagi (0 dan 50 mg/l gacha) qo'rg'oshin nitrat eritmasi bilan ishlov berildi. Tajriba natijasida SOD faolligi va qo'rg'oshin konsentratsiyasi o'rtasida teskari korrelyatsiya aniqlandi [52; 469–470-b.].

Hozirgi vaqtda o'simliklarning sho'rlanishga chidamliligida antioksidant tizimlarning rolini aniqlashga katta e'tibor qaratilmoqda. Tuzli stress ta'sirida bug'doy barglarida SOD faolligi biroz oshishi aniqlandi. Ildizlardagi tuz stressi SOD faolligida sezilarli o'zgarishlarga olib kelmadi. Tuzli stress ostida turli o'simlik turlarining barglarida ferment faolligining oshishi boshqa tadqiqotlarda ham aniqlangan [53; 863–864-b., 54; 516–517-b.].

Katalaza molekulyar og'irligi taxminan 250 kDa bo'lgan tarkibida gem tutuvchi tetramer fermentdir. Katalaza vodorod peroksidning suv va molekulyar kislorodgacha parchalash vazifasini bajaradi.



O'simlik katalazasi monomerlarining molekulyar og'irligi taxminan 55 kDa ni tashkil qiladi [55; 479–480-b.]. U asosan vodorod peroksid ishlab chiqaradigan peroksisomalar va glioksisomalarda lokalizatsiya qilinadi va mitoxondriya hamda xloroplastlarda ham uchrashi mumkin [8; 78-b.]. Katalaza barcha boshqa AOT fermentlaridan oldin kashf etilgan va tavsiflangan, deyarli barcha organizmlarda, hatto anaeroblarda ham mavjud [56; 1527–1529-b.].

Katalaza faolligiga uning asosiy substrati bo'lgan vodorod peroksid konsentratsiyasi ta'sir qiladi [57; 495–496-b.]. Katalaza juda yuqori reaksiya tezligiga ega, lekin vodorod peroksidga nisbatan past yaqinlikka ega va shuning uchun katta miqdordagi substratni talab qiladi. Vodorod peroksidga nisbatan past yaqinlik, hatto uning konsentratsiyasi suprafiziologik bo'lsa ham,

katalaza faolligi va peroksid konsentratsiyasi o'rtasida deyarli har doim chiziqli bog'liqlik mavjudligini anglatadi. Shuning uchun, katalaza uchun Mixaelis konstantasini aniq belgilash juda qiyin [58; 193–194-b.]. Vodorod peroksidning past konsentratsiyasida katalaza faqat etanol, chumoli yoki askorbin kislotalar kabi qo'shimcha vodorod donorlari ishtirokida uning kamayishi katalizatori bo'lishi mumkin.

Katalaza uzoq vaqt davomida o'z faolligini saqlab qolishi mumkin. Ferment oqsili ishlashi uchun qo'shimcha faallashtirish energiyasini talab qilmaydi, shuning uchun katalazaning kinetik parametrlari substratni faol markazga yetkazib berish tezligi bilan belgilanadi [59; 52–53-b.]. Bundan tashqari, katalaza qo'shimcha ekvivalentlarga muhtoj bo'lmasdan, hujayraning oksidlanish-qaytarilish holati o'zgarganda barqaror holatda bo'ladi, shuning uchun u boshqa AOT komponentlariga nisbatan stressga nisbatan ancha chidamli. Fiziologik sharoitda katalaza faolligi peroksidaza faolligidan taxminan 10000 baravar yuqori bo'ladi [60; 192-b.].

O'simliklarda fermentning turli xil izoformlari mavjud. Adabiyotlarda o'simlikdagi katalaza izoformalarini quyidagilarga bo'lish mumkinligi ko'rsatilgan: (1) fotosintetik to'qimalarda mavjud bo'lib, ular fotonafas olish jarayonida vodorod peroksidni parchalaydi; (2) o'tkazuvchi to'qimalarda mavjud va lignifikatsiyada ishtirok etadi; (3) urug'lar va yosh o'simliklarda mavjud bo'lib, ularning faolligi yog' kislotalarining parchalanishida va glioksisomalarda glioksilat siklida ortiqcha miqdorda vodorod peroksidni parchalash bilan bog'liq [61; 4097–4098-b.].

Yuqori intensivlikdagi yorug'likdan kelib chiqqan stress sharoitda katalaza faolligining turlicha bo'lishi stress omilining davomiyligiga, hamda, o'simlik turiga bog'liq bo'ladi. Yuqori intensivlikdagi yorug'lik ta'sirini o'rganilganda tamaki o'simliklaridagi ferment faolligi stress omilining dastlabki bosqichida (1-2 kunlar) nazorat variantiga nisbatan 20% dan ko'proq

pasayganligini ko'rsatdi. Keyin ferment faolligi oshdi va tajribaning 4-kunida u nazorat qiymatidan 13% ga yuqori bo'ldi [62; 510–511-b.].

Peroksidazalar o'zida gem tutuvchi glikoproteinlardir va fenol tabiatli birikmalarni oksidlash bilan birga parallel ravishda vodorod peroksidni neytrallaydi. Peroksidazaning ko'p funksiyaliligi ferment faolligining o'simliklar ontogenez davrida va turli stress omillari ta'sirida o'zgarishida namoyon bo'ladi [63; 255–256-b.]. Bu konformatsion o'zgarishlar, post-translyatsion modifikatsiyalar, ferment sintezining induksiyasi va yangi molekulyar shakllarning paydo bo'lishi bilan bog'liq [64; 749–750-b.]. Bundan tashqari, peroksidaza nafaqat antioksidant himoya fermenti sifatida namoyon bo'ladi, balki, superoksid va gidroksil radikallarini hosil bo'lishida ham ishtirok etadi [39; 534–535-b.]. Peroksidazalar himoya oqsillari PR-9 (patogenez bilan bog'liq oqsillar) sinfiga kiradi [65; 868–869-b.].

Adabiyotlarda peroksidaza fermentining (1) eruvchan (vakuolalar va sitoplazmada joylashgan), (2) ion bog'langan (membranalar va hujayra devorida joylashgan) va (3) kovalent bog'langan (asosan hujayra devorida joylashgan) formalari tasniflanadi. Peroksidazalar asosan apoplastik hujayra devori fermentlari sifatida bog'langan; ammo vakuolyar izoformlari ham mavjud [66; 381–382-b.].

Antioksidant fermentlar bilan bir qatorda fermentativ bo'lmagan birikmalar o'simlik hujayralarida KFSH utilizatsiyasida ishtirok etadi. Ba'zi hollarda ular fermentlarga qaraganda samaraliroqdir, chunki fermentlar turli xil substrat spetsifikligiga ega bo'lib, KFSH ga yaqinligi va hujayra bo'linmalaridagi lokalizatsiyasi bilan farqlanadi [67; 179–180-b.]. Fermentativ bo'lmagan antioksidantlar ikki guruhga bo'linadi: suvda eruvchan (glutation, askorbin kislotasi, fenolli birikmalar) va lipid fazali antioksidantlar (tokoferollar, ubixinonlar, karotinoidlar, K vitamini, retinol). Hujayralarni KFSH dan himoya qilishda asosiy funksiyasi antioksidantlik bo'lmagan boshqa

birikmalar (prolin, shakar, degidrinlar) ham ishtirok etadi.

Askorbin kislota deyarli barcha hujayra bo'linmalarida uchraydigan ko'p funksiyali birikmalar bo'lib, asosiy qismi xloroplastlarda joylashgan [68; 613-b.]. U hujayralarda qaytarilgan, oksidlangan va beqaror monodegidroaskorbat shaklda uchraydi [69; 27–28-b.]. Askorbin kislota hujayraning redoks potentsialini saqlab turishda, hamda, tokoferol va glutationni qaytarishda ishtirok etadi. Askorbat glutation siklida ishtirok etadi va to'g'ridan-to'g'ri KFSH ni utilizatsiya qiladi [70; 222–223-b.]. U hujayra bo'linishini tartibga soladi va fotosintez, nafas olish, o'sish, hamda, suv almashinuvida ishtirok etadi [71; 37–38-b.]. Askorbin kislota signal molekulasi sifatida qabul qilinadi, chunki u hujayra sitoplazmasidagi Ca^{2+} darajasini tartibga solishda ishtirok etadi [69; 27–88-b.]. Xloroplastlarda u ortiqcha qo'zg'alish energiyasini tarqatishda ishtirok etib, violoksantin-depoksidaza uchun kofaktor vazifasini bajaradi [72; 231–232-b.]. Adabiyotlarda mavjud bo'lgan ma'lumotlar shuni ko'rsatadiki, askorbin kislota o'simliklarning past haroratga bo'lgan javob reaksiyalarida ishtirok etadi. Shunday qilib, past haroratda, uning tarkibi arpa [73; 193–194-b.] va bodring [74; 67–68-b.] hujayralarida ko'paygan, ammo minus haroratda bug'doy o'simliklarida askorbin kislota darajasi pasaygan [75; 261-b.].

Glutation – past molekulyar og'irlikdagi chiziqli tripeptid bo'lib, u uchta aminokislota qoldig'idan (glutamin, sistein va glitsin) iborat va ikkita asosiy shaklda mavjud: qaytarilgan (GSH) va oksidlangan (GSSG) [76; 909–910-b.]. U sitozol, endoplazmatik retikulum, vakuolalar, mitoxondriyalar, xloroplastlar, peroksisomalar va apoplastda lokalizatsiya qilinadi, bu yerda hujayra ichidagi oksidlanish-qaytarilish potentsialini saqlashda, oqsil sintezi va qatlamlanishida, hujayra bo'linishida, signalizatsiyada, apoptozda, og'ir metallar va ksenobiotiklar detoksifikatsiyasida ishtirok etadi [34; 433–434-b.]. Past haroratlarda ta'sirida GSH ning to'planishi sovuqqa chidamli ekinlar – arpa

[73; 193–194-b.] va bug‘doy [77; 98–99-b.], shuningdek issiqlikni yaxshi ko‘radigan tamaki o‘simliklarida kuzatilgan [78; 6080–6081-b.]. Bundan tashqari, GSH darajasining oshishi yangi molekulalarning sintezi va uning oksidlangan shaklining kamayishi bilan bog‘liq [73; 193–194-b.].

Tokoferollar biologik faol yog‘da eriydigan birikmalar bo‘lib, ular xroman hosilalari bo‘lib, xloroplast va mitoxondrial membranalarning lipid qo‘sh qavatida, shuningdek vakuola va sitozolda mavjud [79; 1609–1610-b.]. Tokoferollar alkoksil va peroksil radikallari bilan o‘zaro ta’sir qilib, erkin radikal reaksiyalarining rivojlanishiga to‘sqinlik qiladi [76; 911–912-b.]. *Arabidopsis* o‘simligida past haroratli stress sharoitida tokoferol darajasi oshishi aniqlangan [80; 2710–2711-b.].

Karotinoidlar polienli uglevodorodlar, izopren hosilalari bo‘lib, qo‘sh bog‘larni o‘z ichiga oladi va o‘simlik xloroplastlari va xromoplastlarida lokalizatsiya qilinadi [81; 223-b.]. Ular karotinlar (α - va β -karotinlar) va ksantofillarga (lutein, zeaksantin, violoksantin, anteroksantin) bo‘linadi va atsetil-KoA dan sintezlanadi [82; 711–712-b.], yorug‘lik yig‘uvchi komplekslar tarkibiga kiradi va ular tomonidan yutilgan energiyani xlorofillarga o‘tkazadi, $^1\text{O}_2$ ning yutilishida va ortiqcha energiyaning issiqlik shaklida tarqalishida ishtirok etadi [76; 909–910-b.]. Yuqori yorug‘lik intensivligida fotosintetik apparatni fotoingibirlanishdan himoya qiladi [83; 223-b.].

Past harorat ta’sirida *Arabidopsis* [80; 2710–2711-b.], arpa [73; 193–194-b.], bug‘doy [84; 79–80-b.] va bodring barglarida karotinoidlar darajasining oshishi qayd etilgan [85; 48-b.].

Fenolli birikmalar – aromatik halqaning uglerod atomlari bilan bog‘langan bir yoki bir nechta gidroksil guruhini o‘z ichiga olgan aromatik tabiatga ega bo‘lgan moddalar. Fenolli birikmalarning beshta guruhi mavjud: flavonoidlar, fenilpropanoidlar, fenilpropanoid spirtlari, benzoy kislotasi va

uning hosilalari, kumarinlar. Fenollar asosan vakuolalar va plastidlarda to'planadi va fotosintez, nafas olish, o'sish va rivojlanish jarayonlarida ishtirok etadi, mexanik, tizimli va signal funksiyalarini bajaradi, o'simliklarning stress omillariga, shu jumladan past haroratga qarshi himoya reaksiyalarida ishtirok etadi [86; 9–10-b.]. Fenollarning antioksidant xususiyatlari ularning elektron donorlari sifatida harakat qilish, juftlashmagan elektronlarni barqarorlashtirishda va metall ionlarini xelatlashtirishda ishtirok etish qobiliyati bilan bog'liq [67; 179–180-b.]. Fenolli birikmalarning to'planishi past haroratda sovuqqa chidamli bug'doy o'simliklarining hujayralarida [87; 589–590-b., 88; 25–26-b.], shuningdek, anor [89; 964–965-b.] va shaftoli [90; 33–34-b.] mevalarida aniqlangan.

1.1.3-§. Stressning molekulyar markerlari (malondialdegid va prolin)

Shahar muhit sharoitida o'simliklar tashqi tomondan dekorativ holatni saqlab, sezilarli fiziologik va biokimyoviy o'zgarishlarga uchraydi. O'simliklarda turli xil ekstremal muhit omillari ta'sirida, birinchi navbatda, membrana tuzilmalari shikastlanadi va buning natijasida o'simlik to'qimalarida hujayralardagi erkin radikallarning faollashishi bilan bog'liq bo'lgan LPO mahsuloti – MDA miqdori ko'payadi [91; 132–133-b., 92; 12–13-b.]. So'nggi o'n yillikda noqulay ekologik sharoitlarda o'sadigan o'simliklardagi antioksidantlar tarkibini o'rganish bilan bog'liq ko'plab nashrlar paydo bo'ldi [93; 98–99-b., 94; 113–114-b.]. Ba'zi mualliflar oksidlovchi stress ta'sirida o'simliklarning assimilyatsiya organlarida MDA ning ko'payishini qayd etadilar [95; 13–14-b., 96; 390–391-b., 6; 212–213-b.]. Biroq, shahar atrof-muhit omillarining salbiy ta'siri natijasida ko'p yillik o'simliklarda oksidlovchi stressning ko'rsatkichi sifatida MDA haqida adabiyotlarda yetarlicha ma'lumot yo'q. O'simliklardagi ushbu komponentdagi turlararo, ontogenetik va mavsumiy o'zgarishlarni aniqlash va texnogen omillar sharoitida ko'p yillik o'simliklarning antioksidant himoya

tizimlari faolligining bog'liqligi dolzarbdir.

Hozirgi kunga qadar qilingan izlanishlar shuni ko'rsatadiki, oksidlovchi stress birinchi navbatda, xloroplastlar va mitoxondriyalarning biologik tuzilishiga ta'sir qilishi, buning natijasida, ularning biologik funksiyalari buzilishi aniqlangan [97; 239–240-b.]. Ma'lumki, bunday omillarga javob tariqasida erkin radikallar to'g'ridan to'g'ri ta'sir etuvchi membrana lipidlarining degradatsiyasi yuzaga keladi. Bunday ta'sir qilish natijasida zarar yetkazuvchi mahsulot – MDA hosil bo'ladi [98; 453–454-b.]. MDA to'planishiga ko'ra, lipidlarning shikastlanish darajasini baholash mumkin. O'simliklar butun hayoti davomida tabiiy sharoitda biotik va abiotik stresslarga uchraydi. Bir qator tadqiqotlarda o'simliklarning MDA darajasi turli xil stress sharoitida o'rganilgan [99; 383–384-b.]. Adabiyotlarda, turli darajadagi suv stressi bilan tarkibida qo'rg'oshin mavjud bo'lgan tuproqda o'stirilgan o'rmon daraxtlari o'rganilgan va natijalar shuni ko'rsatdiki, suv stressi, hamda, qo'rg'oshinning turli konsentratsiyalari SOD, peroksidaza faolligini va MDA tarkibini sezilarli darajada oshirgan [100; 935–936-b.]. Yuqoridagi tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, stress ta'sirida o'simlik hujayralarida LPO jarayoni jadallashadi va MDA darajasini o'sish davrida o'simlik fiziologik holatining muhim ko'rsatkichi sifatida ishlatilishi mumkin.

LPO o'simliklardagi odatdagi metabolitik jarayon bo'lib, uning ortiqcha faollashuvi membrana xususiyatlariga ta'sir qiladi, oqsillarning parchalanishiga olib keladi va ionlarni tashish qobiliyatini cheklaydi, natijada hujayra o'limiga olib keladi. LPO jarayonining mahsuloti bo'lgan MDA tarkibi no'xatda [101; 199–200-b.] va Hind xantalida [102; 100–101-b.] stress sharoitda ko'payganligi aniqlangan. Oksidlovchi stress bilan bog'liq bo'lgan KFSH membrana lipidlariga ta'sir qilib, membrananing barqarorligini pasaytiradi.

O‘simliklarning himoyalaniş jarayonidagi prolinning ahamiyati.

Prolin o‘simliklardagi stressning eng ko‘p qirrali metabolitlaridan biridir. Hozirgi vaqtda prolin uzoq vaqtdan beri mavjud bo‘lgan osmoprotektiv funksiyaga qo‘shimcha ravishda shaperon, antioksidant, signalni tartibga soluvchi va boshqa funksiyalarni bajaradi [103; 3269–3270-b.]. Normal sharoitda prolinning katta miqdori o‘simliklarning reproduktiv organlariga tashiladi [104; 1016–1017-b.] va urug‘larning normal rivojlanishi uchun zarur hisoblanadi.

O‘simliklardagi prolin ikki usulda – glutamat yoki ornitindan sintezlanadi. Stress omillari ta’sirida prolin sintezi asosan glutamat yo‘li orqali sodir bo‘ladi [105; 998–999-b.]. Ushbu yo‘lning asosiy fermenti Δ^1 -pirrolin-5-karboksilatsintaza (P5KS) bo‘lib, u ikki tomonlama funksiyaga ega. Birinchidan, bu fermentga xos bo‘lgan γ -glutamilkinaza faolligi tufayli L-glutamatning fosforlanishi sodir bo‘ladi. Olingan L-glutamil- γ -fosfat (GF) keyin NADFH-ga bog‘liq PAG dehidrogenaza vazifasini bajaruvchi ferment tomonidan γ -glutamin kislota yarimaldegidiga (PAG) aylanadi. PAG Δ^1 -pirrolin-5-karboksilat kislota (P5K) hosil qilish uchun tasodifiy ravishda sikllanishga uchraydi, keyin NADFHga bog‘liq Δ^1 -pirrolin-5-karboksilat reduktaza yordamida prolinga qayta tiklanadi.

Ko‘pgina o‘simliklardagi P5KS ikkita gen tomonidan kodlanadi va ikkita molekulyar shakl bilan ifodalanadi, mos ravishda P5KS1 va P5KS2. P5KS1 sitoplazma va xloroplastlarda, P5KS2 esa faqat sitoplazmada lokalizatsiya qiladi.

Ornitin yo‘lida PAG va P5K ornitin- δ -aminotransferaza (OAT) ishtirokida ornitindan hosil bo‘ladi. O‘simliklardagi bu jarayon mitoxondriyalarda sodir bo‘ladi [107; 89–90-b.]. Osmotik stress sharoitida, transkript sintezi va OAT faolligining oshishi *Arabidopsis thaliana* o‘simliklarida ham ko‘rsatilgan [108; 1838–1839-b.]. Shunisi e’tiborga

loyiqki, prolin biosintezining asosiy yo'li P5KS genida mutatsiyaga uchragan o'simliklarda OAT gen ekspressiyasining induksiyasi kuzatilmagan. Shu munosabat bilan, prolinning to'planishi OAT induksiyasini keltirib chiqaradi, deb taxmin qilinadi [109; 531–532-b.].

Hozirgi vaqtda OAT nafaqat prolinga aylanadigan P5K sintezida, balki, prolinni glutamatga aylantirishda ham ishtirok etadi [108; 1838–1839-b.]. Agar glutamat stress sharoitda prolinning asosiy manbayi bo'lib, uning miqdori o'n baravar oshishi mumkin deb hisoblasak, stress ostida nafaqat prolin, balki glutamat ham sintez qilinishi kerakligi aniq bo'ladi. O'z navbatida, prolin sintezi uchun glutamatning mavjudligi to'g'ridan-to'g'ri o'simlik mineral azotini biriktirish tizimiga bog'liq [110; 1001–1002-b.]. Glutamat hujayrada ikki yo'l bilan: glutamatdegidrogenaza ta'sirida α -ketoglutaratga ammoniy ionini qo'shish orqali, shuningdek, ikkita glutamat molekulasi hosil bo'lishi bilan glutamin oksoglutarat aminotransferaza tomonidan glutamindan α -ketoglutaratga aminokislota o'tkazish orqali hosil bo'ladi [109; 531–532-b.].

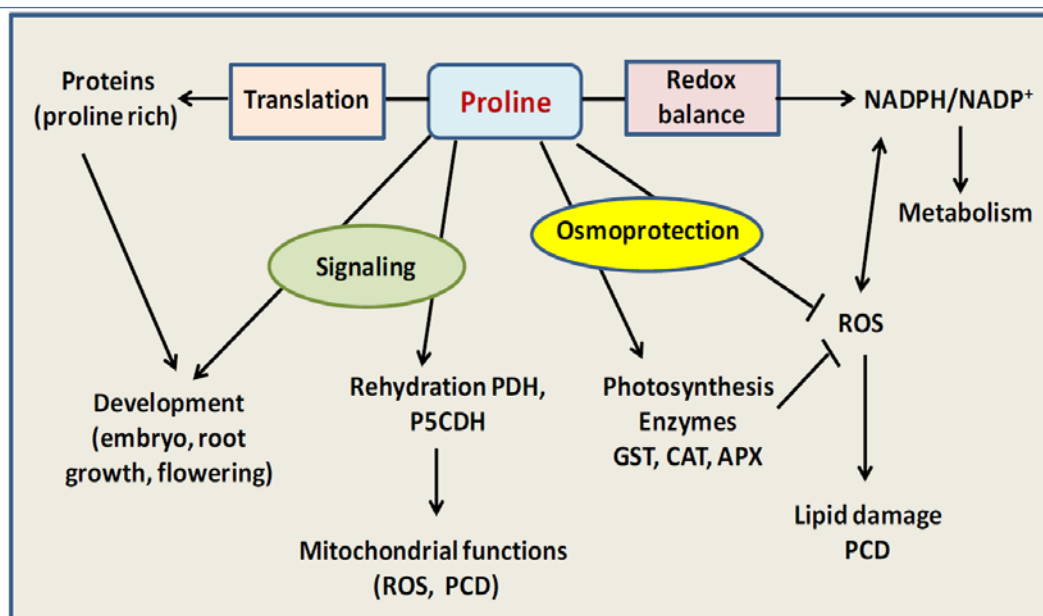
Prolin degradatsiyasi mitoxondriyada prolin degidrogenaza (PDG) tomonidan P5K ga, so'ngra pirrolin-5-karboksilat degidrogenaza (PKDG) tomonidan glutamatga ketma-ket oksidlanishi orqali sodir bo'ladi. Prolin degradatsiyasi tezligi PDG faolligi bilan belgilanadi [105; 998–999-b.]. PDG kovalent bog'lanmagan FAD ni o'z ichiga oladi, u prolindan elektronlarni qabul qiladi, so'ngra elektronlar qaytarilgan FAD dan ichki mitoxondrial membrananing ubixinoniga o'tkaziladi. Prolin oksidlanishida hosil bo'lgan P5K o'z-o'zidan PAG ga aylanadi va elektron akseptori sifatida NAD^+ ishtirokida glutamat PKDG oksidlanadi [111; 375–376-b.]. Glutamat Krebs sikliga kiradi va α -ketoglutaratga aylanadi. Boshqa energiya substratlari yetishmagan vaqtda L-prolinning bir molekulasi oksidlanishi 30 ga yaqin ATF ekvivalentini ta'minlaydi va shu bilan hujayra energiyasini saqlab qoladi

[112; 441–442-b.].

Stress omillari ta'sirida prolin tarkibining ko'payishi uning sintezi va katabolizm tezligining o'zgarishi bilan bog'liq bo'lishi mumkin [113; 488–489-b.]. *Thellungiella halophita* o'simligida 300 mM NaCl ta'siridan keyin P5KS va P5KR transkriptlari tarkibidagi o'sish qayd etilgan [114; 902–903-b.]. Mualliflarning fikricha, bu fermentlarning faoliyati nafaqat transkripsiya, balki post-transkripsiya darajasida ham tartibga solinadi. Bug'doy ko'chatlarida, tuz stressiga javoban, P5KS va OAT faolligining oshishi qayd etilgan. Boshqa tomondan, prolin degradatsiyasi fermentining faolligi suvsizlanish va tuz stressi [108; 1838–1839-b.] paytida ingibirlangani va stress omili to'xtagandan so'ng faollashishi kuzatilgan. Umuman olganda, stress omillari ta'sirida prolin tarkibining ko'payishi P5KS hamda, prolin sintezining boshqa fermentlari faolligining oshishi, shuningdek, PDG faolligini ingibirlanishi tufayli sodir bo'ladi [115; 300–301-b.].

Bu aminokislota o'simliklarning hujayralarida bir qator funksiyalarni bajaradi (1.3-rasmga qarang). Prolinning salbiy ta'sirlarga javoban oqsillarning tabiiy tuzilishini saqlab qolish va hatto, denaturatsiyalangan oqsillarning funksional faolligini tiklash qobiliyati ma'lum [116; 6–7-b.].

Bir qator tadqiqotlar prolinning ba'zi oqsillarga shaperon ta'sirini ko'rsatadi. Prolin oqsil molekulalarining agregatlari shakllanishini oldini olish qobiliyatiga ega [117; 344–345-b.]. Prolin quyon mushak to'qimasidagi izozim M4-laktat dehidrogenazani yuqori harorat va kimyoviy moddalar ta'sirida denaturatsiyalanishidan himoya qiladi. Mualliflarning fikriga ko'ra, boshqa osmolitlardan farqli ravishda, prolin nafaqat oqsil gidratatsiyasini kuchaytirish orqali, balki uning kirish mumkin bo'lgan gidrofobik hududlari bilan o'zaro ta'sir qilish orqali fermentni barqarorlashtiradi [118; 957–958-b.].



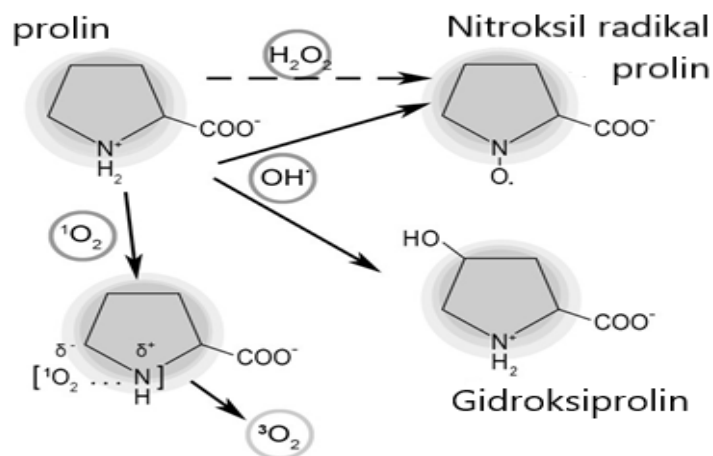
1.3-rasm. Prolinning o‘simliklardagi ko‘p funksiyali roli [119; 2-bet].

Izoh. APX: askorbat peroksidaza; CAT: katalaza; PCD: dasturlashtirilgan hujayra o‘limi, ROS: KFSH.

Alohida funktsiya sifatida prolinning antioksidant ta’siri hozirda ko‘rib chiqilmoqda. 1,1'-dimetil-4,4'-dipiridil dixlorid [120; 721–722-b.] va vodorod peroksid [121; 47–48-b.] tufayli kelib chiqqan oksidlovchi stress sharoitida prolinning o‘simliklarga himoya ta’siri ko‘rsatilgan. Bir qator ishlarda stress sharoitida prolin ta’sirida o‘simlik to‘qimalarida LPO mahsuloti bo‘lgan MDA ning kamayishi kuzatilgan [122; 381–382-b.].

Biroq, prolin ta’sirida o‘simlik hujayralarida vodorod peroksid va boshqa KFSH miqdorining pasayishi mexanizmlarini tushuntirish juda qiyin. Uning strukturaviy xususiyatlari kislorodning radikal shakllarini bevosita inaktivatsiya qilish imkoniyatini ko‘rib chiqishga asos bo‘ladi. Shunday qilib, prolin barqaror radikal hosil qiladi, chunki u uchlamchi uglerod atomini o‘z ichiga oladi. Bunday barqaror radikalning paydo bo‘lishi superoksid radikali, peroksid radikali yoki gidroksil radikali tomonidan qo‘zg‘atilgan erkin radikal reaksiyalarini tugashiga olib keladi [120; 721–722-b.]. pH 7-8 da erkin prolin, shuningdek, polipeptidlar tarkibidagi so‘nggi guruhlar vodorod peroksid, gidroksil radikali va singlet kislorod bilan to‘g‘ridan-to‘g‘ri reaksiyaga

kirishib, barqaror erkin radikallarni - prolin va gidroksiprolin hosilalarining qo‘shimchalarini hosil qilishi ko‘rsatilgan (1.4-rasmga qarang).



1.4-rasm. Prolin va KFSH o‘rtasidagi o‘zaro aloqa [116; 11-b., o‘zgartirishlar bilan]

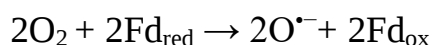
Prolinning antioksidant ta‘sirining alohida sababi sifatida uning metall ionlarini o‘zgaruvchan valentlik bilan bog‘lash va shu bilan fermentativ bo‘lmagan erkin radikal jarayonlarni cheklash qobiliyati bilan tavsiflanadi [105; 998–999-b.].

Hujayra kulturalarida ekzogen prolin sho‘rlanish [123; 813–814-b.], kadmiy ionlari va oksidlovchi stress agentlari ta‘sirida bir qator antioksidant fermentlarning faolligini oshirishi ko‘rsatilgan. Bunday sharoitda prolinning SOD, katalaza va askorbat-glutation siklining fermentlariga ijobiy ta‘siri aniqlangan [124; 1587–1588-b.]. Tuzli stress sharoitida o‘simliklarga ekzogen prolin ta‘sir ettirish orqali glutathion miqdorini barqarorlashtiradi va glutathion peroksidaza, hamda, glutathion S-transferaza faolligini oshiradi [123; 813–814-b.].

Biroq, prolinning pro-/antioksidant muvozanatiga ko‘p qirrali ta‘siri antioksidant fermentlarning faolligiga turli yo‘llar bilan ta‘sir qilishi mumkin. Shunday qilib, tuzli stress paytida *Arabidopsis* P5KS1 mutantlarida o‘simlikning yovvoyi turlariga qaraganda P5KS faolligi va prolin tarkibining

kamayishi, katalaza va gwayakol peroksidaza faolligi yuqori ekanligi kuzatildi. Shu bilan birga, boshqa antioksidant fermentlar - SOD, askorbat peroksidaza, glutation reduktaza va glutation S-transferaza faolligining pasayishi kuzatilgan [125; 11–12-b.]. Mualliflarning fikriga ko‘ra, molekulyar shaperon vazifasini bajaradigan prolin yetishmasligi bilan o‘simliklarda bu fermentlarning oksidlovchi shikastlanishi sodir bo‘lgan.

Prolin gen ekspressiyasiga va antioksidant fermentlarning faolligiga ta‘sir qilish bilan bir qatorda, NADFH/NADF⁺ nisbatini o‘zgartirish orqali hujayralarning redoks muvozanatini tartibga solishda ishtirok etadi [107; 89–90-b.]. Ma‘lumki stressli sharoitlarda, masalan, qurg‘oqchilik, sho‘rlanish, yuqori haroratlar ta‘sirida CO₂ fiksatsiyasi cheklangan bo‘lib, buning natijasida NADFH sarflanishi kamayadi [126; 93–94-b.], bu esa Meler reaksiyasida fototizim II da ferredoksindan molekulyar kislorodga elektronning "oqish" ehtimolini oshiradi:



Fototizim II singlet kislorodning asosiy manbayi hisoblanadi. Singlet kislorodning hosil bo‘lish ehtimoli yuqori intensivlikdagi yorug‘likning yutilishi yoki boshqa stress omillarining ta‘siri natijasida elektron tashish zanjiri qayta tiklanganda ortadi [18; 163–164-b.]. Stress sharoitida xloroplastlarda prolin biosintezining faollashishi NADFH sarfini va elektron qabul qiluvchi sifatida ishlatilishi mumkin bo‘lgan NADF⁺ miqdorini oshiradi. Shunday qilib, prolin sintezi NADFH/NADF⁺ nisbatini kamaytirish orqali xloroplastlarning elektron tashish zanjirlarida elektronlar oqimini saqlab turishga, oksidlanish-qaytarilish muvozanatini barqarorlashtirishga, fotoingibirlanishni va fotosintetik apparatlarning shikastlanishini kamaytirishga yordam beradi.

Bir qator tadqiqotlarda ko‘rsatilgan prolin tarkibi va o‘simliklarning ma‘lum stress omillariga chidamliligi o‘rtasidagi bog‘liqlikning yo‘qligi

boshqa stressdan himoya mexanizmlarining, masalan, fermentativ antioksidant tizimining samarali ishlashi va boshqa mos keluvchi osmolitlarning (ayniqsa, shakar) to'planishi bilan bog'liq bo'lishi mumkin. Shuni ta'kidlash kerakki, ko'plab tadqiqotlar prolinning juda og'ir stress sharoitida to'planishini qayd etgan. Bug'doy ko'chatlarida termal va osmotik qattiqlashuvdan keyin prolin tarkibi sezilarli darajada o'zgarmaganligi, ammo zararli ta'sirlardan keyin qotib qolgan namunalarda ortishi ko'rsatilgan [127; 59–60-b.]. Shunday qilib, prolin tarkibini o'simlik qarshiligining biokimyoviy belgisi sifatida ishlatish uchun stress ta'sirining kuchini to'g'ri tanlash, shuningdek, prolinning boshqa stressdan himoya qiluvchi tizimlar, xususan, antioksidant tizim bilan funksional o'zaro ta'siri hodisalarini hisobga olish kerak [128; 89–90-b.]. Madaniy o'simliklarning stress omillariga chidamliligi bilan ajralib turadigan navlari va turlarining bunday o'zaro ta'sirini qiyosiy tadqiq qilish o'simliklarning chidamliligini baholashning adekvat yondashuvlarini ishlab chiqish uchun ham, prolinning stressdan himoya qilish funksiyalarini chuqurroq tushunish uchun ham foydali bo'ladi.

1.2-§. O'simliklarda oksidlovchi stressga moslashish mexanizmi

Abiotik omillar o'simliklarni sayyorada tarqalishiga sababchi bo'lib qolmasdan insonning mavjud bo'lib turishida katta ahamiyatga ega bo'lgan o'simliklarning o'sishi uchun optimal muhit yaratuvchi bo'lib xizmat qiladi. Tabiatning noqulay sharoitlariga o'simliklarning adaptatsiyasini, hujayra va molekulyar mexanizmini o'rganish hozirda fundamental muammolardan biri hisoblanadi. O'simlik organizmida abiotik stressorlarga qarshi adaptatsion javobni shakllanishi ko'plab metabolik o'zgarishlar natijasida vujudga keladi [129; 424–425-b.]. Hujayra bosqichida metabolizmning o'zgarishi natijasida stress omillarining negativ ta'sirlari oldi olinadi. Bu tirik organizmlarning muhit ekstremal omillariga bir vaqtda (navbat bilan) boradigan 2 xil adaptatsiya yo'li orqali amalga oshiriladi: 1) stress davrida hujayra

metabolizmini normal o'tishiga sababchi bo'lgan makromolekulalar sintezini kelib chiqishi; 2) protektor yoki osmoregulyatorlik xossaga ega hujayra ichki metabolizmini optimallashtirishi, kichik molekulali organik moddalar to'planishi sababli ferment tizimini shakllanishi. Adaptsiyaning 2 turi ham o'sha masalalarni yechishga, ya'ni organizmni energiya bilan ta'minlashga, qaytaruvchilar, hamda, oqsil va nuklein kislotalarning asoslari va shu bilan birga stress davridagi regulyator sistemalarning ishini boshqarishga qaratilgan. Bu masalalar adaptatsiya jarayonida yechiladi va shartli ravishda 2 bosqichga bo'linadi: stress reaksiyasi va maxsus adaptatsiya jarayonlaridir [120; 721–722-b.]. Birinchi bosqichda stressorning zarar yetkazuvchi muhitida o'simlikning qisqa vaqtli yashovchanligini ta'minlaydigan mobilizatsiya va himoya sistemalarini paydo bo'lishi katta rol o'ynaydi. Ikkinchi bosqichda uzoq vaqt stressor ta'sir ko'rsatadigan muhitda, maxsus adaptatsion mexanizmlarning shakllanishi amalga oshadi. Stress muhitida o'simliklarning yashab qolishi har xil mexanizmlarni ishlashi bilan bog'liq: ulardan biri zarar yetkazuvchi omil ta'sirida o'simlikning hayotchanligini saqlab qolishini ta'minlaydi, boshqasi esa zarar yetkazuvchi faktor ta'siri tugagandan keyin tiklanish bosqichida yetkazilgan zararni qoplaydi. Har xil bug'doy navlarini sho'rlanishga chidamliligini, qarshilik va to'ldiruvchanlik mexanizmlarini "ishlashi" bilan tushuntirish mumkin. Evolyutsiya davomida kislorod atrof-muhitning muhim komponentiga aylandi va aerob organizmlarning mavjud bo'lishida katta rol o'ynaydi. KFSH ning paydo bo'lishi aerob organizmlar uchun negativ hodisa bo'lib chiqdi. O'simlik organizmiga xohlagan stress omilning ta'siri, biotik yoki abiotik bo'lishidan qat'iy nazar, KFSH ning oshib ketishiga va KFSH darajasini muvozanatini va antioksidant tizimlarini buzilishiga olib keladi [130; 260–261-b.]. O'simlik hujayrasida KFSH ini ko'payib ketishi universal xarakterga ega, chunki ular tufayli paydo bo'ladigan oksidlovchi stress eng birinchi o'simlikka zarar yetkazuvchilardan

hisoblanadi. Kuchli stress holatida fotosintez jarayonida xloroplastlarda kislorodni qaytarilishida va nafas olish jarayonida elektronlarni mitoxondriyaga transportida turli radikallar hosil bo‘ladi. So‘nggi yillarda stress holatida KFSH ishlab chiqarilishi nafaqat zarar yetkazuvchi omil sifatida, balki, noqulay sharoitga adaptatsiya jarayonida qatnashuvchi genlar ekspressiyasida birlamchi signal hisoblanadi. Superoksid radikal, vodorod peroksid, gidroksil radikal stress sharoitida signal uzatuvchilari hisoblanadi. Ular antioksidant fermentlarni biosintezini boshqarib qolmasdan, xuddi absizis kislotasi singari prolinni MAPK-signal kaskad orqali sintezida ishtirok etadi. O‘simlik va bakteriya hujayralarida bu signal kaskad osmoregulyatsiya mexanizmining ishga tushishiga sababchi bo‘ladi.

Ma‘lumki stress holatida o‘simliklar organizmidan KFSH ning yo‘qotilishi antioksidantlar ishtirok etuvchi (ulardan eng asosiysi SOD) ko‘p bosqichli himoyani kuchaytiradi. Ayrim hollarda antioksidant fermentlar inaktivatsiya holatiga tushib qoladi, ularni qaytarilishi va sinteziga vaqt talab etiladi. Bunday hollarda birinchi navbatda kichik molekulyar metabolit antioksidantlar asosiy o‘rinni egallaydi.

1.2.1-§. Shahar sharoitida o‘simliklarning moslashish mexanizmiga antropogen omillar ta’siri

Urbanizatsiya darajasi kuchli bo‘lgan hududlarga xos antropogen omillar ta’sirining yuqori darajasi o‘simlik organizmining zaiflashishiga, erta qarishiga, hosildorlikning pasayishiga va ba’zan yashil maydonlarning nobud bo‘lishiga olib keladi. Intensiv gaz almashinuvini amalga oshiradigan barglar birinchi navbatda eng ko‘p zarar ko‘radi. Shaharning og‘ir ekologik holati fotosintezda namoyon bo‘ladi. Shahardagi o‘simliklarning yashash imkoniyati, ularning mahsuldorligi fotosintetik apparatlar holatiga bog‘liq. Atrof-muhitning ifloslanishining kuchayib borishi bilan o‘simlikning assimilyatsiya apparati tuzilishida o‘zgarishlar sodir bo‘ladi va barg

plastinkalarining hajmi o'zgaradi. Shahar sharoitidagi barcha o'simlik turlarida barg yuzasi o'rmon o'simliklariga qaraganda 2 baravar kam. Shahar plantatsiyalarida soyadagi barglar hajmi yorug'likdagi barglarga nisbatan kichkina. Fotosintetik sirtning kuchli qisqarishi o'simlikning o'sishi, qishlashi va qayta o'sishi uchun zarur bo'lgan organik moddalarni hosil qilishi va to'planishini pasayishiga olib keladi. To'qimalarda shakar darajasi pasayishi natijasida, mos ravishda quruq moddalarning to'planishi va o'simliklarning o'sishi pasayadi [131; 23-b]. Fiziologik barqarorlik hujayra tarkibining past oksidlanish qobiliyati bilan belgilanadi. Umumiy oksidlanish qobiliyati kamroq bo'lgan qattiq yog'ochli o'simliklar yuqori gazga chidamli hisoblanadi. I.A.Xmelevskaya va boshqalar daraxt, hamda, butalarning gazga chidamlilik toifalarini aniqlaganlar. Mualliflarning fikriga ko'ra, o'rganilgan Norvegiya chinori (*Acer platanoides L.*) va oddiy kul daraxti (*Fraxinus excelsior*) chiqindi gazlarga chidamli o'simliklar hisoblanadi [132; 37–38-b.].

Shaharlarning dolzarb ekologik muammolaridan biri atmosferaga avtotransport chiqindilarining (og'ir metallar, poliaromatik uglevododlar, uglerod oksidi, azot, oltingugurt va boshqalar) chiqarilishini ko'payishi bo'lib, bu biotik siklning buzilishiga olib keladi, aholi salomatligiga, flora va faunaga zarar yetkazadi, tabiiy va tabiiy-antropogen ekotizimlarning mahsuldorligini va barqarorligini pasaytiradi. Fotosintez har qanday atrof-muhit va antropogen omillar ta'siriga eng sezgir fiziologik jarayonlardan biri hisoblanadi. Chiqindi gazlar dastlab fotosintezning zaiflashishiga, keyin faollashishiga va nihoyat barqarorlashishiga olib keladi [133; 123-b]. Xlorofillarning fluorossent intensivligi (XFI) ko'rsatkichlariga qarab, o'simlik organizmiga toksik ta'sirning hajmini tezda baholash mumkin.

Shahar atrof-muhitini transport vositalarining chiqindilari bilan ifloslanishi fotosintetik pigmentlar miqdorining va assimilyatsiya qilish tezligining pasayishiga, natijada o'rganilayotgan o'simlikda suvda eruvchan

antioksidantlar miqdorining kamayishiga olib keladi. Fotosintetik apparatlar faolligining va o'simliklar antioksidant holatining pasayishi avtomobil chiqindilarining ta'siri tufayli kelib chiqadigan o'simliklarning qoniqarsiz holatining belgilari hisoblanadi [134; 172–173-b].

Tadqiqotlar shuni ko'rsatadiki, o'simliklarning o'sish va rivojlanish jarayonlariga, shahar muhitida moslashuv reaksiyalarining shakllanishiga noqulay tabiiy va antropogen omillar majmuasi sezilarli darajada ta'sir qiladi [135; 12–13-b].

Adabiyotlarda keltirilgan ma'lumotlarga ko'ra, daraxt barglaridagi karotinoidlar va antotsian pigmentlarining miqdori shahar havosining ifloslanishi ortib borishi bilan ortadi [136; 15–16-b]. Shunga o'xshash ma'lumotlar boshqa tadqiqotlarda ham olingan bo'lib, texnogen hududlardagi barcha o'rganilgan biotoplarda terak barglarida umumiy va alohida pigmentlarning konsentratsiyasi ortishi aniqlangan. Qayin barglarida ekstremal o'rmon sharoitida rivojlanish jarayonida karotinoidlar va xlorofill b tufayli pigmentlar miqdori ko'paygan, xlorofill a ning tarkibi esa kamaygan, qarag'ay barglarida esa yashil pigmentlar ko'proq xlorofill a hisobiga ko'paygan [137; 10–15-b].

Turli xil shahar ekotizimlarini o'rganish shuni ko'rsatadiki [138; 221–222-b., 139; 269–270-b.], shahar atrof-muhit sifatini samarali boshqarish uchun shahar fitotsenozlarining ekologik va fiziologik holati to'g'risida yetarli ma'lumotga ega bo'lish kerak, bu esa har bir turning atrof-muhit sifatini yaxshilash, uni yo'nalishi bo'yicha o'zgarishiga funksional hissasini baholash imkonini beradi. Shu munosabat bilan, avtomobil chiqindilarining shahar ekotizimlari holatiga ta'sirini baholash hozirgi vaqtda juda muhim ahamiyatga ega.

Ma'lumki, insonning antropogen faoliyati atrof-muhitdagi ekologik vaziyatning keskinlashishiga olib keladi. Natijada, fitotsenozlar stress omillari

ta'sirida bo'ladi. Abiotik omillar yerning ion muvozanatining buzilishiga va ozon qatlamining yupqalashishiga olib keladi. Ushbu turdagi davom etayotgan atrof-muhit o'zgarishlari o'simliklarni yanada kuchli quyosh nurlanishidan zararlanishiga va tuproqlarning sho'rlanishiga olib keladi. Quyosh radiatsiyasining yuqori dozalari, shuningdek, kuchli sho'rlanish o'simliklarning hujayra metabolizmidagi buzilishlarni keltirib chiqaradi.

Shahar ekotizimlarini o'rganilgan tarkibiy qismlarining keng doirasi orasida o'simliklar va daraxt plantatsiyalarining holatini o'rganishga katta e'tibor beriladi. O'simliklarning morfologik va fiziologik ko'rsatkichlari, hamda, toksikologik zararlar o'rtasida yuqori darajadagi korrelyatsiyalar aniqlangan [140; 197–198-b.]. Ko'p yillik o'simliklar antropogen ta'sirlarga juda sezgir va shuning uchun shahar ekotizimining holatining adekvat ko'rsatkichi bo'lib xizmat qilishi mumkinligi ko'rsatilgan. Shubhasiz, diagnostik xususiyatlar sifatida o'simliklarni tashkil etishning barcha darajalarida: hujayra, to'qima, organizm va ekotizimda atrof-muhit ta'siriga eng sezgir bo'lgan informatsion funksiyalar va jarayonlardan foydalanish kerak. Shahar ekotizimlarida o'simliklarning holatini erta tashxislash uchun asosan o'sish va reproduktiv jarayonlarni aniqlaydigan, shuningdek, atrof-muhitdagi ekologik o'zgarishlarga eng sezgir bo'lgan assimilyatsiya qiluvchi organlarning fiziologik va biokimyoviy xususiyatlaridan foydalanish mumkin [141; 243–244-b.].

Atrof muhitni eng zaharli ifloslantiruvchi moddalardan biri kadmiydir. Kadmiy tuproq eritmasida yuqori harakatchanligi va o'simliklarga tez kirishi bilan ajralib turadi. Organlar va to'qimalarda to'planib, kadmiy metabolizmning ko'p jihatlariga, shuningdek, o'simliklarning hosildorligiga salbiy ta'sir qiladi. Xususan, bu metallning yuqori konsentratsiyasi ta'sirida o'simliklarda o'sish va rivojlanish sekinlashadi, suv va mineral almashinuvi buziladi, fotosintez va nafas olish intensivligi o'zgaradi. Kadmiy, shuningdek,

KFSh ning haddan tashqari shakllanishiga va oksidlovchi stressning paydo bo'lishiga sabab bo'ladi [134; 171-172-b.].

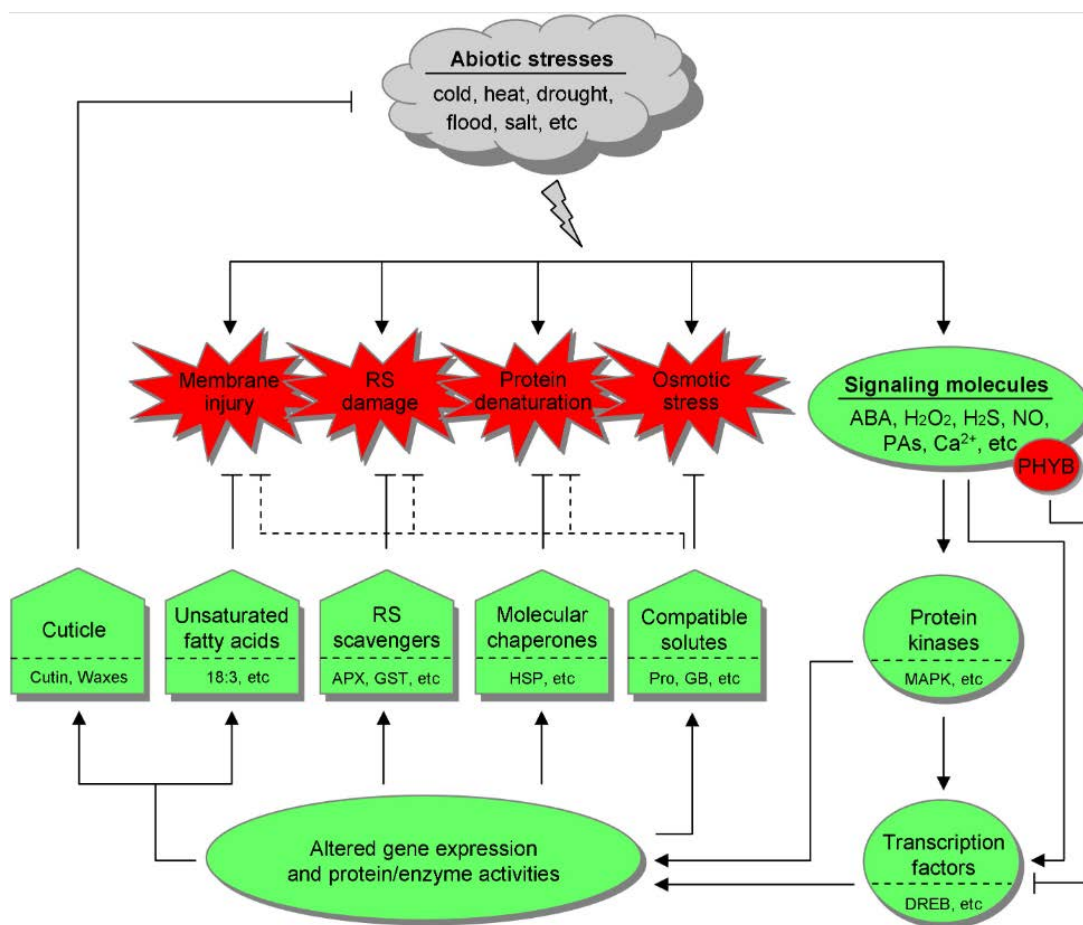
1.3-§. Oksidlovchi stress sharoitida biologik membranalarning holati

Atrof-muhit doimo tirik organizmga ta'sir qiladi. O'simliklar o'z yashash joylariga bog'langanligi sababli, ular doimiy ravishda abiotik stresslar ta'sirida bo'ladi va ularga moslashadi [142; 103-104-b.]. O'simliklarning o'sishi va rivojlanishiga ayniqsa abiotik stresslar kuchli ta'sir ko'rsatadi. Stress omillari tabiiy to'siq sifatida membranalarga birinchi bo'lib ta'sir qiladi. Ular birlamchi ta'sir qilish nishonlari va unga qarshi birinchi himoya chizig'i hisoblanadi. Biroq, membranalarda sodir bo'ladigan o'zgarishlar butun hujayra metabolizmidagi siljishlar kaskadiga olib keladi [143; 12–13-b.].

Hujayra membranalarning shikastlanishi, fermentativ jarayonlarning o'zgarishi va keyinchalik hujayra tuzilishi va metabolizmidagi og'ishlar o'simlik hujayrasining birlamchi reaksiyalari hisoblanadi. O'simliklardagi biokimyoviy reaksiyalar va o'zgarishlarning davomiyligi stress omilining miqdoriy va sifat xususiyatiga bog'liq. Organizmning stressga chidamliligi va uning keyingi rivojlanishi ushbu reaksiyalarning darajasi va turi bilan belgilanadi [144; 3–4-b.].

1.5-rasmda kutikula tashqi qalqon sifatida, to'yinmagan yog' kislotalar membrana modulyatori va oksilipinlar, antioksidant tizim fermentlari, şhaperonlar va osmoprotektorlar o'simliklarning abiotik stresslarga qarshi asosiy himoya mexanizmlari sifatida ko'rsatilgan. Stress ta'sirida signalizatsiya molekulalari quyi oqim effektorlarini, birinchi navbatda proteinkinazalarni va himoya tizimlarini ishga tushiruvchi oqsil fermentlarining faolligi, hamda gen ekspressiyasini o'zgarishiga olib keluvchi transkripsiya omillarini harakatga keltiradi [145; 2–3-b.]. Lipidlar membranalarning ajralmas tarkibiy qismi bo'lib, ba'zi lipidlar signal beruvchi molekulalar (fosfatidilinozitollar, fosfatid kislota) vazifasini ham bajaradi,

shuning uchun lipidlar o‘simliklarni abiotik stresslardan himoya qilishda muhim rol o‘ynaydi.



1.5-rasm. O‘simliklarning abiotik stresslarga qarshi asosiy himoya mexanizmlari [145; 2-b.]

ABA - absizis kislota, PHYB - fitoxrom B, APX-askorbat peroksidaza, GST - glutation-S-transferaza, HSP - issiqlik zarbasi oqsili, Pro - prolin, GB - glitsin betain, PA - poliaminlar, MAPK - mitogen bilan faollashtirilgan proteinkinaza, DREB suvsizlanishga javob beruvchi bog‘lovchi element oqsili, AOC- antioksidant tizim, PUFA- to‘yilmagan yog‘ kislotalar.

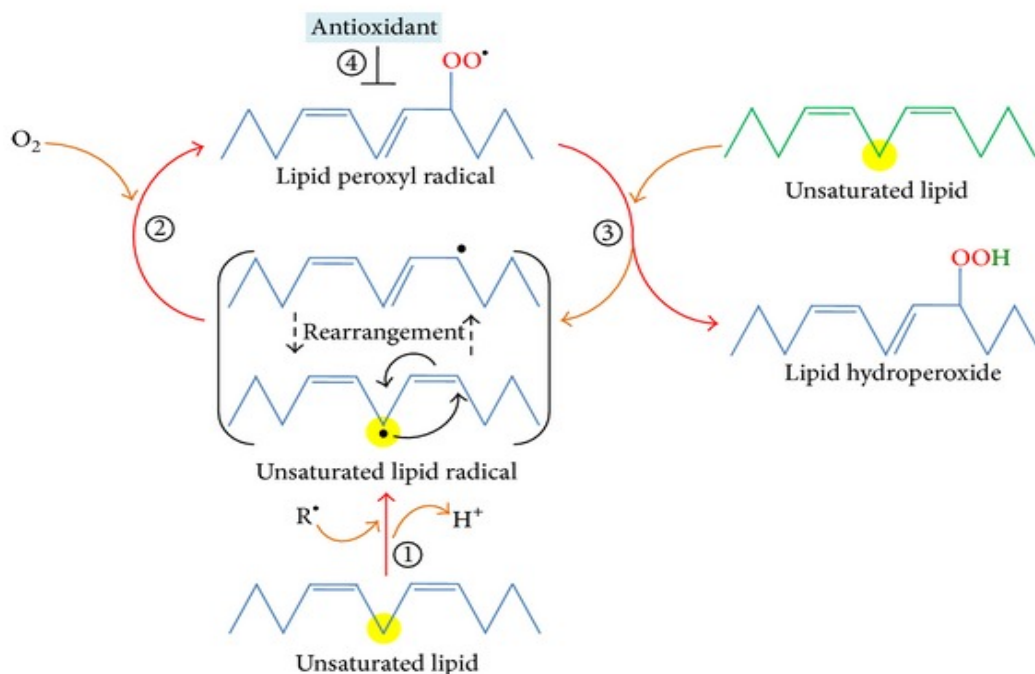
Membranalar ustida olib borilgan faol tadqiqotlar ularning morfologiyasi, tashkil etilishi va faoliyati haqida yangi tushunchalar berdi. Lipidlar qo‘sh qavatning qisman ajratilgan hududlari - lipid raftlarini hosil qilishda ishtirok etishi aniqlandi. Ular membranadan zichligi va erish temperaturasi bilan farq qiladi, shuning uchun ular membrana yuzasida erkin harakat qilishi mumkin. Buning sababi raftlarda sterollar, sfingolipidlar va tarkibida to‘yingan yog‘ kislotalari bo‘lgan lipidlar mavjud. Hozirgi vaqtda

membrananing bunday bo'limlari domenlar deb ataladi. Raftlar 1000 dan ortiq lipid molekulalarini o'z ichiga olgan va deyarli yumaloq shaklga ega bo'lgan qisqa muddatli agregatlar bo'lib, ular o'z-o'zini tashkil qilishdan keyin tezda tiklanadi. Ushbu membrana mikrodomenlari turli xil biologik jarayonlarda, jumladan hujayralararo o'zaro ta'sirlarda, membrana transportida, oqsillarni tashilishida, signallarni uzatishda va stress reaksiyalarida ishtirok etadi [146; 685–686-b.].

Kislorod va uning faol shakllari suvli eritmaga nisbatan suyuq lipid qo'sh qavatida ko'proq eriydi. Shuning uchun membrana lipidlari, asosan, fosfolipidlar oksidlovchi shikastlanishning asosiy nishoni hisoblanadi. Ayniqsa, fosfolipidlarning yarim to'yinmagan yog' kislotalari KFSH ta'siriga sezgir hisoblanadi, chunki atsil zanjirlarga nisbatan qo'sh bog'siz yoki bitta qo'sh bog'li yog' kislotalariga osonroq ta'sir qiladi. Hujayra membranalari fosfolipidlaridagi yarim to'yinmagan yog' kislotalarning yuqori konsentratsiyasi ularni nafaqat KFSH bilan reaksiyasining asosiy nishoniga aylantiradi, balki ularga uzoq muddatli LPO zanjiri reaksiyalarida qatnashish imkonini beradi [147; 3–4-b.]. LPO jarayonida oqsillar va DNK bilan reaksiyaga kirisha oladigan va ularni zararlay oladigan lipid radikallari hosil bo'ladi [148; 5–6-b.]. Shuning uchun LPO jarayoni oksidlovchi stressning belgisi va hujayra membranalarining shikastlanishining ko'rsatkichi sifatida qaraladi (1.6-rasmga qarang).

Biroq, LPO har doim ham o'simlik organizmiga salbiy ta'sir ko'rsatmaydi. Masalan, to'yinmagan yog' kislotalarning oksidlanishi va keyingi konversiyasi natijasida hosil bo'lgan oksilipinlar mikroblarga qarshi ta'sirga ega, himoya genlarini rag'batlantiradi va o'simlik hujayralarining o'limini tartibga soladi [150; 1903–1904-b.]. O'simlik kasalligi yoki stress paytida KFSH miqdori ortadi. Trien yog' kislotalari reaktiv kislorod turlari tomonidan ferment bo'lmagan oksidlanishga ayniqsa sezgir bo'lib, bunday

sharoitda LPO o'simliklar uchun KFSHni yo'qotish usuli sifatida juda muhimdir va ayni paytda keng tarqalgan va doimiy biologik jarayondir [151; 1703–1704-b.].



1.6-rasm. LPO jarayoni [149; 9-b.]

Izoh. 1-bosqichda metilen guruhidan $H^\bullet$ chiqib ketadi, natijada erkin lipid radikali ($L^\bullet$) hosil bo'ladi. 2-bosqichda $L^\bullet$ kislorod bilan reaksiyaga kirishadi va lipid peroksil radikali ($LOO^\bullet$) hosil bo'ladi. 3-bosqichda $LOO^\bullet$ qo'shni yog' kislotalaridan $H^\bullet$ ni ajratib olib, yangi $L^\bullet$ va lipid gidroperoksidni ($LOOH$) hosil qiladi. Tugatish reaksiyasida antioksidantlar vodorod atomini lipid peroksil radikal turlariga beradi, natijada radikal bo'lmagan mahsulotlar hosil bo'ladi (4-bosqich).

KFSH oksidlovchi stressning initsiatori, hamda stress ta'sirida adaptiv mexanizmlarning shakllanishiga yordam beradigan reaksiyalarni keltirib chiqaradigan signalizatsiya molekulalari sifatida namoyon bo'ladi. Abiotik stress paytida KFSH generatsiyasi asosan elektron tashish joylarida - mitoxondriya va xloroplastlarda sodir bo'ladi. Qurg'oqchilik davrida KFSH ning to'planishi ma'lum bir darajaga qadar signalizatsiya yo'lida ogohlantiruvchi molekulalar bo'lib, ikkilamchi messenjer sifatida harakat qiladi [152; 174–175-b.]. Stress ta'sirida membrananing o'tkazuvchanligi oshadi, plazmalemmaaning membrana potentsiali depolyarizatsiyalanadi,

sitoplazmaning pH i kislotali tomonga o'tadi. Plazmalemma va tonoplastda H^+ nasosining faolligi kuchayadi, aktin mikrofilamentlari va sitoskelet tarmoqlarining yig'ilishi kuchayadi, natijada sitoplazmaning yopishqoqligi ortadi. LPO darajasi oshadi, bu membrana lipidlarining miqdoriy va sifat xususiyatlarining o'zgarishiga olib keladi. Metabolizmni saqlab turish uchun ATF sarfi oshadi, bu nafas olishning vaqtincha faollashishi bilan birga keladi, bu stressor ta'sirining kuchayishi uning pasayishi bilan almashtiriladi va ATF sintezi va iste'moli o'rtasidagi muvozanat buziladi. Hidroliz jarayonlarining tezligi oshadi, oqsil sintezi ingibirlanadi. Hujayralar tomonidan moddalarning so'rilishi intensivligini, shuningdek, hujayra bo'linishi va o'sishini ingibirlanishi, fitogormonlar nisbati o'zgarishi kuzatiladi [143; 5–6-b.].

Membrananing yaxlitligini saqlash o'simliklarning ekologik stress omillariga chidamliligi uchun muhimdir. Turli ta'sirlar ostida membrana o'tkazuvchanligining o'zgarishi kuzatiladi. Bunda qurg'oqchilik davrida hujayralardagi suv almashinuvining buzilishi, haroratning pasayishi, sho'rlanish, metabolik zaharlar ta'sirida, kislotalilik, gipoksiya va anoksiya kuchayishi qayd etilgan.

Membrananing o'tkazuvchanligini oshishining sabablari har xil. Ular membranalarda H^+/Ca^{2+} nisbatidagi o'zgarishlar bilan bog'liq. H^+ konsentratsiyasining ortishi kuchayib, eritmaga Ca^{2+} ning kirishi membrana o'tkazuvchanligini pasaytirdi. Ca^{2+} ionlari hujayra membranalarining stabilizatori hisoblanadi. Kalsiy borligida membranalarining elektr qarshiligi ortadi. U boshqa ionlar uchun membranalarining o'tkazuvchanligiga ta'sir qiladi, suv tashishni tartibga solishda ishtirok etadi. Ca^{2+} ning barqarorlashtiruvchi ta'siri, masalan, membrana o'tkazuvchanligini tiklash uchun zarur bo'lgan hujayradagi poliaminlarning tarkibiga ta'sir qilish orqali ham o'zini bilvosita namoyon qilishi mumkin. Ca^{2+} ionlari qarish paytida poliaminlarning hujayraga kirishini rag'batlantiradi va ularning yo'q

qilininishini kechiktiradi. Shunday qilib, stress ta'sirida membrana o'tkazuvchanligining oshishi kalsiy almashinuvining buzilishi bilan bog'liq, shuning uchun uning normallasishi o'tkazuvchanlikni tartibga solishga hissa qo'shadi.

Giperosmotik stress nafaqat suv yetishmasligi, balki NaCl ta'sirida ham sodir bo'ladi, chunki tuproq sho'rli o'simlikning tuproqdan suv olishiga imkon bermaydi [153; 404–405-b.]. Odatda o'simlikdagi suv miqdori kamayishi natijasida, uning hujayralari kamayadi va hujayra devorlari bo'shashadi. Bu turgor bosimining pasayishiga va keyinchalik hujayralardagi erigan moddalar konsentratsiyasining oshishiga olib keladi. Giperosmotik stress ta'siri plazma membranasining kuchlanishining oshishiga olib keladi, chunki plazmalemma va hujayra devori bir necha joylardan ingichka plazmalemma filamentlari bilan bog'langan bo'ladi. Membrananing kuchlanishi kalsiy kanalini faollashtiradi, kalsiy ionlari oqimini osonlashtiradi va keyingi signal kaskadini keltirib chiqaradi [154; 367–368-b.].

Bundan tashqari, suv yetishmasligi fotosintez jarayonida KFSH ishlab chiqarishni oshirish va gidrolitik fermentlarni faollashtirish orqali elektron almashinuvini to'xtatadi va shu bilan asosiy biologik molekulalarga, ayniqsa oqsillarga, nuklein kislotalarga va membrana lipidlariga zarar yetkazadi. Stress tufayli o'simlik hujayralarida elektrolitlar yo'qotilishining ko'payishi ko'pgina o'simliklarda aniqlangan [155; 13–14-b.].

Suv toshqini paytida o'simliklar hujayra shishishi (giperosmotik stress) bilan ham kurashishi kerak, ammo uning mexanizmlari haqida ma'lumotlar yetarli emas. Hujayraning optimal hajmi nazorat qilinmasa, passiv suv tarqalishi kuchli shish, membrananing kuchlanishi va hatto hujayra yaxlitligini buzilishiga olib keladi. *Arabidopsis thaliana* o'simliklari bilan olib borilgan tadqiqotlar o'simlik hujayralarida keng tarqalgan hujayra shishishi sensori bo'lgan MscS-like10 mexanosensitiv ion kanalining rolini ko'rsatdi. Transgen

o'simliklar hujayralarida gipoosmotik stress sitoplazmatik kalsiyning vaqtincha ko'payishiga (birinchi soniyalarda), KFSH to'planishiga (30 daqiqa ichida), mexanik sabab bo'lgan genlarning ekspressiyasiga va dasturlashtirilgan hujayra o'limiga (apoptoz) sabab bo'ldi [156; 2716–2718-b.].

Shunday qilib, hujayra membranalari turli omillar ta'sirini birlashtirgan holda o'simliklarning salbiy ta'sirlarga chidamliligida asosiy rol o'ynaydi. Chidamli o'simliklar membrana barqarorligi va hujayra gomeostazini saqlab turish qobiliyati bilan ajralib turadi. Membranalar yaxlitligini uzoq muddatli saqlash ularning tarkibiy qismlari - lipidlar va oqsillarning parchalanishini ingibirlash orqali ta'minlanadi, bu antioksidant himoya mexanizmlari bilan bog'liq bo'lishi mumkin. Bundan tashqari, yog' kislotalarining adaptiv qayta tuzilishi, membrana oqsillaridagi konformatsion o'zgarishlar va hujayralardagi kalsiy almashinuvini tartibga solish muhim ahamiyatga ega bo'lib, u organizmning tartibga solish tizimlarining butun majmuasining bir qismi sifatida stress sharoitlarda metabolizmni muvofiqlashtirishga yordam beradi.

I bob bo'yicha xulosa. Stress sharoitida o'simliklarda oksidlovchi stressni keltirib chiqaradigan reaktiv kislorod turlari hosil bo'ladi. O'simlik hujayralaridagi KFSH hujayra metabolizmining fiziologik, biokimyoviy va molekulyar mexanizmlarida ba'zi o'zgarishlarga olib keladigan signal yo'llarini faollashtiradi. O'simlik hujayralarida oksidlovchi stress deyarli har qanday salbiy ta'sirdan kelib chiqishi mumkin. Sho'rlanish, patogen organizmlar ta'siri, mexanik stress, qurg'oqchilik, gipoksiya va boshqa ko'plab noqulay ekologik omillar KFSH ni ishlab chiqarish va ulardan foydalanish o'rtasidagi nomutanosiblikni keltirib chiqaradi. KFSH ning ham salbiy, ham ijobiy tomonlari mavjud bo'lib, ularning hosil bo'lishi chegara darajasidan oshib ketganda o'simliklarda oksidlovchi stressni keltirib chiqaradi, lekin past yoki o'rtacha konsentratsiyalarda hujayra gomeostazini

saqlashga yordam beradigan signal uzatilishida vositachilik qiladi va o'simliklarning stress(lar)ga moslashishini osonlashtiradi. KFSH hosil bo'lishi va ularning zararsizlantirishi o'rtasidagi muvozanatni saqlash uchun o'simliklar antioksidantlardan foydalanadi. Shunga qaramay, stress paytida ularning salohiyati pasayadi. Stress sharoitida KFSH ning zararli tomonlarini oldini olish va o'simliklarning chidamlilik mexanizmlarini yaxshilash texnikasini ishlab chiqish stressga chidamli o'simliklarni tanlash yo'llarini ochishi mumkin. O'simliklarning molekulyar reaksiyalariga atrof-muhit dinamikasi ta'sir qiladi va har bir sharoitda o'ziga xos belgilarni namoyish etadi. Shu sababli, o'zgaruvchan muhit sharoitida genotip va fenotip o'rtasidagi munosabatlarni miqdoriy jihatdan aniqlash muhimdir. Bunga fenomika va o'simliklarni modellashtirish bo'yicha tadqiqotlarni birlashtirish orqali erishish mumkin, bu dinamik muhitga mos keladigan ma'lum bir genetik tarmoqlarning xatti-harakatlari bilan bog'liq ma'lumotlarni taqdim etadi.

Xulosa qilib shuni aytish mumkinki, shahar o'simliklarining fluorossent xususiyatlarini va boshqa fiziologik xususiyatlarini o'rganish atrof-muhit monitoringi asosini tashkil qiladi va shahardagi ekologik vaziyatni aniqlash uchun ishlatilishi mumkin. Ushbu jarayonning mexanizmlarini o'rganish kelajakda o'simliklarini salbiy stressdan himoya qilishning yangi usullarini ishlab chiqishga imkon beradi.

II - BOB. SHAXSIY NATIJALAR TAVSIFI VA ULARNING TAHLILI

Tadqiqotlar 2018 - yildan 2024 - yilgacha bo'lgan davrda o'tkazildi, bu davrda o'rtacha kunlik haroratning g'ayritabiiy darajada yuqori bo'lgan cho'qqilari bir necha bor qayd etilgan. Kech bahorda va yoz oylarida anomal issiq davrlarning takroriyliigi va jadalligi ortib bordi. So'nggi 3 yil ichida deyarli har yili maksimal havo harorati rekordlari yangilandi. Havo harorati 40 C va undan yuqori bo'lgan kunlar soni ortib, g'ayritabiiy issiq kunlar soni 25 dan 40 kungacha (me'yor 15-30 kun) yetdi. Har bir yil davomida tadqiqotlarimiz natijalarning takrorkanishi kuzatildi. Bu holat may oyining oxiridan sentyabr oyining boshigacha bo'lgan davrda ko'proq darajada aniqlandi, shuning uchun biz tadqiqotlarimizda asosiy e'tiborimizni yoz mavsumidagi natijalarga qaratdik. Tadqiqot obyekti sifatida Mirzo Ulug'bek nomidagi O'zbekiston Milliy universiteti Botanika bog'ida ("Botanika bog'i" guruhi) va Toshkent shahar Amir Temur maydonidagi markaziy ko'chaning chorrahasida ("Magistral" guruhi) o'sadigan chinor (*Platanus orientalis*), kashtan (*Aesculus hippocastanum*), yapon soforasi (*Styphnolobium japonicum*), gibiskus (*Hibiscus rosa sinensis*), katalpa (*Catalpa bignonioides*) va pavlovniya (*Paulownia tomentosa*) barglaridan foydalanilgan. Bu o'simliklar introduksiya qilingan vaqtiga qarab tanlab olingan. *Platanus orientalis* uzoq umr ko'radigan o'simlik bo'lib, Toshkent shahri sharoitida necha yuz yillardan beri o'sib kelayotgan daraxt hisoblanadi. Kashtan va sofora chinorga nisbatan yosh daraxt hisoblanadi. O'zbekiston sharoitida *Aesculus hippocastanum* 16-asrdan keyin, *Styphnolobium japonicum* 18-asr o'rtalaridan boshlab ekila boshlangan. *Catalpa bignonioides* 1920-yilda respublika botanika bog'iga keltirilgan. *Paulownia tomentosa* esa O'zbekiston hududidagi eng yosh daraxtlardan hisoblanadi, uni introduksiya qilinganiga 5-7-yildan ko'p bo'lgani yo'q.

Barglar ertalabki 7⁰⁰ – 9⁰⁰ soat oraliqlarida, asosan yoz oylarida, iyun, iyul va avgustda yig'ilgan. Tadqiqot uchun taxminan bir xil yoshdagi daraxtlardan foydalanilgan. Ikkala o'sish joyidan har bir daraxt turidan 4 tadan tanlab olingan va har bir daraxtdan har bir tadqiqot uchun 5 tadan barg yig'ib olingan, shunda umumiy hisobda bir oyda 20 ta barg ustida tajribalar olib borilgan. Bu har oyda va har yilda takrorlangan.

Bizning mintaqamiz shaharlarini ko'kalamzorlashtirish uchun eng munosib va tez-tez tavsiya etiladigan o'simlik turlaridan biri – *Platanus orientalis* bo'lib, *Platanaceae* oilasiga mansub daraxt hisoblanadi. Chinor kuchli ishqoriy tuproqlarda ham yaxshi o'sadi. Shahar sharoitida turli gaz va tutunlarga chidamli daraxt hisoblanadi.

Aesculus hippocastanum daraxti *Fagaceae* oilasiga mansub bo'lib, yong'oq mevali manzarali o'simlik hisoblanadi. *Aesculus hippocastanum* 500-1000 yilgacha yashaydi, bo'yi 35 m, tana diametri 2 m ga yetadi. Ushbu o'simlik tuproqni himoya qilish, suvni muhofaza qilish va sanitariya kabi vazifalarni bajaradi. Bugungi kunga kelib *Aesculus hippocastanum* barglari, urug'lari va ildizidan farmakologiya sohalarida foydalaniladi [157; 18–19-b.].

Styphnolobium japonicum –balandligi 25 m gacha bo'lgan, keng sharsimon tojli, tez o'sadigan va 150 yilgacha yashaydigan daraxt hisoblanadi, shahar sharoitini ko'kalamzorlashtirish uchun juda mos keladi. Yaponiya, Xitoy va Koreya bir vaqtning o'zida bu juda tez o'sadigan daraxtning vatani hisoblanadi. *S. japonicum* sho'rlangan tuproqlarda o'sishi mumkin. Shuningdek, qurg'oqchilikka va soyaga chidamli. Dukkakdoshlar (*Fabaceae*) oilasiga mansub bo'lib, o'simlik xususiyatlarining akatsiya bilan o'xshashligi tufayli yapon soforasi ko'pincha "yapon akatsiyasi" deb ham ataladi. Daraxt och yashil va yam-yashil novdalari bilan bog'ning boshqa o'simliklari orasida ajralib turadi va janubiy yoki mo'tadil kengliklarda joylashgan har qanday bog'ni mukammal bezatadi.

Hibiscus rosa-sinensis (Xitoy atirguli) oʻsimligi balandligi 3 m gacha boʻlgan doimiy yashil buta boʻlib, yaltiroq, silliq, toʻq yashil barglari va diametri 16 sm gacha boʻlgan gullarga ega. *Hibiscus rosa-sinensis* ning vatani janubiy Xitoy boʻlishiga qaramasdan, tropik va subtropik iqlimi boʻlgan boshqa hududlarga muvaffaqiyatli moslashgan. Bundan tashqari, Xitoy atirgullari bogʻdorchilikda, shahar koʻchalarini koʻkalamzorlashtirishda manzarali oʻsimlik sifatida keng qoʻllaniladi. Tabiiy sharoitda u martdan oktyabrgacha gullaydi. Xitoy atirgullari haroratni talab qiladi (qishda +12°C dan past boʻlmagan, yozda +25°C dan yuqori), shuning uchun shimoliy hududlarda, shu jumladan Rossiyada bu oʻsimlik turi xona yoki issiqxona oʻsimligi sifatida oʻstiriladi.

Catalpa bignonioides – boʻyi 30 m, diametri 1,5 m ga yetadigan, Shimoliy Amerikaning janubi-sharqiy qismida oʻsadigan *Bignoniaceae* oilasiga mansub daraxt turi hisoblanadi. *Catalpa bignonioides* oʻsimligi shaharlarning chiqindi gazlar bilan ifloslangan havo koʻrinishidagi stressga mukammal darajada bardosh berganligi sababli shahar yoʻllarini koʻkalamzorlashtirishda keng qoʻllaniladi.

Shahar joylarini obodonlashtirishda tez-tez ishlatiladigan daraxtlardan yana biri *Paulownia tomentosa* - *Paulowniaceae* oilasiga mansub, balandligi 25 m gacha boʻlgan, keng tuxumsimon tojli, tez oʻsadigan va 100 yilgacha yashaydigan daraxt hisoblanadi. Bu daraxtning vatani Janubiy va Janubi-Sharqiy Osiyo. *Paulownia tomentosa* shoʻrlangan tuproqlarda oʻsishi mumkin, bundan tashqari, qurgʻoqchilikka hamda, soyaga chidamliligi uni Oʻzbekiston shahar koʻchalarini koʻkalamzorlashtirish uchun afzal obyektga aylantiradi.

2.1-§. Toshkent shahri hududidagi ko‘p yillik o‘simliklar bargidagi oksidlovchi stress darajasini baholash

2.1.1-§. Stress omillarining Botanika bog‘i sharoitida o‘suvchi ko‘p yillik o‘simliklar bargidagi lipidlarni perikisli oksidlanish jarayoniga ta’siri

O‘simliklar butun hayoti davomida tabiiy muhitda turli stresslar ta’sirida bo‘ladi. Tez-tez uchraydigan abiotik stresslarga ekstremal harorat, yuqori sho‘rlanish, haddan tashqari yorug‘lik, suv yetishmasligi, ozon va gerbitsidlar kabi ifloslantiruvchi moddalar, og‘ir metallarning yuqori konsentratsiyasi, ultrabinafsha nurlar ta’siri va boshqalar kiradi. O‘simliklarda abiotik stress ta’sirida KFSH ning hosil bo‘lishi ortadi, bu lipidlar, oqsillar va nuklein kislotalar kabi biomolekulalarga zarar yetkazishi mumkin. Membrana lipidlarining peroksidlanishi KFSH ning asosiy zararli ta’siri hisoblanadi. Odatda, o‘simliklardagi LPO jarayoni MDA miqdorini o‘lchash orqali aniqlanadi. MDA atrof-muhit ta’siridan kelib chiqqan oksidlovchi stressni aniqlashning keng qo‘llaniladigan belgisidir [158; 1–2-b].

LPO jarayonlarining intensivligini bilvosita tiobarbiturat kislota (TBK) faol mahsulotlari miqdori bilan baholash mumkin. Birlamchi LPO mahsulotlari (lipid gidroperoksidlari) beqaror bo‘lib, ikkilamchi LPO mahsulotlari (aldegidlar, ketonlar, spirtlar, epoksidlar) hosil bo‘lishi bilan tezda parchalanib ketadi. Ular orasida MDA eng mashhur bo‘lib, TBK-faol moddalar guruhining asosiy tarkibiy qismini tashkil etadi (TBK-faol moddalar – to‘qimalarda tiobarbiturat kislota bilan o‘zaro ta’sir qiluvchi barcha moddalardir). Odatda, ksenobiotiklarning organizmga kirishi LPO jarayonini kuchaytiradigan patologik jarayonlarning rivojlanishiga, hamda, TBK-faol mahsulotlarning darajasi oshishiga sabab bo‘ladi.

LPO ning ikkilamchi mahsuloti sifatida MDA miqdorini aniqlash uchun TBK – reaktiv mahsulotlarni aniqlash usuli qo‘llaniladi. Kislotali muhitda yuqori haroratda MDA TBK bilan reaksiyaga kirishib, pushti rangli trimetin kompleksini hosil qiladi. Bu kompleks ikki molekula TBK hamda bir molekula

MDA dan iborat. MDA yogʻ kislotalaridan hosil boʻladi. Uning hujayrada ortiqcha toʻplanishi membrananing moʻrtlashib qolishiga va oquvchanligini pasayishiga sabab boʻladi. Natijada membrananing oʻtkazuvchanlik funksiyasi buziladi.

Oʻsimlik namunalarida MDA miqdorini aniqlash [159; 189–190-b.] quyidagicha amalga oshirildi: 100 mg dan oʻlchab olingan oʻsimlik barglari 2 ml 20% li uch xlor sirka kislota bilan chinni xovonchada gomogen holga keltirildi, 0,5 ml dan qoʻshib borildi. Olingan gomogenat 10000 g tezlikda, 4°C da 15 minut davomida sentrifuga qilindi. 0,5 ml supernatantga 20% li uch xlor sirka kislota eritilgan 1,5 ml 0,5% li TBK qoʻshildi. Ekstraktlarning oʻz rangining taʼsirini hisobga olish uchun nazorat sifatida 0,5 ml supernatantga 1,5 ml 20% li uch xlor sirka kislota qoʻshdik. Tajriba namunalari 30 daqiqa davomida 95 C da suv hammomida inkubatsiya qilindi. Inkubatsiyadan soʻng namunalar muz hammomida sovutildi va nazorat hamda, tajriba namunalari AQSh tomonidan ishlab chiqarilgan «BioTekInstruments» mahsuloti boʻlgan Synergy NT mikroplanshet yordamida 532 nm toʻlqin uzunligida oʻlchandi.

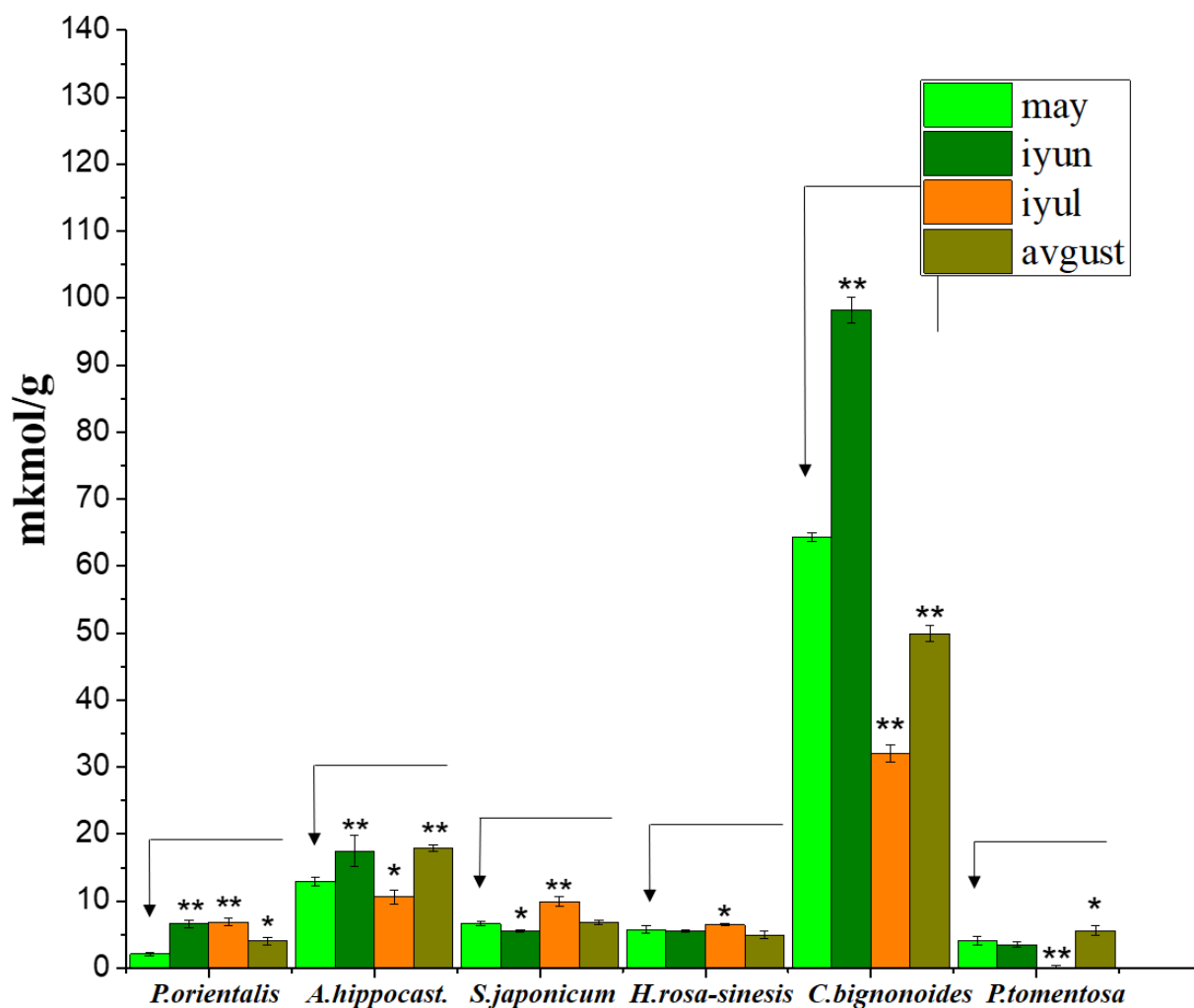
Hosil boʻlgan MDAning miqdorini hisoblashda molyar ekstensiya koeffitsiyentidan ($1,56 \times 10^{-5} \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) foydalanildi va MDA konsentratsiyasi mkmol/g miqdorida belgilandi.

LPO jarayonining mahsuloti MDA ning toʻplanish dinamikasini aniqlashda 2018-2023 yillar davomida biz vegetatsiya davrining dastlabki bosqichlarida (aprel oyida) barcha oʻsimliklarning barglarida uning miqdori minimal darajada ekanligini va bu oʻsish sharoitlariga bogʻliq emasligini aniqladik. Vaqt oʻtishi bilan, oʻrtacha kunlik havo haroratining oshishi natijasida oʻsimlik barglarida MDA miqdori ortib bordi, bu esa oksidlovchi stressning rivojlanishini koʻrsatadi. Olingan natijalar 2.1-rasmda keltirilgan.

Botanika bogʻida oʻsuvchi *Platanus orientalis* oʻsimligida may oyida MDA miqdori 2,11 mkmol/g ni tashkil qildi. Lekin, vaqt oʻtishi bilan MDA

konsentratsiyasining keskin oshishi kuzatildi: iyun oyida MDA miqdori dastlabki qiymatlarga nisbatan 6,5 barobar oshdi va mavsum soʻngiga qadar monoton ravishda oshishda davom etdi va avgust oyiga kelib biroz pasayib, 4,02 mkmol/g ni tashkil qildi. *Styphnolobium japonicum* barglarida may oyida MDA miqdori 6,65 mkmol/g ni tashkil etdi. Harorat eng yuqori boʻlgan iyul oyida MDA miqdori 78% ga oshib, 9,92 mkmol/g ni tashkil qildi. Mavsum oxiriga kelib boshlangʻich koʻrsatkichlarni namoyon qildi (6,84 mkmol/g). *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida MDA miqdori mavsum davomida deyarli bir xil koʻrsatkichlarga ega boʻldi, may va iyun oylarida bu koʻrsatkich mos ravishda 5,74 mkmol/g va 5,5 mkmol/g ni tashkil qildi. Iyul oyida oksidlovchi stress darajasi oshib, oʻsimlik barglari tarkibida MDA miqdori 6,44 mkmol/g ekanligi aniqlandi. Mavsum oxiriga kelib, *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida oksidlovchi stressning 1,3 martaga kamaygani kuzatildi (4,92 mkmol/g).

Olingan natijalar shuni koʻrsatadiki, Botanika bogʻi sharoitida oʻsuvchi *Platanus orientalis*, *Styphnolobium japonicum*, *Hibiscus rosa-sinensis* misolida iyul oyida haroratning oshishi MDA darajasining oshishiga sabab boʻldi. Bu esa oʻsimlik hujayralarida LPO jarayonining intensivligi ortganligidan dalolat beradi. Shunga oʻxshash natijalar S.Majid va boshqalarning tadqiqotlarida ham olingan boʻlib, bunda turli gʻoʻza genotiplarida haroratning oshishi natijasda MDA darajasi oshganligi aniqlangan [160; 2759–2760-b].



2.1-rasm. Botanika bog‘i sharoitida o‘sovchi o‘simlik barglaridagi MDA to‘planish dinamikasi ($n=20$; $M\pm m$, $*P<0,05$; $P<0,01$)**

Barcha o‘simliklar orasida MDA ning yuqori ko‘rsatkichlari *Catalpa bignonioides* barglarida kuzatildi. May oyida botanika bog‘ida o‘sovchi *Catalpa bignonioides* barglarida MDA miqdori 64 mkmol/g ni tashkil qildi. Bu ko‘rsatkich o‘simliklarga sezilarli stress ta‘siri bo‘lganligidan dalolat beradi. Iyun oyida boshlang‘ich ko‘rsatkichlarga nisbatan 98 mkmol/g gacha oshgani kuzatildi, iyul oyida esa havo harorati yuqori bo‘lishiga qaramasdan, moslashish mexanizmlarining faol ishga tushirilishi sababli barg to‘qimalarida MDA miqdori keskin pasayadi (31 mkmol/g), mavsum so‘ngida iyul oyiga nisbatan 1,5 barobar oshib, 48 mkmol/g ni tashkil qildi. *Paulownia tomentosa* da ham iyul oyida oksidlovchi stress darajasi minimal ekanligi aniqlandi va avgust oyiga kelib MDA miqdori bir necha barobar oshib 5,58 mkmol/g ni

tashkil qildi.

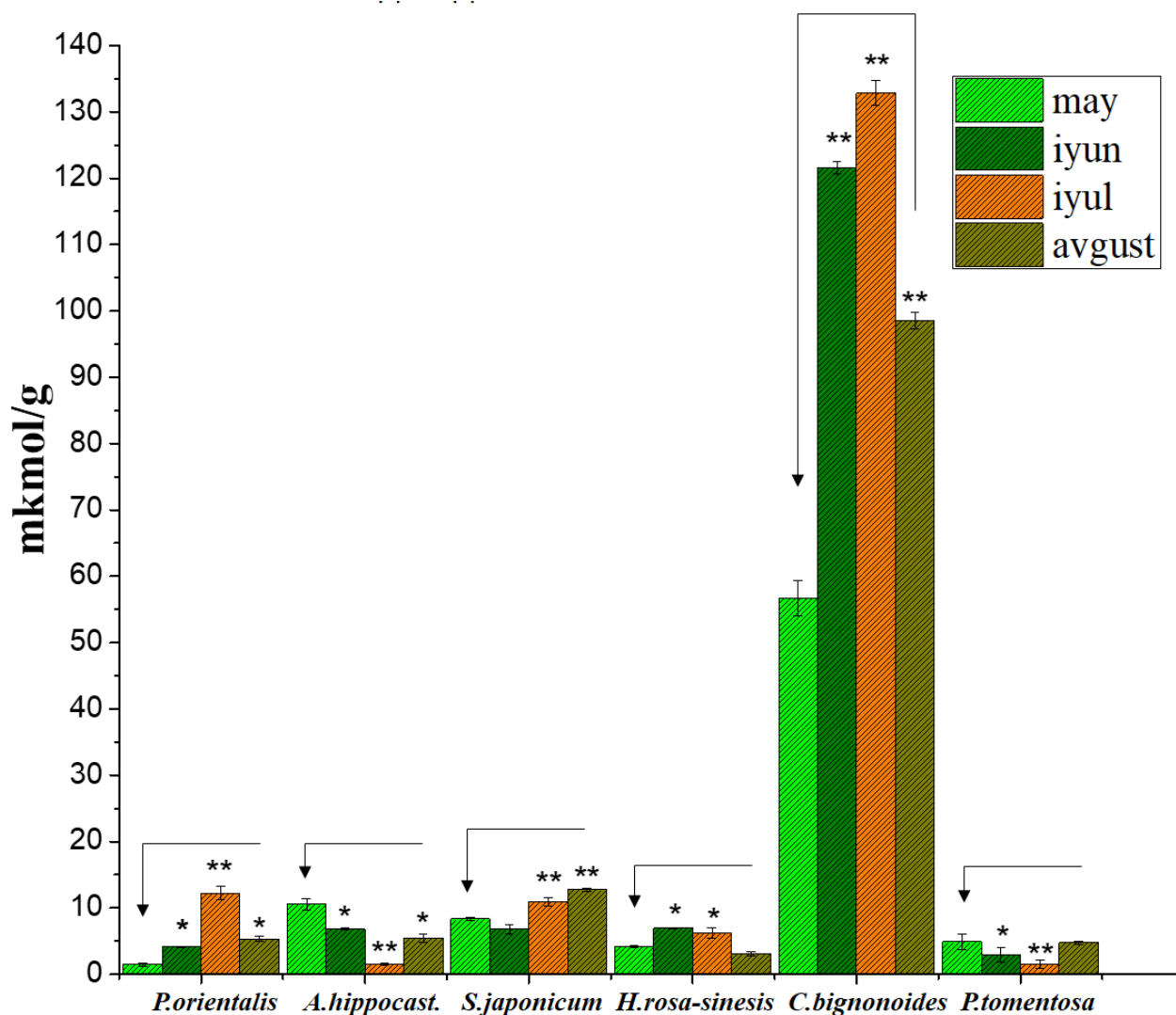
Catalpa bignonioides oʻsimligida kuzatilgan dinamika *Aesculus hippocastanum* oʻsimligida ham aniqlandi. *Aesculus hippocastanum* misolida biz oksidlovchi stressni oʻrganganimizda oʻsimlik barglarida MDA darajasi boshlangʻich qiymatlarga nisbatan iyun va avgust oylarida 17 martagacha oshganligi kuzatildi (mos ravishda 17,48 mkmol/g va 17,95 mkmol/g). *Catalpa bignonioides* oʻsimligida ham iyun va avgust oylarida oksidlovchi stressning yuqori ekanligi aniqlangan edi. Shunga oʻxshash natijalar O.L.Sandekova ishlarida ham olingan boʻlib, Botanika bogʻida oʻsuvchi *Hemerocallis hybrida* va *Hosta decorate* koʻp yillik oʻsimliklarida avgust oyida iyul oyiga nisbatan MDA miqdori oshishi aniqlangan [161; 56–57-b.]. Mualliflarning fikriga koʻra, MDA ning oʻsishi KFSH ning koʻpayganligini va oʻsimliklardagi oksidlovchi stress darajasining ortganligidan dalolat beradi. Va bu esa oʻsimliklarda noqulay sharoitga nisbatan adaptatsiya mexanizmi tizimini faollashishini bildiradi.

2.1.2-§. Magistral sharoitdagi oʻsimlik barglarida malondialdegid hosil boʻlishiga stress omillarining taʼsiri

Atrof-muhit obyektlarining holatini baholashning yondashuvlaridan biri oʻsimliklarning antioksidant himoya tizimi faoliyatidagi oʻzgarishlarni aniqlashdir. Noqulay atrof-muhit omillari taʼsirida LPO jarayoni intensivligining hamda oʻsimliklarda kuzatiladigan MDA konsentratsiyasining oshishi antioksidant faollikka ega boʻlgan biomolekulalar tarkibining koʻpayishi bilan birga keladi. Oʻsimliklarning moslashish qobiliyati ularning turlarining oʻziga xosligi va tegishli atrof-muhit sharoitlari bilan belgilanadi. Soʻnggi oʻn yilliklarda ifloslanishning yuqori darajasi asta-sekin shakllandi. Ifloslantiruvchi moddalarning yuqori konsentratsiyasi oʻsimliklar populyatsiyasining tuzilishi va faoliyatiga taʼsir qiladi. Shunga koʻra, oʻsimliklarning javoblari murakkab va noaniq boʻlib, ularning taʼsirga boʻlgan

munosabati ko'plab omillarga bog'liq. Ko'pgina hollarda stress ta'sirining ortishi LPO jarayonining kuchayishiga olib keladi. Shu bilan birga, LPO darajasi stress omillari ta'sirida hujayraning antioksidant tizimlarining faollashishiga qarab turlicha ifodalanadi. O'rtacha ta'sirli hududda o'suvchi o'simliklardagi LPO mahsulotlari miqdori nazorat bilan solishtirganda 1,5-2,0 barobar ortadi [162; 21–22-b.]. Shu sababli keyingi tadqiqotlarimizni Botanika bog'ida o'suvchi o'simlik barglaridan olingan natijalar magistral sharoitda qanday o'zgarishini aniqlashga bag'ishladik. Adabiyotlardan ma'lum bo'lishicha, LPO jarayoni mahsulotlarining eng ko'p to'planishi avtomobil chiqindilaridan ta'sirlangan hududda, ayniqsa markaziy shahar yo'llari hududida kuzatiladi [163; 15–16-b.]. Bizning natijalarga ko'ra, avtomobil yo'llarining ta'siri MDA darajasiga va oksidlovchi stressga ham ta'sir qilganini aniq ko'rish mumkin (2.2-rasmga qarang).

Magistral yaqinida o'sayotgan *Platanus orientalis* daraxti barglarida asosan iyul oyida MDA miqdori sezilarli o'sishi qayd etildi, ya'ni 12,19 mkmol/g ni tashkil qildi, lekin keyinroq AOT faollashishi oksidlovchi stressni kamayishiga sabab bo'ldi (5,31 mkmol/g). Chiqindi gazlar bilan ifloslangan havo ko'rinishidagi stress sharoitida *Hibiscus rosa sinensis* barglarida may oyida MDA miqdori 4,92 mkmol/g ni tashkil qildi. Issiq mavsum kirib kelishi bilan oksidlovchi stress ham yuqori ko'rsatkichlarni namoyon qildi. Iyun va iyul oylarida MDA miqdori mos ravishda 6,96 mkmol/g va 6,21 mkmol/g ekanligi aniqlandi. MDA ning o'sishi KFSH ning ko'payganligidan va o'simliklardagi oksidlovchi stress darajasining yuqori ekanligidan dalolat beradi. Avgust oyiga kelib, xuddi *Platanus orientalis* o'simligi kabi *Hibiscus rosa sinensis* barglarida ham MDA miqdorining kamayishi kuzatildi, ya'ni iyul oyiga nisbatan 2 barobar kamayishi aniqlandi.



2.2-rasm. Avtomagistral sharoitida o'suvchi o'simlik barglarida MDA to'planish dinamikasi ($n=20$; $M\pm m$, $*P<0,05$; $P<0,01$)**

Magistral sharoitda o'suvchi *Styphnolobium japonicum* barglarida vegetatsiya davri davomida MDA miqdori sezilarli darajada o'zgardi. May oyidan boshlab MDA miqdori 8,36 mkmol/g ekanligi aniqlandi. Iyun oyiga kelib, bu ko'rsatkich biroz pasayib, 6,82 mkmol/g ni tashkil qildi (botanika bog'i bilan solishtirganda bu ko'rsatkich 1,3 barobar ko'p edi). Iyul va avgust oylarida *Styphnolobium japonicum* barglarida MDA miqdori mos ravishda 10,92 mkmol/g va 12,74 mkmol/g ekanligi aniqlandi. Olingan natijalarga ko'ra, mavsum davomida oksidlovchi stressning rivojlanishi magistral sharoitda o'sadigan *Styphnolobium japonicum* o'simligi hujayralari uchun xos ekanligi aniqlandi.

MDA ning eng yuqori ko'rsatkichlari introduksiya qilinganiga ko'p bo'lmagan *Catalpa bignonioides* barglarida kuzatildi. *Catalpa bignonioides* barglarida iyul va avgust oylarida boshlang'ich natijaga nisbatan 121 va 132,5 mkmol/g gacha oshgani, avgust oyiga kelib MDA miqdori 98,55 mkmol/g ni tashkil qildi, bu esa botanika bog'idagi turiga nisbatan 2 barobar yuqori ekanligi qayd etildi. Qayd etish lozimki, magistral sharoitdagi qo'shimcha stress MDA miqdorining qo'shimcha oshishiga sabab bo'ldi. Ko'pgina tadqiqotlar shuni ko'rsatadiki, og'ir metallar ko'p hollarda hujayralardagi LPO jarayoni intensivligini oshiradi [164; 50–51-b.]. Adabiyotdagi ma'lumotlarga ko'ra, tuproq tarkibida Cd konsentratsiyasining oshishi bug'doy o'simligi hujayralarida MDA miqdorining ortishiga sabab bo'lgan. Mualliflarning fikricha, LPO intensivligi o'simliklarning og'ir metallarga chidamliligini aniqlash uchun ishonchli belgi bo'lib xizmat qiladi. Shu bilan birga, bu jarayon haroratning o'zgarishi bilan, ushbu o'simliklarda chuqurroq moslashish mexanizmlarini ishga tushirish bilan ham bog'liq.

Aesculus hippocastanum o'simligida esa aksincha, nisbatan past ko'rsatkichlar kuzatildi. May oyida MDA miqdori 10,56 mkmol/g ni tashkil qildi va iyun oyiga qadar pasayib, bu ko'rsatkich 8,55 mkmol/g ekanligi aniqlandi. Iyul oyida MDA miqdori Botanika bog'idagi turiga nisbatan 7 martagacha kamayib ketganligi qayd etildi. Adabiyotlardagi ma'lumotlarga ko'ra, tadqiqot natijasida texnogen ifloslangan muhit sharoitida barglarida oksidlanish jarayonlarining intensivligi pasaygan manzarali o'simlik turlari ham mavjud. Xususan, *Ac.platanoides*, *L.sibirica* va *S.aucuparia* barglarida MDA miqdori nazoratga qaraganda o'rtacha 30% ga kamaygani aniqlangan. *A.hippocastanum* ning tashqi ta'sirga javobi boshqa turlardan sezilarli darajada farq qiladi. Magistral yaqinida o'sadigan bu o'simlikning barglaridagi MDA miqdori nazorat qiymatlaridan sezilarli darajada oshib ketdi (3,5 baravar). Biroq, boshqa magistral sharoitda o'suvchi turlarida MDA miqdorining 42%

ga kamayishi kuzatildi. Bu holatni *A.hippocastanum* ning ifloslantiruvchi moddalar ta'sirida yuzaga keladigan individual metabolik qayta tuzilishi bilan bog'liq deb izohlash mumkin [165; 151–155-b.]. Qo'shimcha stress bo'lgan magistral sharoitda o'suvchi *Paulownia tomentosa* barglarida oksidlovchi stressing rivojlanish dinamikasi botanika bog'idagi turidan deyarli farq qilmadi, MDA miqdori iyun oyida –2,93 mkmol/g, iyulda – 1,58 mkmol/g va avgustda 4,77 mkmol/g ni tashkil qildi.

III - BOB. KO'PYILLIK O'SIMLIK BARGIDAGI ANTIOKSIDANT HIMOYA TIZIMINING BIOKIMYOVIY VA BIOFIZIKAVIY KO'RSATKICHLARI

3.1-§. O'sish sharoitlarining antioksidant fermentlar (superoksiddismutaza va katalaza) faolligiga ta'siri

Antioksidant himoya tizimi past molekulyar og'irlikdagi antioksidantlarni va bir qator fermentlarni (SOD, katalaza va boshqalarni) o'z ichiga oladi. SOD perikisli oksidlanish jarayonining faolligini va LPO mahsulotlarining (shu jumladan MDA) to'planishini tartibga solish uchun safarbar qilingan birinchi (avangard) fermentlardan biri bo'lganligi sababli, SOD faolligini o'rganish biz uchun qiziqarli tuyuldi. Tadqiqotlar shuni ko'rsatadiki, haroratning SOD faolligiga ta'siri noaniq bo'lib, nafaqat omil ta'sirining davomiyligiga, uning intensivligiga, balki o'rganilayotgan o'simlik turiga ham bog'liq. Yorug'lik va harorat bilan bir qatorda, SOD faolligiga ta'sir qiluvchi asosiy omil mineral oziqlanishdir. Ozuqa muhitida mis, rux, temir va marganesning yetishmasligi ferment faolligiga sezilarli ta'sir qiladi.

Umumiy SOD faolligini aniqlashning bir nechta usullari mavjud bo'lib, biz tadqiqotlarimizda ferment faolligini *in vitro* ishqoriy muhitda adrenalinning autooksidlanish reaksiyasida superoksid radikalini ingibirlash orqali aniqlashdan foydalanganmiz.

Ishning borishi: SOD faolligini aniqlash uchun o'simlik gomogenati tayyorlanadi [166; 8–19-b.]. Buning uchun o'simlik barglaridan 100 mg dan o'lchab olinadi va 1 ml 10 mM Tris HCl (pH=7,8) bilan chinni xovonchada maydalandi. Gomogenat 7000 g tezlikda, +2+4°C da 15 minut davomida sentrifuga qilindi. Olingan supernatant ferment manbai sifatida ishlatildi.

Nazorat sifatida 2 ml bikarbonat buferiga (0,2 M, pH=10,65) 0,1 ml distillangan suv va 0,1 ml 0,1 % li (5,46 mM) adrenalin gidroklorid eritmasi qo'shildi va yaxshilab aralashtirib, Cary UV 60 spektrofotometruga joylashtiriladi va optik zichligi 5 daqiqa davomida har 30 soniyada 347 nm

to'liq uzunligida aniqlanadi. Keyin, 0,1 ml ferment manbayi, ya'ni, o'simlik gomogenatiga 0,1 ml 0,1% adrenalin gidrokloridi, hamda, 2 ml bikarbonat bufer (pH=10,65) qo'shildi, aralashtiriladi va yuqorida tavsiflanganidek optik zichlik o'lchandi.

Ferment faolligi quyidagi formula yordamida aniqlandi:

$$A(SOD) = \frac{5''(O) - 5''(K) \times 54,6 \text{ mM} \times V}{t},$$

bunda, A(SOD) – ferment faolligi, daqiqada parchalangan adrenalin mM,

5'' (O)- tajriba namunalarining optik zichligi,

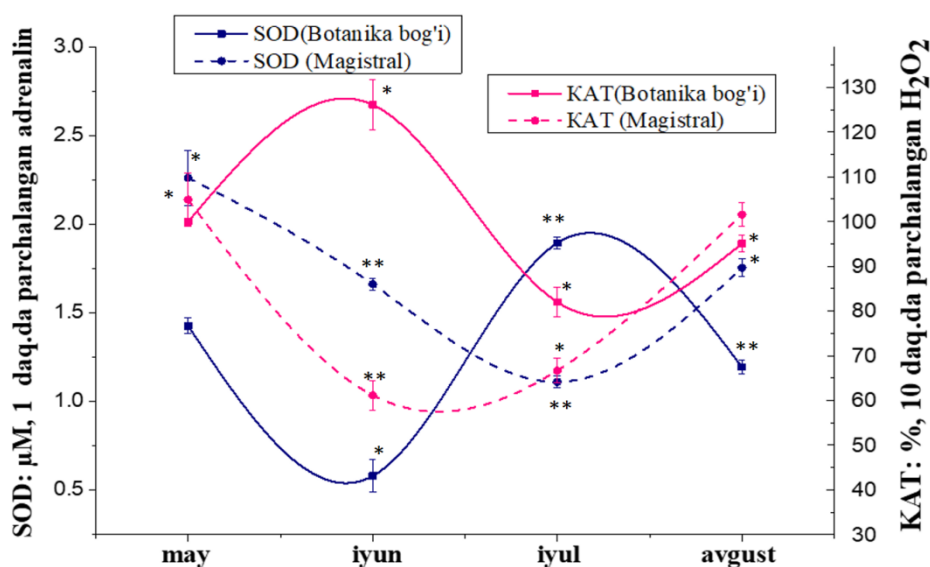
5'' (K)- nazorat namunasining optik zichligi,

54,6 mM –adrenalin konsentratsiyasi,

V – ferment manbayi (l),

t –adrenalinning autooksidlanishini ingibirlanish vaqti, 5 min.

Botanika bog'ida o'sadigan *Platanus orientalis* barglarida may oyida SOD faolligi 1,4 μM ni tashkil qildi. Iyun oyida bu ko'rsatkich 2,5 marta kamaygani (0,58 μM), iyul oyida – yozning o'rtasida 3 marta oshgani (1,89 μM) kuzatildi (3.1-rasmga qarang).



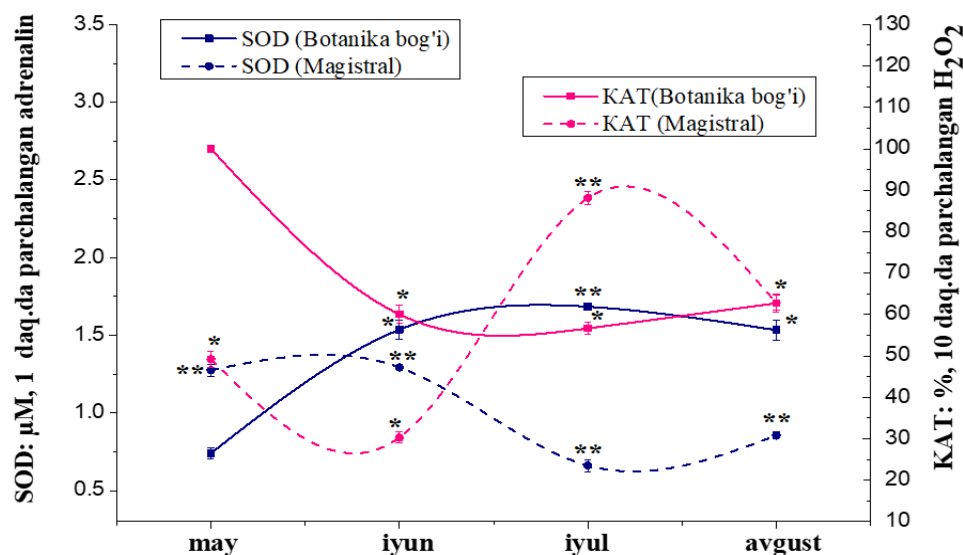
3.1-rasm. *Platanus orientalis* barglarida SOD va katalazaning fermentativ faolligining mavsumiy o'zgarishi ($n=20$; $M \pm m$, $*P < 0,05$; $P < 0,01$)**

Taqqoslash uchun, ayni shu tajribalarimizni qo‘shimcha stress mavjud bo‘lgan magistral sharoitda o‘sovchi *Platanus orientalis* barglarida o‘tkazdik. Natijalarga ko‘ra, *Platanus orientalis* barglarida ikkala AOT fermenti ham qiyinroq sharoitlarda sinxron ravishda faollashgani ma’lum bo‘ldi. Magistral yo‘l yaqinida o‘sovchi chinor barglarida SOD faolligini o‘rganganimizda may oyida faollik yuqori ekanligi aniqlandi (2,26 μM), keyin esa magistral ko‘rinishidagi qo‘shimcha stress SOD faolligini iyun (1,66 μM) va iyul (1,11 μM) oylarida boshlang‘ich qiymatlarga nisbatan 43% va 38% ga kamayishiga olib keldi. Mavsum oxiriga kelib ferment faolligi dastlabki qiymatdan farq qilmadi. Tadqiqotlarda olingan shunga o‘xshash natijalar urbanizatsiya sharoitida *Acer platanoides* o‘simligida nazorat namunalari bilan solishtirganda SOD faolligining 14% ga pasayishi qayd etilgan [167; 1008–1009-b.]. Shuningdek, adabiyot ma’lumotlaridan ma’lum bo‘lishicha, 45°C haroratda Porloq-4 g‘o‘za navida nazorat namunalari bilan solishtirganda SOD faolligining 48% ga pasayishi qayd etilgan [168; 33–34-b.].

Botanika bog‘ida o‘sovchi *Aesculus hippocastanum* o‘simligi barglarida may oyida SOD faolligi 0,74 μM ni tashkil qildi. Yoz mavsumi davomida ferment faolligi oshib bordi (iyun – 1,54 μM , iyul – 1,68 μM) va avgust oyida faollik biroz pasayib, 1,53 μM ni tashkil qildi (3.2-rasmga qarang). Adabiyotlarda qishloq xo‘jaligi ekinlarining yuqori haroratga chidamliligi antioksidant fermentlar faolligining oshishi bilan bog‘liqligi haqida dalillar mavjud [168; 33–39-b.]. Shuningdek, issiqlik stressi va qurg‘oqchilik sharoitida makkajo‘xori ko‘chatlarining barglari va ildizlarida SOD faolligi oshishi qayd etilgan [169; 116–124-b.].

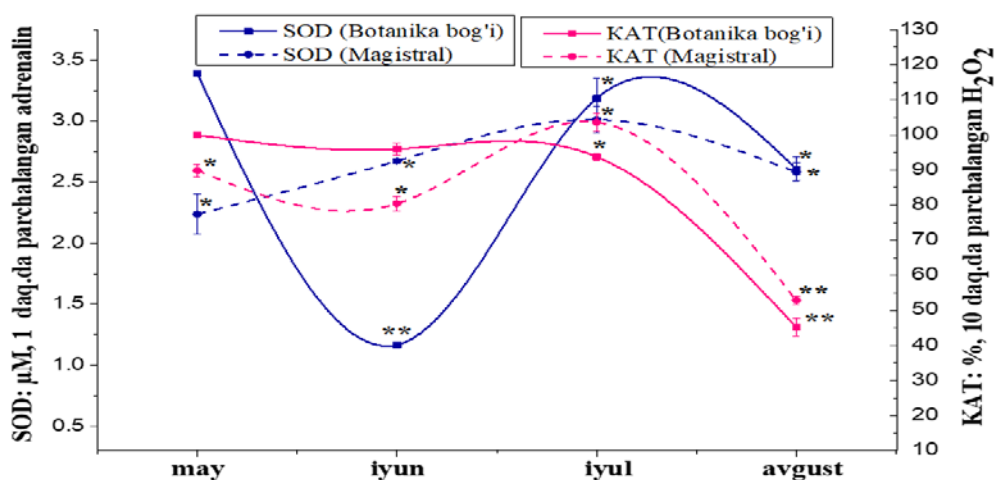
Avtomagistral yaqinida o‘sovchi *Aesculus hippocastanum* barglarida SOD faolligi may va iyun oylarida deyarli bir xil ko‘rsatkichlarni namoyon qildi (1,28 μM va 1,29 μM), iyul va avgust oylarida SOD faolligi kamayib ketdi (0,66 μM va 0,86 μM). Iyul oyida ferment faolligini pasayishini MDA

miqdorini kamayishi bilan izohlash mumkin, chunki MDA ning kam to'planishi LPO jarayoni intensivligi pasayganidan, bu esa erkin radikallar kamayganidan dalolat beradi.

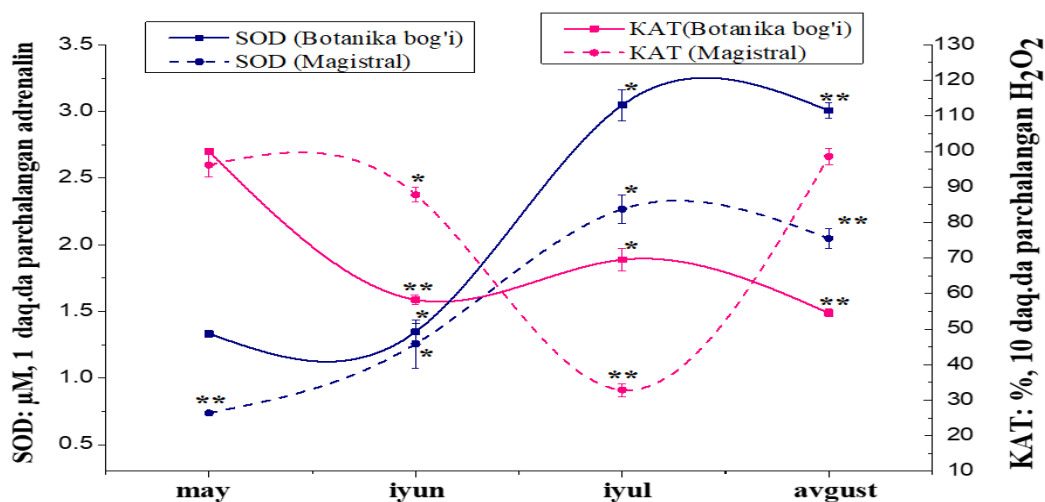


3.2-rasm. *Aesculus hippocastanum* barglarida SOD va katalazaning fermentativ faolligining mavsumiy o'zgarishi ($n=20$; $M \pm m$, $*P < 0,05$; $P < 0,01$)**

O'rtacha kunlik harorat $40-42^{\circ}\text{C}$ bo'lgan iyul oyida fermentning maksimal faollashuvi Botanika bog'ida o'sadigan *Styphnolobium japonicum* (3.3-rasmga qarang) va *Hibiscus rosa-sinensis* (3.4-rasmga qarang) barglarida kuzatildi, ya'ni ferment faolligi mos ravishda $3,19 \mu\text{M}$ va $3,05 \mu\text{M}$ ni tashkil qildi.



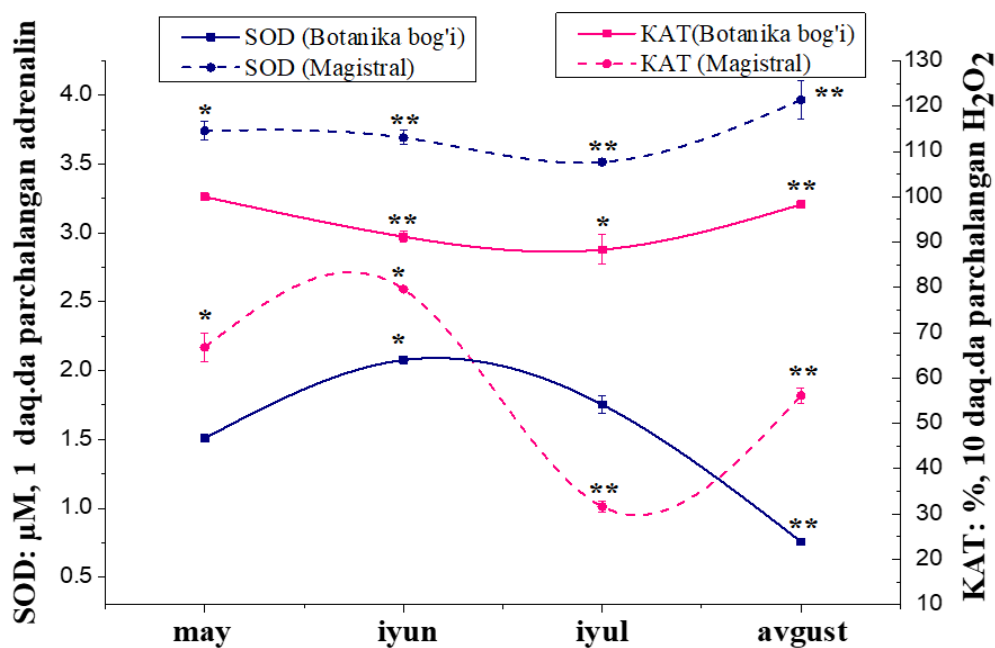
3.3-rasm. *Styphnolobium japonicum* barglarida SOD va katalazaning fermentativ faolligining mavsumiy o'zgarishi ($n=20$; $M \pm m$, $*P < 0,05$; $P < 0,01$)**



3.4-rasm. *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida SOD va katalazaning fermentativ faolligining mavsumiy o'zgarishi ($n=20$; $M \pm m$, $*P < 0,05$; $**P < 0,01$)

Ferment faolligini pasayishi Botanika bog'ida o'suvchi *Catalpa bignonioides* barglarida ham aniqlandi (3.5-rasmga qarang). O'simlik barglarida may oyida SOD faolligi $1,51 \mu\text{M}$ ni tashkil qildi. Iyun va iyul oylarida SOD ning deyarli o'zgarmas faollikka ega bo'lganligi kuzatildi (mos ravishda $2,08 \mu\text{M}$ va $1,75 \mu\text{M}$), faqat avgust oyiga kelib SOD faolligi boshlang'ich qiymatga nisbatan 2 martaga kamayib ketdi. Magistral sharoitda o'suvchi *Catalpa bignonioides* barglarida mavsum davomida o'rganilgan barcha o'simliklarga nisbatan SOD ning yuqori ko'rsatkichlarni namoyon qilganligiga guvoh bo'ldik ($3,74 \mu\text{M} - 3,97 \mu\text{M}$). Yuqori harorat ta'sirida SOD faolligini oshishi ko'plab tadqiqotlarda qayd etilgan: gilos daraxti barglarida yuqori harorat, ya'ni, 2 soat davomida 50°C issiqlik ta'sirida SOD faolligi 19% ga oshdi va keyin 24 soat davomida faollik nazoratga nisbatan 43% ga oshdi [170; 37–38-b.]. Mualliflar SOD faolligining oshishini fitogormonlar tomonidan SOD sinteziga javob beradigan genning ekspressiyasini boshlanishi va KFSH shakllanishining ortishi bilan bog'laydilar. Bir qator og'ir metallarning (Cr, Cd, Cu, Zn) *Hydrilla verticillata* o'simligidagi SOD faolligiga ta'siri o'rganilgan bo'lib, kadmiy va mis ta'sirida ferment faolligi oshishi kuzatilgan. Tadqiqotlarda magistral sharoitda atmosferada og'ir

metallarning yuqori konsentratsiyasi aniqlangan [171; 30–31-b.]. Bu og‘ir metallar ifloslantiruvchi moddalar sifatida ferment faolligining o‘zgarishiga sabab bo‘ladi. Ta’kidlash kerakki, xuddi shu davrda botanika bog‘ida o‘sadigan *Catalpa bignonioides* barglarida bu fermentning faolligi 2 marta past edi.



3.5-rasm. *Catalpa bignonioides* barglarida SOD va katalazaning fermentativ faolligining mavsumiy o‘zgarishi ($n=20$; $M \pm m$, $*P<0,05$; $**P<0,01$)

Botanika bog‘ida o‘sovchi *Paulownia tomentosa* barglarida ham SOD faolligi mavsum davomida oshib bordi va kuzatish davrining oxiriga kelib maksimal qiymatlarga yetdi. May oyidagi ko‘rsatkichlarga nisbatan o‘rtacha ferment faolligi 4,5 baravar oshdi, ya’ni avgust oyiga kelib 1,38 μM ni tashkil etdi (3.6-rasmga qarang).

Parallel ravishda biz vodorod peroksidni parchalaydigan asosiy ferment sifatida katalaza faolligini o‘rganganimizda biz shuni kuzatdikki, SOD fermentidan farqli ravishda botanika bog‘ida o‘sovchi o‘simliklar barglarida may oyida o‘simlik turiga bog‘liq bo‘lmagan holda katalaza fermenti faolligi absolyut faollikni tashkil qildi. Birgina qo‘shimcha stress omil qo‘shilishi natijasida, ferment faolligi o‘zgarib ketdi. Shahar sharoitida o‘simlik

hujayralarida katalaza faolligining o'zgarishi turlarga xos bo'lib chiqdi.

Fermentni aniqlash usuli katalaza bilan inkubatsiya qilingandan keyin parchalanmagan H_2O_2 konsentratsiyasini o'lchashga asoslangan bo'lib, ferment faolligi vodorod peroksidning molibdenga chidamli tuzlar bilan rangli kompleks hosil qilish qobiliyatiga asoslangan spektrofotometrik usulda o'rganildi [172; 41–42-b.].

Ishning borishi: Reaksiya ferment manbayiga (100 mg yangi barglar 1 ml tris HCl (pH=7,8) buferi bilan chinni xovonchada maydalash orqali gomogen holatga keltirilgan, gomogenat 7000 g tezlikda, $+2+4^{\circ}C$ da 15 minut davomida sentrifuga qilindi. Olingan supernatant ferment manbayi sifatida ishlatildi) 3% li vodorod peroksid eritmasi qo'shilishi bilan boshlandi. Nazorat namunasiga gomogenat o'rniga distillangan suv qo'shildi. 10 daqiqadan so'ng 4% ammoniy molibdat qo'shish orqali reaksiya to'xtatildi. Hosil bo'lgan rangning intensivligi Cary Eclipse 60 spektrofotometrda (AQSh) 410 nm to'lqin uzunligida o'lchandi.

2.2-jadval

Katalaza faolligini aniqlash sxemasi

Nazorat namunasi	Etalon namunasi	Tajriba namunasi
1. 1,5 ml 3% H_2O_2	1,5 ml tris HCl	1,5 ml 3% H_2O_2
2. 100 mkl H_2O	100 mkl supernatant	100 mkl supernatant
3. Xona haroratida 10 daqiqa inkubatsiya qilinadi		
4. 750 mkl ammoniy molibdat qo'shiladi		
5. Optik zichligi spektrofotometrda 410 nm da nazorat namunaga nisbatan o'lchanadi		

Katalaza faolligini aniqlash quyidagi formula bo'yicha amalga oshirildi:

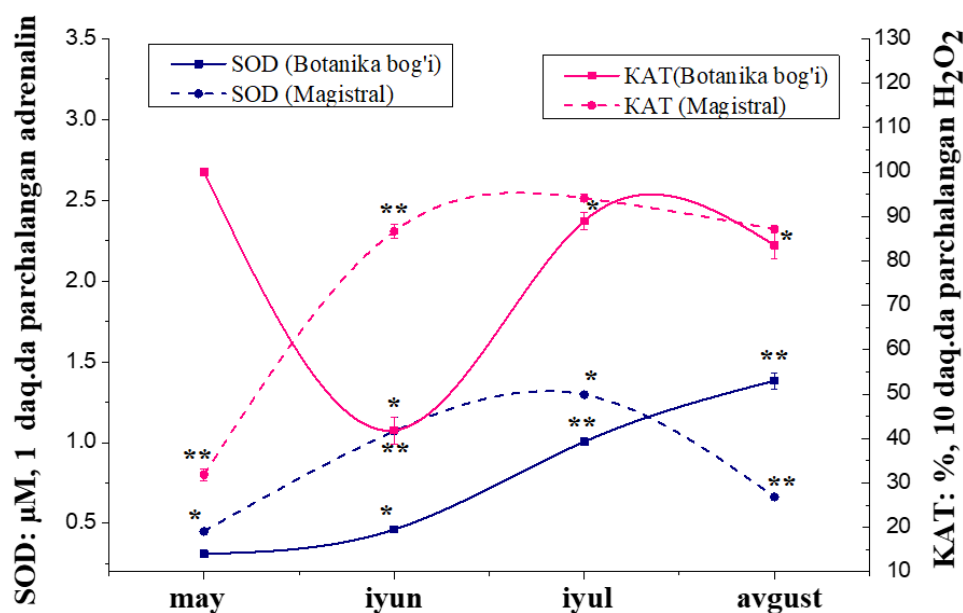
$$A(KAT) = 100\% - \frac{((Ex_{ol} - (E_{op} - E_{et})) \times 100\%)}{Ex_{ol}}$$

Bunda, $A(KAT)$ – katalaza faolligi (%), 10 min.da parchalangan H_2O_2 konsentratsiyasi);

E_{xol} – distillangan suv va H_2O_2 dan iborat nazorat namunasi;

E_{op} – H_2O_2 va gomogenatni o'z ichiga olgan tajriba namunasi;

E_{et} – H_2O_2 qo'shilmagan gomogenatni o'z ichiga olgan tajriba namunasi.



3.6-rasm. *Paulownia tomentosa* barglarida SOD va katalazaning fermentativ faolligining mavsumiy o'zgarishi (n=20, **P<0,01, *P<0,05)

Platanus orientalis misolida AOT fermentlarini o'rganganimizda ular bir-birini to'ldirib, birgalikda faollik ko'rsatganini kuzatdik. Masalan, botanika bog'idagi *Platanus orientalis* barglarida katalaza faolligi mavsum davomida yetarlicha yuqori ekanligi aniqlandi (99–126%) (3.1-rasmga qarang). Magistral sharoitda esa iyun va iyul oylarida Botanika bog'idagi turiga nisbatan katalaza faolligi 1,2-2 barobar kamayishi kuzatildi, *Aesculus hippocastanum* o'simligida esa aksincha holat kuzatildi, ya'ni, magistral sharoitda o'suvchi *Aesculus hippocastanum* barglarida Botanika bog'idagi turiga nisbatan ferment faolligi may oyida 2 barobar kamaygani, iyul oyida 1,5 barobar oshgani aniqlandi (3.2-rasmga qarang).

O'simliklarning shahar atrof-muhitining ifloslanishiga turga xos reaksiyasi (xususan, katalaza faolligi) o'simliklarning turli xil antioksidant faolligi, antioksidantlarning, shu jumladan fermentlarning biosintezi xususiyatlari, shuningdek, stress ta'sirida genetik tartibga solishning turli mexanizmlari, ya'ni, o'simliklarning turli qarshiligi bilan bog'liq bo'lishi

mumkin. O'simlik biokimyosi va genetikasining yuqoridagi barcha xususiyatlari turli xil o'simlik turlarida bir joyda katalaza faolligini pasayishiga yoki aksincha, faollashishiga olib kelishi mumkin. Ko'rinib turibdiki, bitta magistral yaqinidagi hujayraga kiruvchi ifloslantiruvchi moddalarning bir xil konsentratsiyasi o'simliklarning chidamliligiga qarab katalaza faolligiga turli xil ta'sir ko'rsatishi mumkin. Adabiyotlardan ma'lumki, tarkibida Pb^{2+} , Cd^{2+} va Hg^{2+} bo'lgan eritmalar bilan o'simliklarni sug'orish *Bruguiera gymnorrhiza* o'simligining katalaza faolligiga deyarli ta'sir qilmagan, xuddi shu eritmalaridan foydalanish esa *Kandelia candel* barglarida ferment faolligining oshishiga olib kelgan [173; 90–95-b.]. Katalazning boshqa AOT fermentlaridan farqi shundaki, u reaksiya davom etishi uchun qaytaruvchi vositani talab qilmaydi. U vodorod peroksidga nisbatan yuqori o'ziga xoslikka ega, ammo organik peroksidlarni neytrallashtirish reaksiyalarida past faollikka ega. Bundan shunday xulosa qilish mumkinki, SOD faollashganda, hujayrada H_2O_2 miqdori ko'payib, katalaza faolligiga ingibitor sifatida ta'sir ko'rsatgan va natijada, katalaza faolligi pasaygan. Katalaza hujayralar uchun zaharli bo'lgan, flavin degidrogenazalar ishtirokida hujayrali nafas olish natijasida hosil bo'lgan vodorod peroksidni parchalash orqali muhim rol o'ynaydi. Bu ferment peroksidlarning parchalanishida ishtirok etadi, aerob va anaerob jarayonlarning faza o'zgarishini tartibga soladi va fotonafas olish jarayonida peroksisomalardagi peroksidlarning oksidlanishida ishtirok etadi. Katalazaning kislorodni to'qimalarga kirish qiyin bo'lgan joylarini molekulyar kislorod bilan ta'minlashdagi roli juda muhimdir. Ma'lumki, ferment faolligi o'simlik turiga, hujayra yoshiga, to'qimalarning turiga va boshqa omillarga bog'liq. Katalazaning optimal ta'siri $pH=6,5$ da kuzatiladi, ko'proq kislotali va ishqoriy muhitda esa ferment faolligi pasayadi [174; 70–76-b.].

O'simliklarning toksik moddalar ta'siriga chidamliligi ko'p jihatdan antioksidant tizimning samaradorligiga bog'liq [175; 2844–2855-b.]. *Hibiscus*

rosa-sinensis barglarida katalaza faolligini o'rganimizda, ferment faolligi may oyida botanika bog'ida 99,8%, magistral sharoitda 96% ekanligi aniqlandi (3.4-rasmga qarang). Yoz mavsumi davomida botanika bog'ida o'suvchi o'simlik barglarida katalaza faolligi kamayishi kuzatildi (iyun – 58%, iyul – 67%, avgust – 55%). Magistral sharoitda o'suvchi o'simlik barglarida katalaza faolligi iyul oyida eng past ko'rsatkichni namoyon qildi (33%). Adabiyotlarda Cd ning bug'doy ko'chatlarida katalaza faolligiga salbiy ta'siri qayd etilgan bo'lib, bu ham LPO mahsulotlari konsentratsiyasining oshishi bilan birga kelgan [173; 90–95-b.]. O.A.Naumenko va boshqalar [176; 205–207-b.] tomonidan olib borilgan tadqiqotda *Lepidium sativum* hujayralarida kadmiy bilan atrof-muhitning ifloslanishiga javoban katalaza faolligining pasayishi ham aniqlangan.

Magistral sharoitda o'suvchi *Catalpa bignonioides* barglarida ham katalaza faolligining pasayish tendensiyasi kuzatildi. *Catalpa bignonioides* barglarida may (67%) va iyun (79,6%) oylarida ferment faolligi Botanika bog'idagi turiga nisbatan 1,5 barobar kamayishi aniqlandi. Botanika bog'ida o'suvchi o'simlik barglarida may oyida katalaza faolligi 99,75 % ni tashkil qildi. Yoz oylarida ushbu faollikni saqlab qoldi, ya'ni iyunda – 91,2%, iyulda – 88,4 %, avgust oyida 98% ni tashkil qildi (3.5-rasmga qarang). Katalaza faolligining eng ko'p kamayishi magistral sharoitda iyul (31,6%) oyida qayd etildi, Botanika bog'idagi turiga nisbatan deyarli 3 barobar kamayib ketdi. Shunga o'xshash natijalar *Poa pratensis* o'simligi bilan olib borilgan tajribalarda ham olingan bo'lib, avtomagistral yaqinida o'suvchi o'simliklar hujayralarida katalaza faolligi nazoratga nisbatan 2 barobar pasayishi kuzatilgan. Mualliflarning fikriga ko'ra, katalaza faolligining pasayishi ferment tuzilishining va katalaza biosintezi yo'lining buzilishi natijasida yuzaga kelishi mumkin. O'simlik hujayralariga kiradigan zaharli moddalar ferment tarkibiga kiruvchi aminokislotalarning –SH, –NH₂, –COOH guruhlari

bilan bog‘lanishi mumkin, bu esa fermentativ faollikni ingibirlanishiga olib keladi. Bundan tashqari, LPO ni keltirib chiqaradigan og‘ir metallar va boshqa ifloslantiruvchi moddalar ferment tuzilishiga bilvosita zarar yetkazadi. KFSH ferment tarkibidagi aminokislotalarning uglevodorod zanjirlarini gidroperoksidlar, malondialdegid va Shiff asoslarigacha oksidlashi mumkin [173; 90–95-b.]. Shuni ham ta’kidlash kerakki, magistral sharoitda katalaza faolligi kamaygan vaqtda SOD yuqori faollikni namoyon qildi. Odatda, SOD elektron uzatishning biologik reaksiyalari paytida paydo bo‘lishi mumkin bo‘lgan KFSH larni inaktivlaydi [177; 12–15-b.]. Valentligi o‘zgaruvchan metallar organizmga ta’sir qilganda, erkin radikal oksidlanish jarayonlarining intensivligi oshadi va natijada kislorod radikallari konsentratsiyasi oshadi, bu ferment sintezi uchun javob beradigan genlarni ifodalash uchun signal bo‘lib xizmat qiladi. Oxir-oqibat, organizmdagi SOD miqdori ortadi. Shu bilan birga, bunday faollashuv natijasida $O_2^{\cdot-}$ konsentratsiyasining pasayishi fonida vodorod peroksid tarkibining ko‘payishi sodir bo‘ladi. Katalaza hujayrada vodorod peroksidning to‘planishini oldini oladi. Shu bilan birga, vodorod peroksidning yuqori konsentratsiyasi ushbu fermentning faolligini ingibirleydi va buning natijasida ferment ishlash jarayonida o‘z faolligini yo‘qotadi [178; 471–473-b.].

Magistral sharoitda o‘sovchi *Styphnolobium japonicum* barglaridagi katalaza faolligi Botanika bog‘idagi turidan deyarli farq qilmadi. O‘shish sharoitlaridan qat’iy nazar *Styphnolobium japonicum* barglarida avgust oyiga qadar katalaza yuqori faollikni namoyon qildi (Botanika bog‘i o‘simliklarida ferment faolligi 99–94%ni, magistral sharoitda o‘sovchi o‘simliklarda 90–104% ni tashkil qildi) (3.3-rasmga qarang).

Ferment faolligining oshishi introduksiya qilinganiga ko‘p vaqt bo‘lmagan *Paulownia tomentosa* barglarida ham kuzatildi (3.6-rasmga qarang). Magistral sharoitda o‘sovchi *Paulownia tomentosa* barglarida

mavsum davomida ferment faolligi oshib bordi (94% gacha). Katalaza faolligining oshishi hujayradagi himoya mexanizmlarining faollashishi bilan bogʻliq boʻlib, bu stress paytida hosil boʻlgan vodorod peroksid taʼsirini kamaytirishni talab qiladi. Adabiyotlarda tarkibida ogʻir metallarning yuqori konsentratsiyasi boʻlgan tozalanmagan oqava suvlar bilan sugʻorilgan bugʻdoyda katalaza faolligi 30% ga oshganini aniqlangan. Shuningdek, *Zea mays* oʻsimligi kadmiy xlorid eritmasi bilan sugʻorilganda, katalaza faolligining oshishi kuzatildi va bu taʼsir toksikant konsentratsiyasining oshishi bilan ortdi, bu kadmiy taʼsiridan kelib chiqqan biokimyoviy kasalliklarga qarshi kurashda katalaza rolini koʻrsatadi [179; 17022–17030-b.]. Shunga oʻxshash natija *Jatropha curcas* oʻsimligiga Pb, Cd va Cr bilan ishlov berilganda olingan [180; 58–67-b.]. *Phaseolus vulgaris* ning NaCl taʼsirida oʻsishi askorbat peroksidaza, glutationreduktaza va katalaza faolligining oshishi bilan birga keldi [181; 869–873-b.]. Bundan tashqari, metallurgiya korxonasi yaqinida katalaza faolligining oshishi katalaza ishlashi uchun zarur boʻlgan gemning bir qismi boʻlgan Fe ning hujayraga kirishi bilan bogʻliq. Turli tadqiqotlarda suli hujayralarida katalaza faollashuvi organogen tuproqning Fe va Mn bilan ifloslanishi modelida aniqlangan [182; 1–7-b.]. Ferment faolligining oshishi uning tarkibiy qismlarining oʻzgarishi bilan bogʻliq boʻlib, fermentlar hujayralarda ham erkin, ham bogʻlangan holatda boʻladi va stress taʼsirida ularning erkin shakllarining ulushi bogʻlanganlarning ajralib chiqishi tufayli ortadi [183; 10–16-b.]. Oʻsish sharoitlariga qaramasdan avgust oyida *Styphnolobium japonicum* barglarida katalaza faolligi 2 marta kamayib ketganligi aniqlandi. Botanika bogʻida oʻsuvchi *Paulownia tomentosa* barglarida esa faqatgina iyun oyida ferment faolligi pasayishi kuzatildi.

Shunday qilib, turli sharoitlarda oʻsuvchi koʻp yillik oʻsimliklarda katalaza faolligini tahlil qilish turga xos javobni koʻrsatdi. *Hibiscus rosa-*

sinensis va *Catalpa bignonioides* hujayralarida katalaza faolligining pasayish tendensiyasi kuzatildi, *Platanus orientalis*, *Aesculus hippocastanum*, *Styphnolobium japonicum* va *Paulownia tomentosa* barglarida esa ferment faolligining faollashishi kuzatildi. Turlarning o'ziga xosligi hujayralardagi antioksidant tizimlarning turli xil sintezi va faoliyati, shuningdek, genetik apparatning o'ziga xos xususiyatlari bilan bog'liq bo'lishi mumkin. Turli o'sish sharoitlari o'rganilgan barcha o'simliklar uchun ma'lum darajada stressni keltirib chiqarishi, bu esa katalaza faolligining o'zgarishiga olib kelishi ko'rsatildi.

Ma'lumki, o'simlik hujayralarida erkin radikallar oksidlanish jarayonlarining keskin kuchayishiga va organik peroksidlarning shakllanishiga olib keladi. Shuning uchun katalaza faollashuvi hujayrali substratning oksidlanishiga to'sqinlik qiluvchi faol qaytarilish jarayonlari mavjudligini ko'rsatadi. Shu munosabat bilan, o'simliklarning abiotik va antropogen omillar ta'siriga sezgir reaksiyasi sifatida katalaza faolligining o'zgarishini kuzatish atrof-muhit sifatini nazorat qilish uchun muhim bo'lib, o'simliklarning stressga chidamliligini baholash uchun ishlatiladi. O'simlikning ifloslantiruvchi moddalarga chidamliligi qanchalik yuqori bo'lsa, katalaza faolligi shunchalik yuqori bo'ladi va aksincha, ferment faolligini ingibirlanishi o'simlikning stress ta'siriga chidamliligining diagnostik belgisi bo'lib xizmat qiladi [1; 120–125-b].

Yuqoridagilardan kelib chiqqan holda, katalaza faolligining pasayishi fonida SOD faolligining oshishi, bizning fikrimizcha, hujayradagi vodorod peroksid konsentratsiyasining oshishi bilan bog'liq bo'lib, bu yuqori konsentratsiyalarda katalaza faolligiga ingibitor ta'sir ko'rsatadi [178; 471–473-b.]. Shunday qilib, olib borilgan tadqiqotlar shuni ko'rsatadiki, oksidlovchi stress darajasi, hamda peroksid va superoksid anionini detoksifikatsiya qilish uchun javob beradigan antioksidant holatining ba'zi

ko'rsatkichlari o'zaro bog'liqdir. Oksidlovchi stressning ta'siridan kelib chiqqan holda, tadqiqot natijalariga ko'ra fermentlar faolligining nomuvofiq o'zgarishi KFSH (vodorod peroksid) to'planishiga olib keladi.

3.2-§.Turli o'sish sharoitlari ta'sirida o'simlik barglari hujayralaridagi marker prolin miqdorini o'zgarishini aniqlash

Prolin geterosiklik aminokislota bo'lib, ko'pgina o'simliklarda abiotik va biotik stress ta'sirlar natijasida to'planadi. Bunda prolin bir qancha vazifalarni bajaradi: membrana barqarorligini ta'minlaydi, osmotik stressni kamaytiradi, oqsillarni denaturatsiyadan himoya qiladi, stress signalni o'tkazishda va hujayraning redoks potentsialini boshqarishda qatnashadi. Ko'pgina hollarda o'simliklarda Cu, Cr, Cd, Co, Zn, Ni, Al kabi stressorlar ta'sirida prolin darajasi ortadi. Ammo noqulay sharoitlar (masalan, og'ir metallar - Cd va boshqalar) ta'sirida prolin darajasi stress ta'siri ortishi bilan pasayadigan holatlar ham mavjud. O'simlik materialida erkin prolinni aniqlashda Bates usuli asos qilib olingan [184; 205–206-b.].

Ishning borishi: 500 mg yangi yoki 200 mg quritilgan o'simlik barglari 10 ml 3% li sulfosalitsil kislotasining suvli eritmasida bir xil holga keltirildi, keyin 10 daqiqa davomida sentrifuga qilindi (2000 g), supernatant ajratib olindi. Xromogen reaksiyasini amalga oshirish uchun 1,5 ml ekstrakt olindi. Ekstraktga 1,5 ml muzli sirka kislotasi va 1,5 ml ningidrin reaktivi qo'shildi. (Ningidrin reaktivi quyidagicha tayyorlandi: 1,25 g ningidrin 30 ml muzli sirka kislotasi va 20 ml 6M li ortofosfat kislota bilan to'liq eriguncha qizdirildi. Tayyor bo'lgan ningidrin reaktivi sovuq joyda ($t=4^{\circ}\text{C}$) saqlanadi, 24 soat davomida ishlatish mumkin). Aralashma 100°C li suv hammomida 1 soat davomida inkubatsiya qilindi. Inkubatsiyadan so'ng namunalari muzli hammomda sovutildi va aralashmaga 3 ml toluol qo'shildi va 1 daqiqa tanaffus bilan (suvli va organik fazalarni kuchli aralashtirish va xromoforni toluolga aylantirish uchun) ikki marta 30 soniya davomida kuchli chayqatiladi va 10

daqiqa qoldirildi. Oʻzida toluol tutuvchi xromofor xona haroratida suv fazasidan ajraladi. Xromofor konsentratsiyasini baholash uchun toluoldagi ningidrin-prolin eritmasining optik zichligi Cary Eclipse 60 spektrofotometrida (AQSh) 520 nm toʻlqin uzunligida oʻlchandi. Toluoldan nazorat sifatda foydalanildi. Prolin miqdori 3% li sulfosalitsil kislotasidagi standart prolin eritmalari toʻplamidan foydalangan holda tuzilgan kalibrlash egri chizigʻi yordamida aniqlandi. Kalibrlash natijasida olingan konsentratsiyalar (mkg/ml) formulaga qoʻyildi va prolin miqdori (mkM/g) hisoblab chiqildi:

$$CP = C_n \times V / 115 \times 5 \times m$$

Bunda, **CP** – prolin miqdori (mkM/g);

C_n – prolin konsentratsiyasi (mkg/ml);

V – toluol hajmi (ml);

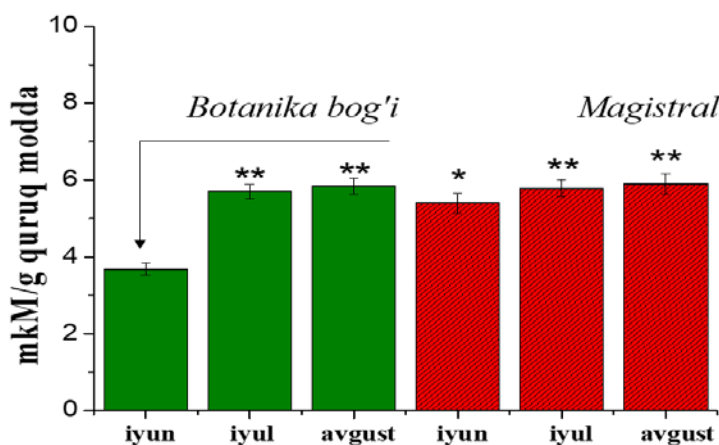
m – oʻsimlik vazni (g);

115 – prolinning molyar konsentratsiyasi (mkg/mkM).

Qurgʻoqchilik, harorat stressi (gipertermiya, ayniqsa yoz oylarida) va insolyatsiyaning kuchayishi kabi turli abiotik omillarning taʼsiri oʻsimliklarning himoya va adaptiv reaksiyalarining faollashishiga olib keladi. Oʻsimliklarning abiotik stress omillariga moslashishi toʻqimalarda erkin prolinning toʻplanishi bilan birga keladi. Turli taʼsirlarga oʻsimlik reaksiyasini shakllantirishda prolin osmoprotektor sifatida harakat qilishi, oksidlanish-qaytarilish potensialini tartibga solish, kislorod radikallarini zararsizlantirishi mumkin, bundan tashqari, bu aminokislota oqsillarning uchinchi darajali tuzilishini barqarorlashtiradi. Prolin tarkibining oʻsishi stressning miqdoriy oʻlchovi sifatida xizmat qiladi [185; 194–201-b.].

Shu sababli oʻrganilayotgan oʻsimliklar barglarida mavsum davomida erkin prolinning toʻplanish darajasini aniqladik. 3.7-rasmdan koʻrinib turibdiki barqarorlik belgisi sifatida erkin prolin miqdori Botanika bogʻida oʻsuvchi

Platanus orientalis barglarida mavsum boshida katalaza fermenti himoya jarayonini yaxshi boshlaganligi sababli biroz past bo'ldi, ya'ni iyun oyida erkin prolin miqdori 3,69 mkM/g ni tashkil etdi.

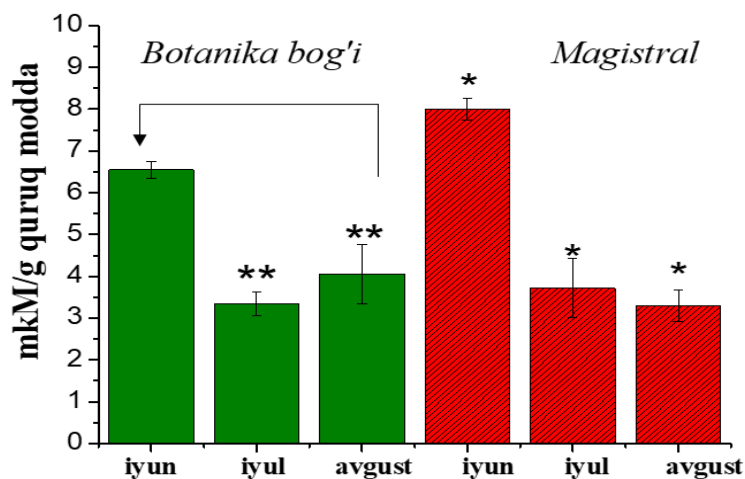


3.7-rasm. *Platanus orientalis* barglarida erkin prolin miqdorining to'planish dinamikasi (n=20, **P<0,01, *P<0,05)

Yozning eng issiq davrida (iyul) bu ko'rsatkich 1,5 baravar oshganligi va bu ko'rsatkich mavsum oxirigacha deyarli o'zgarmagani kuzatildi (5,83 mkM/g). Bu oksidlovchi stressning mavsum boshidan yuqori ko'rsatkichlarga ega bo'lganligini ko'rsatadi. Prolin to'planishi va stressga moslashish o'rtasidagi aniq bog'liqlik ba'zi mualliflar tomonidan so'roq qilingan bo'lsa-da [186; 79–80-b.], odatda stress ta'siridan keyin prolin tarkibining ko'payishi o'simlik hujayrasi uchun foydali ekanligi qayd etiladi. Bizning tadqiqotlarimiz natijalari shuni ko'rsatadiki, *Platanus orientalis* uzoq vaqtlardan beri shahar sharoitiga moslashganligi sababli magistrat sharoitda prolin miqdori mavsum boshidanoq yuqori ko'rsatkichlarni namoyon qildi (5,39 mkM/g). Iyul oyida prolin miqdori biroz oshganligi – 5,78 mkM/g kuzatildi va mavsum so'ngigacha shu ko'rsatkichni saqlab qoldi (5,90 mkM/g).

Erkin prolin miqdorining yuqori ko'rsatkichlari *Aesculus hippocastanum* o'simligida ham kuzatildi (3.8-rasmga qarang). *Aesculus hippocastanum* barglarida o'sish sharoitlariga qaramasdan yoz mavsumi boshida erkin prolin miqdori botanika bog'i sharoitida 6,55 mkmol/g ni, magistrat sharoitda esa

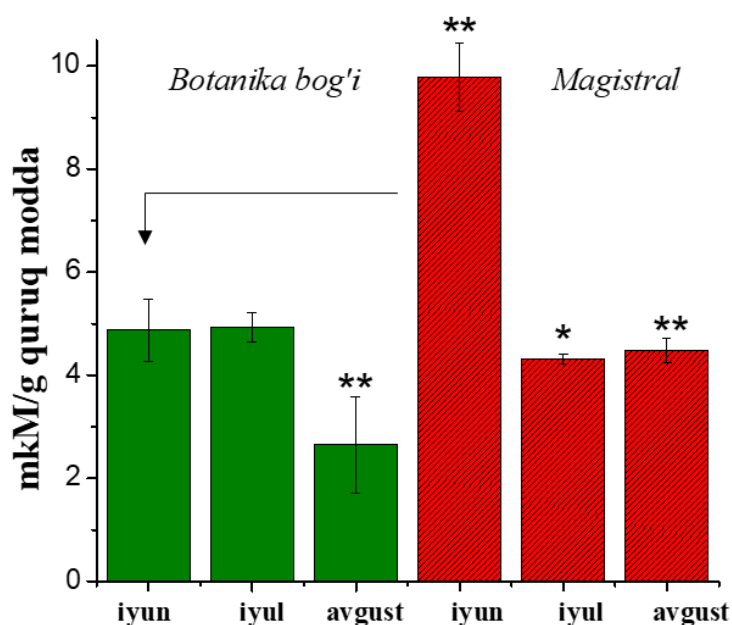
7,99 mkM/g ni tashkil qildi.



3.8-rasm. *Aesculus hippocastanum* barglarida erkin prolin miqdorining to'planish dinamikasi (n=20, **P<0,01, *P<0,05)

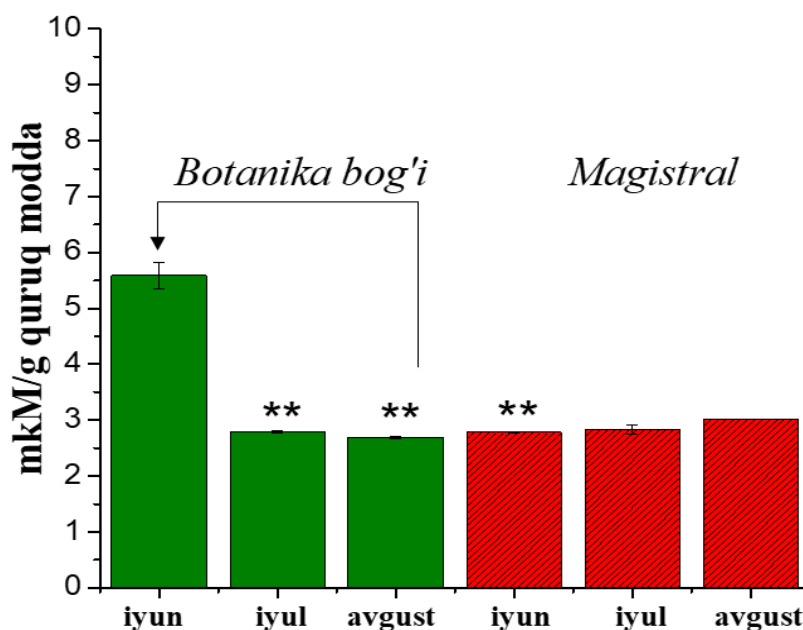
Adabiyotlardan ma'lumki, bug'doy koleoptillarida prolin miqdorining ko'payishi vodorod peroksid miqdorining oshishi natijasida yuzaga kelgan [187; 51–52-b.]. Vodorod peroksid koleoptillar va makkajo'xori ko'chatlarining ildizlarida prolin to'planishiga, P5KS genining faolligi oshishiga va PDG faolligining pasayishiga olib keldi [188; 1694–1695-b.]. Xuddi shu mualliflar H₂O₂ ta'sirida prolin sintezida ishtirok etadigan ornitin-δ-aminotransferaza va glutamat dehidrogenaza faolligi oshishini qayd etdilar.

Botanika bog'idagi *Styphnolobium japonicum* barglarida esa, mavsum boshlarida prolin miqdori 4,88 va 4,93 mkM/g ni tashkil qildi. Avgust oyiga kelib bu ko'rsatkich 2 barobar kamayib ketdi. Atmosfera havosining ifloslanishi ko'rinishidagi qo'shimcha antropogen stress o'simliklar uchun juda muhim bo'lib chiqdi.



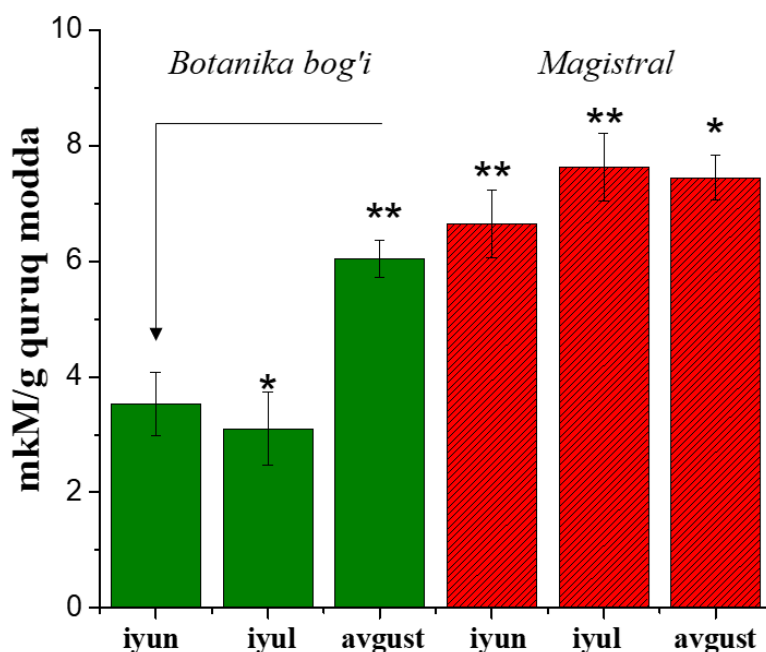
3.9-rasm. *Styphnolobium japonicum* barglarida erkin prolin miqdorining to'planish dinamikasi (n=20, **P<0,01, *P<0,05)

Mavsum boshining o'zidayoq *Styphnolobium japonicum* barglaridagi prolin darajasi botanika bog'i uchun olingan qiymatlardan 2 baravar yuqori natijalarni namoyon qildi, ya'ni quruq moddaga nisbatan 9,79 mkM/g ni tashkil qildi. Mavsum oxirida avgust oyiga kelib, AOT fermentlarining samarali faollashganligi sababli ushbu guruh o'simliklarining barglarida prolin darajasi 46% ga kamayib 4,49 mkM/g ni tashkil qildi. Ammo shuni ta'kidlash kerakki, botanika bog'ida o'sadigan daraxtlarning ko'rsatkichlari bilan solishtirganda, bu ko'rsatkich hali ham 2 baravar yuqori edi (3.9-rasmga qarang). Aminokislota prolin yuksak o'simliklarning stressdan himoya qiluvchi universal birikmalaridan biri hisoblanadi. O'simliklardagi erkin prolin miqdori stress omillari ta'sirida sezilarli darajada (o'nlab va ba'zan yuzlab marta) ortadi [189; 260–261-b.]. Tuproqning og'ir metallar bilan ifloslanishining barcha o'rganilgan variantlarida *Phacelia tanacetifolia* ko'chatlarida prolin miqdori ortishi qayd etilgan. Kobalt va marganes ionlarining alohida kiritilishi, hatto ifloslantiruvchi moddalarning yuqori konsentratsiyasi ham aminokislotalarning sintezi oshishiga sabab bo'ldi [190; 132–133-b.].



3.10-rasm. *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida erkin prolin miqdorining to'planish dinamikasi (n=20, **P<0,01, *P<0,05)

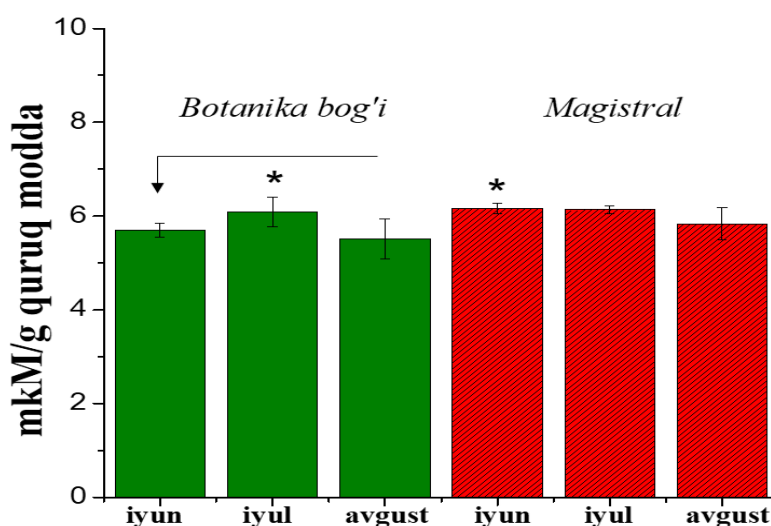
Ko'pgina tadqiqotlarda prolin to'planishi va o'simliklarning stress omillariga chidamliligi o'rtasida bog'liqlik mavjud. Biroq, qarama-qarshi ta'sirlar ham qayd etilgan. Bunday munosabatlarning noaniqligi ham uslubiy sabablarga (turli tajribalarda stress ta'sirining turli kuchiga) va prolinning boshqa stressdan himoya qiluvchi tizimlar bilan, xususan, antioksidant fermentlar bilan murakkab o'zaro ta'siriga bog'liq bo'lishi mumkin. Olib borgan tajribalarimizdan shu ma'lum bo'ldiki, botanika bog'ida o'suvchi *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida erkin prolin miqdori faqatgina iyun oyida yuqori bo'ldi, ya'ni, 5,59 mkM/g ni tashkil qildi. Mavsum davomida o'rtacha 50% kamayib ketdi (iyul – 2,85 mkM/g, avgust – 2,64 mkM/g) (3.10-rasmga qarang). Qo'shimcha stress mavjud bo'lgan sharoitda esa mavsum davomida o'rganilgan barcha o'simliklarga nisbatan *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida prolin miqdori past ko'rsatkichlarni namoyon qildi (2,88 mkM/g – 3,08 mkM/g). Bu holatni mavsum davomida o'sish sharoitlariga bog'liq bo'lmagan holda AOT fermentlarining o'zaro bog'liq holda faollik ko'rsatishi, karotinoidlar konsentratsiyasining oshib borishi erkin prolinga bo'lgan ehtiyojni kamaytirgan deb izohlash mumkin.



3.11-rasm. *Catalpa bignonioides* barglarida erkin prolin miqdorining to'planish dinamikasi (n=20, **P<0,01, *P<0,05)

Introduksiya qilingan o'simlik turlarida ham erkin prolin miqdorining yuqori ko'rsatkichlari aniqlandi. 3.11-rasmda magistral sharoitda o'suvchi *Catalpa bignonioides* barglaridagi prolin darajasi mavsum boshining o'zidayoq botanika bog'i uchun olingan qiymatlardan 2 baravar yuqori ekanligi ifodalangan (quruq moddaga nisbatan 6,65 mkM/g). Mavsum oxiriga qadar bu ko'rsatkich yana oshib borganligi kuzatildi (iyulda – 7,63 mkM/g, avgustda – 7,45 mkM/g).

Paulownia tomentosa barglarida esa Botanika bog'i va avtomagistral sharoitda mavsum boshidanoq mos ravishda 5,7 mkM/g va 6,16 mkM/g ni tashkil etdi va mavsum davomida shu ko'rsatkichlarni saqlab qoldi (3.12-rasmga qarang). Bir qator nashrlar erkin prolin tarkibining og'ir metallar ta'siriga bog'liqligini ko'rsatadi. Tadqiqotlarda, mis yoki rux ionlarining yuqori konsentratsiyasida *Mesembryanthemum crystallinum* o'simligida prolin miqdorining oshishi kuzatildi [191; 848–849-b.]. Nikel va kadmiy ionlariga qarshilik ham prolinning to'planishi bilan bog'liq [192; 3366–3367-b.].



3.12-rasm. *Paulownia tomentosa* barglarida erkin prolin miqdorining to'planish dinamikasi (n=20, *P<0,05)

Bundan tashqari, vodorod peroksid ta'sirida *Tellungiella* va shalfey o'simliklarida erkin prolin miqdori nazoratga nisbatan mos ravishda 1,5 va 3 barobar ortishi aniqlangan [193; 87–88-b]. Muallifning fikriga ko'ra, olingan ma'lumotlar shuni ko'rsatadiki, har ikkala o'rganilayotgan turda prolin tarkibidagi o'zgarishlar haqiqatan ham hujayrada KFSH hosil bo'lishining kuchayishi bilan bog'liq. Madaniy o'simliklarning stress omillariga chidamliligi bilan ajralib turadigan navlari va turlarining bunday o'zaro ta'sirini qiyosiy tahlil qilish o'simliklarning chidamliligini baholashga adekvat yondashuvlarni ishlab chiqish uchun ham, prolinning stressdan himoya qilish funksiyalarini chuqurroq tushunish uchun ham foydali bo'lishi mumkin [116; 7–8-b.].

Prolin to'planishi intensivligi va *Paulownia tomentosa* barglaridagi SOD fermentining nisbatan past faolligi superoksid radikalini neytrallashtirishda asosiy rol prolinga tegishli ekanligini ko'rsatadi. Barcha o'simliklar orasida faqatgina *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida mavsum davomida erkin prolin sintezi 50% ga sezilarli darajada ingibirlanishi aniqlandi. Chiqindi gazlar bilan ifloslangan havo ko'rinishidagi qo'shimcha stress ta'sirida iyun oyida *Aesculus hippocastanum* va *Styphnolobium japonicum* barglarida erkin prolin

miqdorining maksimal qiymatlari namoyon bo'ldi. *Styphnolobium japonicum* barglarida prolin miqdorining yuqori bo'lishi SOD faolligining pasayib ketishi bilan bog'liq bo'lib, prolin va SOD faolligi o'rtasidagi teskari bog'liqlik o'simlikning noqulay sharoitga moslashishiga yordam beradi, ya'ni SOD fermenti substrati bo'lgan superoksid radikal, ferment faolligi ingibirlangan vaqtda prolin tomonidan barqaror radikalga aylantiriladi. Prolinning antioksidant ta'sirining alohida sababi sifatida uning metall ionlarini o'zgaruvchan valentlik bilan bog'lash va shu bilan fermentativ bo'lmagan erkin radikallar hosil bo'lish jarayonlarini cheklash qobiliyati bilan ham tushuntirish mumkin [105; 998–999-b.].

3.3-§.O'sish sharoitiga qarab ko'p yillik o'simlik barglari membranasining shikastlanish koeffitsiyentini aniqlash

Hujayraning hayotiy faoliyatida eng muhim rol plazma membranasini va hujayra organellalarining membranalariga tegishli. Ular hujayralar va organellalarni cheklash va izolyatsiya qilish, metabolitlar va noorganik ionlar konsentratsiyasidagi farqni, shuningdek, organellalar, sitoplazma va tashqi muhit o'rtasidagi boshqa fiziologik parametrlarni saqlash uchun javobgardir. Biologik membranalar metabolitlar va ionlarning tashilishini, hujayradan tashqari signallarni idrok etishni va ularga javob berishni, hujayralararo aloqalarni va signallarning boshlanishini, hujayralar va organellalarning shaklini saqlashni, biosintezni, bioenergiyani va boshqa ko'p jarayonlarni boshqaradi. Evolyutsiya jarayonida hujayra shikastlanishining asosiy mexanizmlari, jumladan, hujayra membranasining shikastlanishining tipik mexanizmlari shakllandi, ularning xarakterli xususiyatlari patogen agentning tabiatiga va hujayra turiga bog'liq emas. [194; 28–29-b.].

Og'ir metallar va boshqa salbiy omillarning mavjudligi o'simliklarning o'sishi va rivojlanishining buzilishiga, hujayralardagi membrana lipidlarining, oqsillarning va nuklein kislotalarning shikastlanishiga va natijada KFSH ning

ko'payishiga va nihoyat, oksidlovchi stressga olib keladi. Bunday o'zgarishlar o'simlik organizmidagi himoya tizimlarining faolligini oshiradi. Urbanlashgan muhit sharoitlari o'simliklarning holatiga, ularning o'sishi va rivojlanishiga, shuningdek, ularning funksional faolligiga [195; 801–802-b.], xususan, hujayra membranasining o'tkazuvchanligi va yaxlitligiga salbiy ta'sir ko'rsatadi. Xususan, KFSh ning hujayra membranalariga ta'siri LPO jarayoni va yog' kislotalarining deesterifikatsiyasi induksiyasida namoyon bo'ladi, bu esa ma'lum metabolitlar va ionlar uchun membrana o'tkazuvchanligini oshirishga olib keladi. Hujayra membranalari KFSh ning toksik ta'sirining asosiy nishonlaridan biri bo'lib, ular membranadagi LPO jarayonining zanjirli reaksiyalarini qo'zg'atishga qodir. To'yinmagan yog' kislotalarining nobud bo'lishi va hujayradagi qutbli lipidlar miqdorining kamayishi ba'zi moddalar uchun membranalarning o'tkazuvchanligining o'zgarishiga olib keladi [196; 51–52-b.]. O'simliklarning stress omillariga chidamliligi mexanizmlarini o'rganish, ayniqsa, global urbanizatsiya sharoitida, inson hayoti uchun qulay sharoitlar yaratish uchun ushbu resurslardan eng samarali foydalanish imkonini beradi. Megapolislar sharoitida o'simliklar tashqi tomondan dekorativ holatni saqlab, sezilarli fiziologik va biokimyoviy o'zgarishlarga uchraydi. Va birinchi navbatda, membrana tuzilmalari buziladi.

Hujayra membranalarning o'tkazuvchanligi o'simlik bargi to'qimalaridan elektrolitlar chiqishi bilan baholandi. Elektrolitlar unumi [197; 171–172-b.] usuli bo'yicha aniqlandi. Elektrolitlar unumini aniqlash uchun o'simlik barglari 1 grammdan o'lchab olinadi, barglar distillangan suv bilan yaxshilab yuviladi, 3 ta shisha probirkalarga solinadi, har bir probirkaga 25 ml dan distillangan suv quyiladi. Probirkalarning birinchisi (nazorat) xona haroratida 1 soat davomida inkubatsiya qilinadi. Ikkinchi probirka 37°C da 1 soat davomida isitiladi. Uchinchi namuna qaynab turgan suv hammomida (100°C) 45 daqiqa ushlab turiladi. Keyin barglar shisha tayoq bilan olib

tashlandi va inkubatsiya muhitining elektr o'tkazuvchanligi konduktometr (Oakton PC2700) yordamida aniqlandi.

Olingan ma'lumotlar formulaga kiritildi:

$$KP = \frac{(L_{37^\circ} - L_0) \times 100\%}{L_{100^\circ}}$$

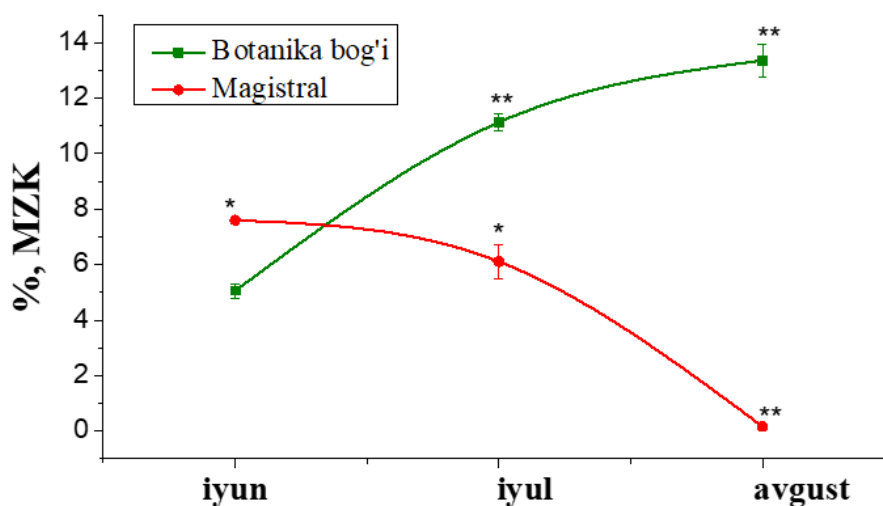
Bunda, **KP** – zararlanish koeffitsiyenti;

L_{37° –37°C gacha qizdirilganda to'qimadan elektrolitlarning chiqishi, % hisobda;

L_{100° – 100°C gacha qizdirilganda to'qimadan elektrolitlarning chiqishi, % hisobida;

L_0 -nazorat sifatida olingan o'simlik to'qimasidan elektrolitlarning chiqishi, % hisobida.

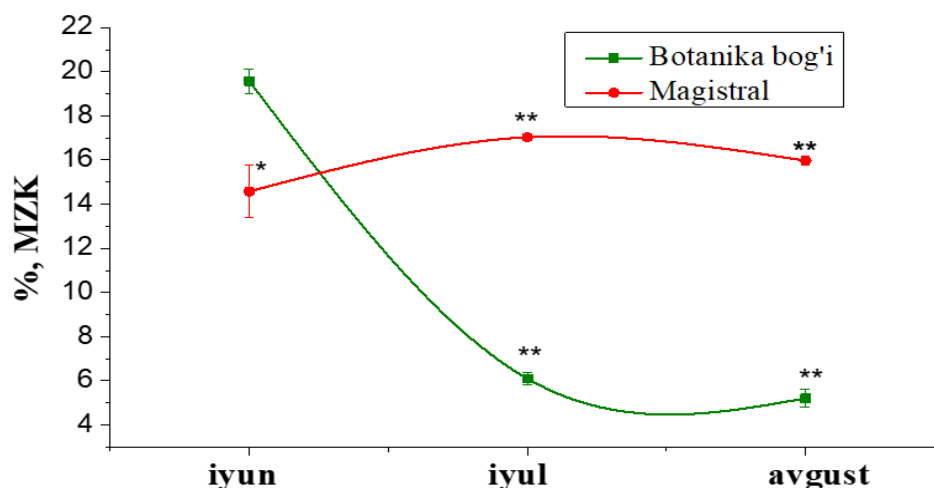
Konduktometriya natijalari bizga shuni ko'rsatadiki, Botanika bog'ida o'suvchi *Platanus orientalis* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyenti mavsum davomida oshib bordi (5% dan 13% gacha). Magistral sharoitda esa natijalar butunlay boshqacha bo'lib, AOT faolligining keskin o'sishi tufayli *Platanus orientalis* barglarida mavsum davomida membrana shikastlanish darajasi kamaydi, ya'ni iyun oyida 7,6 % ni, iyulda – 6,1 % ni, mavsum oxirida – 0,19 % ni tashkil qildi (3.13-rasmga qarang). Tajribalarimizni bu seriyasida olgan natijalarimiz adabiyotlardagi ma'lumotlarga mos keladi. Adabiyotlarda bug'doyning turli genotiplari bilan o'tkazilgan tajribalarda stress sharoitlarda membrananing barqarorlik koeffitsiyenti nazoratga nisbatan 4-5% oshgani aniqlangan. Membrananing barqarorlik koeffitsiyentining oshishi membrananing zararlanish koeffitsiyenti kamayganini bildiradi, tajribalardagi elektron o'tishini o'lchash natijalari shuni ko'rsatadiki, membrananing yaxlitligi sezgir genotiplarga nisbatan bardoshli bo'lib saqlanib qolgan [198; 478–479-b.].



3.13-rasm. *Platanus orientalis* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyentining mavsumiy o'zgarishi (n=20, **P<0,01, *P<0,05)

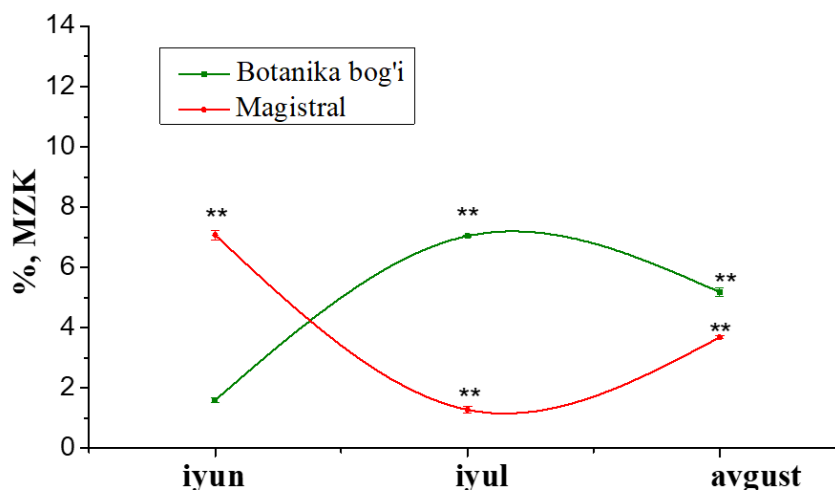
Magistral sharoitda o'suvchi chinor misolida membrananing zararlanish koeffitsiyentini kamayish hodisasini magistral sharoitda ikkala fermentning sinxron ravishda faollashgani, AOT ning bir qismi sifatida erkin prolin miqdori mavsum davomida yuqori ko'rsatkichlarni namoyon qilganligi, karotinoidlar konsentratsiyasi ham mavsum davomida oshib borgani, umuman AOT ning faol ishlaganligi bilan izohlash mumkin.

Aesculus hippocastanum barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyenti o'rganganimizda erkin prolin miqdori bilan bir xil dinamika kuzatildi, ya'ni mavsum boshida prolin miqdori ham, zararlanish koeffitsiyenti ham yuqori ko'rsatkichlarni namoyon qildi (mos ravishda 6,55 mkM/g va 19%) (3.14-rasmga qarang). Aynan shu davrda MDA miqdori ham nisbatan yuqori edi (17,5 mkM/g). Iyul va avgust oylarida membrananing zararlanish koeffitsiyenti mos ravishda 6% va 5% ni tashkil qildi. Bu oksidlovchi stressning yuqori bo'lishiga qaramasdan, AOT ning faol ishlaganini ko'rsatadi. *Aesculus hippocastanum* barglarida esa, botanika bog'i o'simliklaridan farqli ravishda membrananing zararlanish koeffitsiyenti mavsum davomida deyarli bir xil ko'rsatkichlarni namoyon qildi (14-16%).



3.14-rasm. *Aesculus hippocastanum* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyentining mavsumiy o'zgarishi ($n=20$, $P<0,01$, $*P<0,05$)**

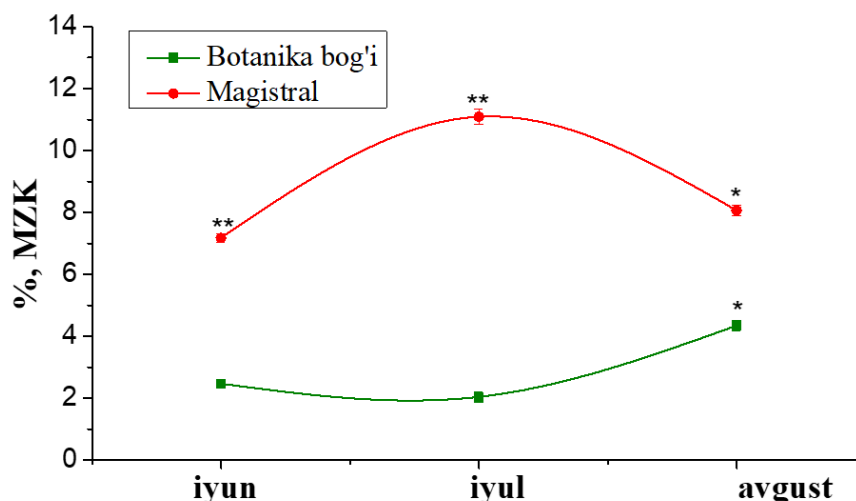
Botanika bog'ida o'suvchi *Styphnolobium japonicum* barglarida esa, bu ko'rsatkich iyul oyida mavsum boshiga nisbatan oshib borgani kuzatildi (1,6% dan 7% ga). Bunga iyul oyida juda issiq bo'lganligini, o'rtacha kunlik haroratning 40-42°C, hattoki undan ham yuqori bo'lganligini sabab qilib ko'rsatishimiz mumkin. Havo haroratining biroz pasayishi bilan membrananing zararlanish koeffitsiyentini ham iyul oyiga nisbatan 1,4 marta kamayishi kuzatildi (3.15-rasmga qarang). Magistral yaqinida o'suvchi *Styphnolobium japonicum* barglarida iyun oyida membrananing zararlanish koeffitsiyenti 7,1% ni tashkil qildi va iyul oyida AOT ning faol ishlashi bu ko'rsatkichning pasayishiga sabab bo'ldi (1,3%). Lekin avgust oyida fermentlar faolligining pasayishi, prolin miqdorining mavsum boshiga nisbatan ikki barobar kamayishi membrananing zararlanish koeffitsiyentining iyul oyiga nisbatan 2,9 barobar oshishiga olib keldi. O'simlik hujayrasida prolin miqdorining kamayishi membrane orqali elektrolitlar o'tishini sezilarli darajada oshiradi, bu esa hujayra membranasining shikastlanish foizini ko'rsatadi.



3.15-rasm. *Styphnolobium japonicum* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyentining mavsumiy o'zgarishi (n=20, **P<0,01)

Salbiy ta'sirga eng muhim reaksiyalardan biri membranalarning xususiyatlarining o'zgarishi bo'lib, bu ularning tuzilishidagi qayta tashkil etilishi bilan bog'liq. Shu munosabat bilan membranalarda stressning asosiy nishoni hisoblanadi. 3.16-rasmdagi natijalarga ko'ra, magistral sharoitda o'suvchi *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyenti iyun va iyul oylarida Botanika bog'idagi turiga nisbatan mos ravishda 3% va 5% yuqori ekanligi aniqlandi. Avgust oyiga kelib zararlanish darajasi 8,1% ni tashkil qildi. Lekin bu ko'rsatkich Botanika bog'idagi ko'rsatkichlardan hali ham 2 barobar yuqori edi.

Tabiiy to'siq sifatida membranalarda stress omillariga birinchi bo'lib ta'sir qiladi. Ular birlamchi ta'sir qilish nishonlari va unga qarshi birinchi himoya chizig'idir. Biroq, membranalarda sodir bo'ladigan o'zgarishlar butun hujayraning metabolizmidagi o'zgarishlarga olib keladi [143; 12–13-b.].

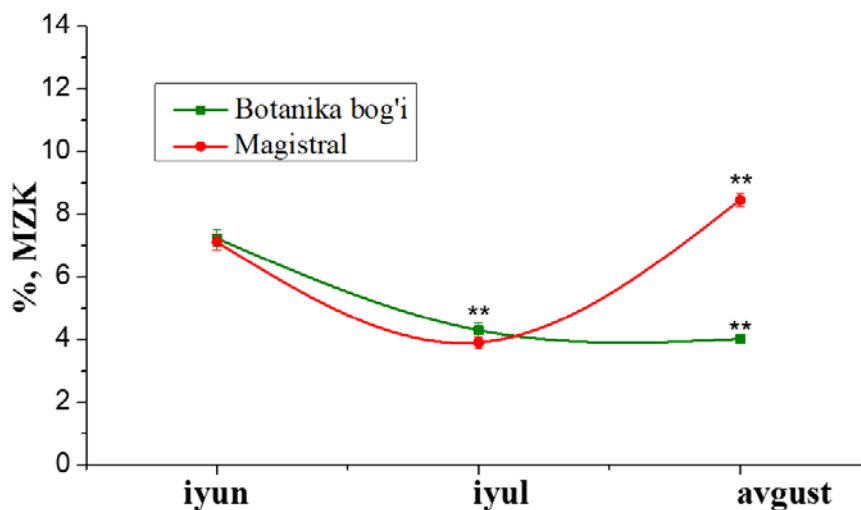


3.16-rasm. *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyentining mavsumiy o'zgarishi (n=20, **P<0,01)

Membrananing zararlanish koeffitsiyenti *Catalpa bignonioides* barglarida iyun oyida 7,2% ni tashkil qildi, mavsum davomida shikastlanish darajasi kamayib bordi, bu esa o'z navbatida *Catalpa bignonioides* o'zida moslashish mexanizmlarini ishlab chiqqanligini ko'rsatadi (3.17-rasmga qarang). Magistral sharoitda o'suvchi *Catalpa bignonioides* o'simligida issiq mavsum o'rtasida prolin va karotinoidlar miqdorining oshishi, hamda, SOD ning faollashuvi sababi membrananing zararlanish koeffitsiyenti 7% dan 3,9% ga pasayganligi va mavsum oxiriga kelib boshlang'ich qiymatlarga qaytganligi kuzatildi.

Adabiyotlardagi ma'lumotlarga ko'ra, stress sharoitida o'stirilgan arpa ko'chatlarida unib chiqqan paytdan boshlab KFSH ning haddan tashqari ko'payishi kuzatiladi, bu LPO jarayonlarining kuchayishi bilan birga keladi. Stress ta'sirining davomiyligi oshishi bilan ko'chatlarda KFSH shakllanishi va LPO reaksiyasining kuchayishi tendensiyasi aniqlandi. Uzoq muddatli qurg'oqchilik davrida o'simlik to'qimalaridan elektrolitlar chiqarilishining ko'payishi qayd etildi, bu hujayra membranalarining to'siqlik xususiyatlarining buzilishini ko'rsatadi, ammo membranalarining erkin nukleotidlar uchun o'tkazuvchanligi o'zgarmadi. Bu tajriba sharoitlarida arpa

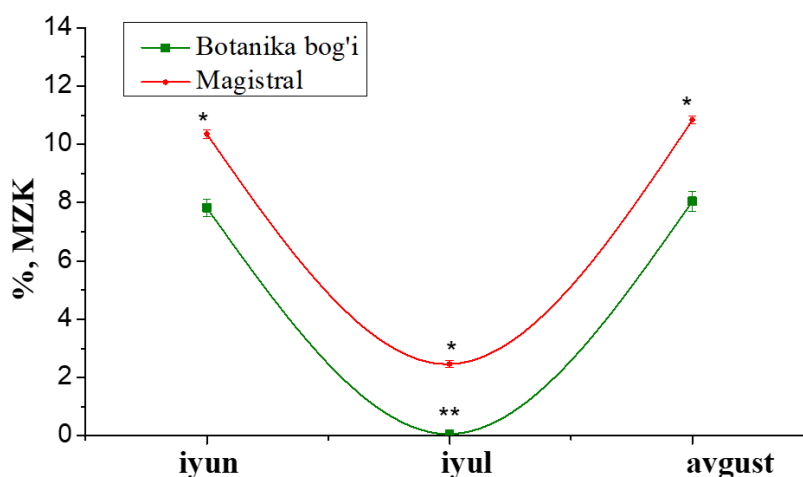
ko‘chatlarida hujayra membranalarida sezilarli strukturaviy shikastlanishlar yo‘qligidan dalolat beradi [196; 51–52-b.].



3.17-rasm. *Catalpa bignonioides* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyentining mavsumiy o‘zgarishi (n=20, **P<0,01)

Mavsum boshida botanika bog‘idagi *Paulownia tomentosa* barglari membrananing shikastlanish darajasi 7,8% ni tashkil etdi. Iyul oyida zararlanish koeffitsiyentining sezilarli darajada, 130 marta kamayishi kuzatildi (o‘rtacha qiymat 0,06% dan oshmadi). Mavsum oxiriga kelib, membrananing shikastlanish koeffitsiyenti yana deyarli dastlabki qiymatlarga ko‘tariladi va o‘rtacha 8,04% ni tashkil qiladi (3.18-rasmga qarang). Magistral yo‘l shaklidagi antropogen stress o‘simliklar uchun juda muhim bo‘lib chiqdi. *Paulownia tomentosa* barglarida umumiy dinamika o‘zgarmadi, xuddi Botanika bog‘ida o‘suvchi *Paulownia tomentosa* barglarida aniqlangan dinamika kuzatildi, ya’ni, issiq mavsum o‘rtasida zararlanish koeffitsiyenti pasaydi va mavsum oxiriga kelib boshlang‘ich qiymatlarga qaytdi. Umuman olganda, qiymatlar botanika bog‘ida o‘sadigan o‘simliklarnikidan yuqori edi. Shunday qilib, iyun oyida membrana shikastlanish koeffitsiyenti Botanika bog‘idagi ko‘rsatkichlaridan o‘rtacha 33% ga oshdi va 10,35% ni tashkil etdi. Iyul oyida, shuningdek, botanika bog‘i sharoitida zararlanish koeffitsiyentining 2,46% gacha pasayishi kuzatildi, ammo pasayish kamroq

sezildi va dastlabki ko'rsatkichlardan atigi 4,2 baravar kam edi. Mavsum oxiriga kelib zararlanish koeffitsiyenti yana oshdi va 10,8% ni tashkil etdi (iyul oyiga nisbatan zararlanish 4,4 baravarga oshgan). Adabiyotlarda bug'doy o'simligi bilan olib borilgan tajribalarda og'ir metallar, xususan, qo'rg'oshin ionlari konsentratsiyasining 0,03 mg/l gacha oshishi membrananing zararlanish koeffitsiyentini 1,5% gacha oshirgani ifodalangan, so'ng zararlanish pasayishi kuzatilgan. Shubxasiz, bu o'simlikni stress ta'siriga moslashish bosqichining boshlanishi bilan izohlanadi, bu davrda membranani qayta tiklash sodir bo'ladi. Shunisi e'tiborga loyiqki, bu holda moslashish jarayonlari stressorning toksik ta'siridan ustun turadi. Keyinchalik membrananing shikastlanish darajasi yana ortgan, bu holat stressning keskin chuqurlashishini ko'rsatadi [199; 15–16-b.].



3.18-rasm. *Paulownia tomentosa* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyentining mavsumiy o'zgarishi ($n=20$, $P<0,01$, $*P<0,05$)**

Xulosa qilib shuni aytish mumkinki, Botanika bog'ida o'suvchi o'rganilgan barcha o'simliklar orasida o'rtacha kunlik havo harorati 40-42°C bo'lgan iyul oyida *Hibiscus rosa-sinensis* va *Paulownia tomentosa* barglarida membrananing zararlanish koeffitsiyenti eng quyi ko'rsatkichlarni namoyon qildi. Bu esa o'z navbatida turli abitoik omillar ta'siriga hujayra membranasining chidamli ekanligidan dalolat beradi. Avtomagistral yaqinida

o'sish *Platanus orientalis* va *Styphnolobium japonicum* misolida hujayra membranasi chidamliligining sezilarli darajada oshishiga olib kelishi ko'rsatilgan bo'lsa, *Hibiscus rosa-sinensis*, *Aesculus hippocastanum* va *Paulownia tomentosa* misolida hujayra membranasi chidamliligi sezilarli darajada pasayishiga sabab bo'ldi. Shunday qilib, turli sharoitlarda o'suvchi o'simliklarda membrananing zararlanish darajasini tahlil qilish turlarga xos javobni ko'rsatdi. O'simliklarning o'ziga xosligi hujayralardagi AOT ning turli xil sintezi va faoliyati bilan bog'liq bo'lishi mumkin. O'rganilgan barcha o'simliklar uchun tashqi omillar ma'lum darajada stressni keltirib chiqaradi, bu esa membrananing o'tkazuvchanligini o'zgarishiga olib keladi.

3.4-§. Ko'kalamzorlashtirishda foydalaniladigan o'simlik barglaridagi fotosintez pigmentlarning mavsumiy o'zgarishini o'sish sharoitlariga ko'ra aniqlash

3.4.1-§. Botanika bog'idagi ko'p yillik o'simliklar bargidagi fotosintetik pigmentlarning holati

Keyingi tajribalarimizda shahar hududini ko'kalamzorlashtirishda foydalaniladigan o'simliklarning mahalliy va introduksiya turlarining barg pigment tizimlarining holati shahar sharoitida o'rganildi. Botanika bog'i va magistral bo'ylab o'sadigan o'simliklarning barglarida xlorofill a va b, karotinoidlar tarkibida turning o'ziga xosligi aniqlandi. Urbanlashgan muhit sharoitida o'sadigan o'simliklarning vegetativ organlarida fotosintetik pigmentlarning miqdoriy tarkibi va nisbati o'zgaradi. Og'ir metallarning yuqori konsentratsiyasi birinchi navbatda o'simlik organlaridagi oqsillarni, shu jumladan fermentlar va fotosintetik pigmentlarning denaturatsiyasiga olib keladi. Ekologik stressni baholash uchun manzarali o'simliklardagi fotosintetik pigmentlarning asosiy guruhleri nisbatini tavsiflovchi ko'rsatkichlardan foydalanish mumkin [200; 11–12-b.].

Laboratoriya sharoitida ko'p yillik o'simliklar bargidagi fotosintezda ishtirok etuvchi pigmentlar: xlorofill a va b, hamda karotinoidlarning miqdori

spektrofotometrik usulda atseton ekstraktlarida (yutilishi mos ravishda 662, 644 va 440 nm) aniqlandi [201; 42–43-b]. Pigmentlar tilakoid membranalarida ma'lum tarzda joylashgan bo'ladi. Fotosintetik apparatdan pigmentlarni olish tartibi hujayra tuzilmalarini mexanik ravishda buzishdan iborat (o'simlik to'qimalarining gomogenizatsiyasi) bo'lib, bunda ularni kvars qumi bilan maydalash va pigmentlarni lipoprotein tashuvchisidan yaxshi ajratadigan organik erituvchilardan foydalanish orqali olib boriladi. Bunday holda, ehtiyot choralarini ko'rish kerak. Fotokimyoviy degradatsiyani oldini olish uchun izolyatsiyalash jarayoni so'yal xonada olib boriladi.

Ishning borishi: oldindan quritilgan barglar (yangi uzilgan o'simlik barglari diametri 1sm² qilib kesib olingan va quritilgan) 1-2 ml miqdorda 80% li atseton bilan chinni xovonchada gomogen holatga keltirildi (sovutilgan reagentlar, asboblari bilan muz ustida amalga oshiriladi). Hosil bo'lgan ekstrakt voronkaga joylashtirilgan qog'oz filtdan o'tkaziladi (to'liq rangi o'zgarmaguncha atseton bilan yuviladi) va asta-sekin 10 ml ga etkaziladi. Olingan atseton aralashmasida xlorofill a va b, hamda, karotinoidlar miqdori aniqlanadi. Buning uchun spektrofotometr kyuvetasiga olingan ekstrakt quyiladi. Ikkinchi kyuvetaga erituvchi (atseton) quyiladi va nazorat sifatida foydalaniladi. Pigmentlar miqdori Cary Eclipse 60 spektrofotometri (AQSh) yordamida 662, 644 va 440 nm to'liq uzunliklarida o'lchandi.

Xlorofill a o'simliklardagi asosiy fotosintetik pigment bo'lib, uchta muhim vazifani bajaradi: yorug'lik energiyasini qabul qiladi; uni elektron qo'zg'alish energiyasi shaklida saqlaydi va fotokimyoviy ravishda birlamchi fotoreduksiyalangan va fotooksidlangan birikmalarning kimyoviy energiyasiga aylantiradi. Xlorofill b va karotinoidlar esa qo'shimcha va himoya pigmentlari hisoblanadi. O'simliklarning yashil barglarida xlorofill a miqdorining kamayishi bilan qo'shimcha va himoya funksiyalarini bajaradigan yordamchi pigmentlar - xlorofill b yoki karotinoidlarning

ko'payishi turli stress sharoitda assimilyatsiya apparatining adaptiv reaksiyasi sifatida qoraladi. Xlorofillar a va b hamda karotinoidlarning nisbati, ularning funksiyalariga muvofiq, odatda taxminan 5:3:2 nisbatda bo'ladi [202; 146–147-b.]. Pigmentlarning bunday nisbati o'simlikning fotosintetik apparati samarali ishlashi uchun eng maqbul hisoblanadi.

Yuqoridagilarni inobatga olgan holda, ushbu ishning maqsadi turli sharoitlarda o'sadigan ko'p yillik o'simliklar barglaridagi pigmentlar tizimlarining yoz mavsumidagi holatini o'rganish hisoblanadi. Tadqiqotlar shuni ko'rsatadiki, o'sish va rivojlanish jarayonlari, noqulay tabiiy va antropogen omillar majmuasi o'simliklarning adaptatsiya mexanizmlarini shakllanishiga sezilarli darajada ta'sir qiladi.

3.1-jadval

Ko'p yillik o'simlik barglarida fotosintez pigmentlari miqdori, (mg/l) (n=20; M±m)

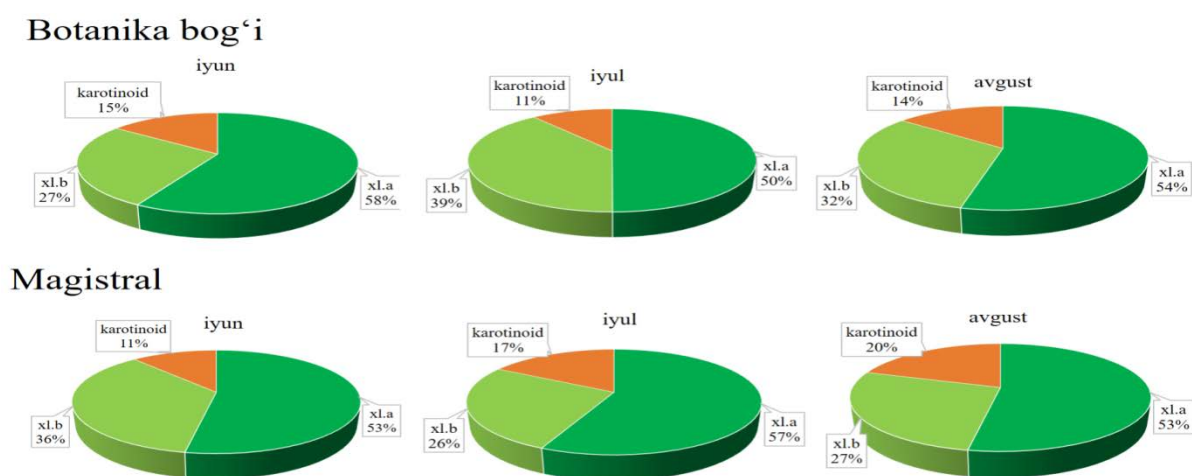
	Ko'p yillik o'simlik turlari(Botanika bog'i)					
	<i>Platanus orientalis</i>	<i>Aesculus hippocastanum</i>	<i>Styphnolobium japonicum</i>	<i>Hibiscus rosa-sinensis</i>	<i>Catalpa bingonioides</i>	<i>Paulownia tomentosa</i>
Xlorofill a						
iyun	14,4±0,09	20±3,8	12±0,02	13,3±0,01	13,98±2,5	13,6±0,3
iyul	8,36±1,5**	22,2±1,4*	13,6±0,1*	22±0,07**	19±0,5**	22,5±0,2*
avgust	7,49±0,1**	19,7±0,9*	20,8±0,15**	16,8±0,1*	17±0,1**	25,4±0,2*
Xlorofill b						
iyun	6,69±0,07	15,8±1,8	6,63±0,02	6,12±0,12	10,1±0,8	6,98±0,8
iyul	7,51±3,3 *	9,85±0,9**	6,59±0,2	9,6±0,04*	9,4±1,1*	9,38±0,1*
avgust	4,4±0,05**	9,83±0,6**	10,4±0,2**	7,69±0,1*	7,7±0,1*	10,6±0,1*
Karotinoidlar						
iyun	3,74±0,03	4,41±1,7	3,04±0,02	3,74±0,04	2,6±0,4	4,43±0,17
iyul	1,68±0,05*	3,005±0,8*	3,65±0,16	6,4±0,01*	5,4±0,2*	7,23±0,3*
avgust	1,99±0,04*	6,83±0,3**	5,25±0,1*	5,65±0,1*	5,6±0,12*	7,4±0,02*

** $P < 0,01$, * $P < 0,05$

Fotosintez jarayonining intensivligi va o'simliklarning mahsuldorligi pigmentlarning umumiy tarkibiga, ularning sifat tarkibiga va miqdoriy nisbatiga bog'liq. O'simlik barglaridagi pigmentlarning tarkibi atrof-muhit

omillarining o'zgarishiga, shu jumladan, antropogen omillarga yaxshi javob beradigan parametrdir [203; 87–88-b.]. Botanika bog'ida o'suvchi o'rganilgan o'simliklar orasida *Aesculus hippocastanum* va *Paulownia tomentosa* o'simliklari barglarida umumiy pigmentlarning maksimal qiymatlari namoyon bo'ldi. *Aesculus hippocastanum* barglarida umumiy pigmentlar miqdori 40,4 mg/l dan 37mg/l gacha o'zgarganligi, *Paulownia tomentosa* barglarida 25mg/l dan 43mg/l gacha oshganligi aniqlandi. Qolgan o'simliklarda o'rtacha ko'rsatkichlar kuzatildi.

3.1-jadvaldagi ma'lumotlarga ko'ra, har xil turdagi sharoitlarda o'rganilayotgan o'simliklardagi xlorofill a tarkibining o'ziga xos xususiyatlarini tahlil qilish shuni ko'rsatdiki, iyun oyida botanika bog'ida o'sadigan *Aesculus hippocastanum* barglarida xlorofill a ning eng yuqori ko'rsatkichlari aniqlandi (umumiy pigmentlarning 51% ini tashkil qildi).



3.19-rasm. *Platanus orientalis* barglarida fotosintez pigmentlari konsentratsiyasi nisbati ($n=20$, $M \pm m$)

Platanus orientalis va *Catalpa bignonioides* barglarida mos ravishda 14,4 mg/l va 13,98 mg/l ni tashkil qildi, *Hibiscus rosa-sinensis* va *Paulownia tomentosa* barglarida ham *Catalpa bignonioides* kabi natijalar kuzatildi (mos ravishda 13,3 mg/l va 13,6 mg/l). Iyul oyida xlorofill a ning eng yuqori ko'rsatkichlari *Aesculus hippocastanum* (22,2 mg/l), *Hibiscus rosa-sinensis*

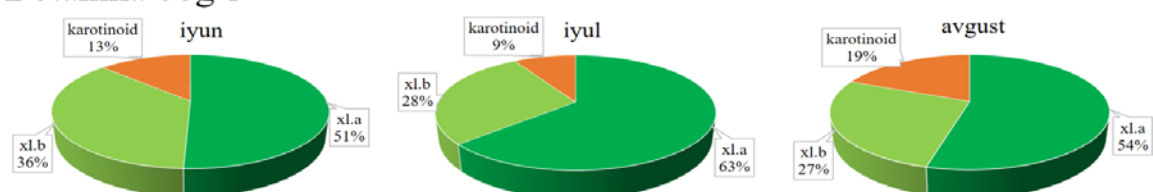
(22 mg/l) va *Paulownia tomentosa* (22,5 mg/l) barglarida ekanligi aniqlandi. Havo harorati oshishi bilan iyul oyida *Platanus orientalis* barglarida iyun oyiga nisbatan pigment konsentratsiyasi 8,36 mg/l gacha kamayib ketdi va uning foiz nisbati 50% ni tashkil etdi (3.19-rasmga qarang). Olingan natijalar abiotik omillar ta'siriga chinor barglaridagi xlorofill a ning sezgirligini ko'rsatadi. Adabiyotlarda ham xlorofill a ning konsentratsiyasi kamayishi bilan bog'liq natijalar mavjud bo'lib, I.Buxarina tadqiqotlarida qayin va tol o'simliklarining nazorat turlarida yoz mavsumi davomida xlorofill a konsentratsiyasi kamayishi kuzatildi [204; 020–025-b.]. Barglardagi xlorofill a miqdorining pasayishi o'simliklar uchun mineral oziqlanish elementlarining yetarli darajada ta'minlanmaganligi bilan kuzatiladi. T.V.Bragina va boshqalarning asarlarida ortiqcha suv ta'sirida o'simliklarni fotosintez intensivligi va xlorofill miqdori pasayishi ko'rsatilgan [205; 383–384-b.].

Avgust oyiga kelib *Paulownia tomentosa* (25,4 mg/l) va *Styphnolobium japonicum* (20,8 mg/l) barglarida xlorofill a miqdori oshib bordi. *Catalpa bignonioides* va *Hibiscus rosa-sinensis* o'simliklarida bu ko'rsatkich 12% va 24% ga kamayib ketgani kuzatilgan bo'lsada, xlorofill a miqdori boshlang'ich qiymatlardan yuqori edi. Olingan natijalarga ko'ra, butun vegetatsiya davrida introduksiya qilingan o'simliklarda assimilyatsiya faolligi o'xshash sharoitlarda joylashgan mahalliy turlarga qaraganda kuchliroq deb xulosa qilish mumkin.

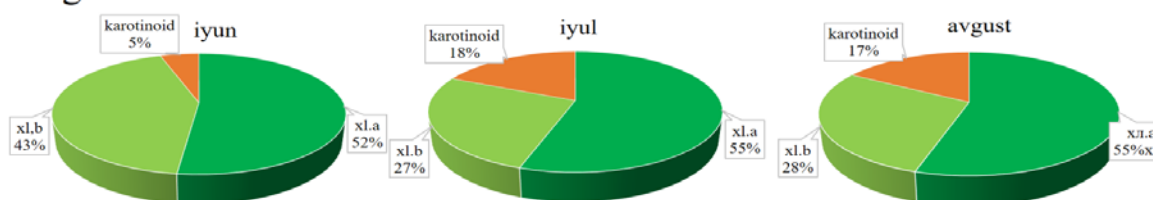
Botanika bog'i sharoitda o'suvchi o'simliklardagi xlorofill b tarkibining o'ziga xos xususiyatlarini tahlil qilish shuni ko'rsatdiki, fotosintetik pigmentlarning holati, *Aesculus hippocastanum* va *Catalpa bignonioides* o'simliklarida pigmentlar nisbati b guruhidagi xlorofillning ko'payishi tomon siljiganini ko'rsatdi, ya'ni iyun oyida xlorofill b miqdori *Aesculus hippocastanum* (15,8 mg/l) va *Catalpa bignonioides* (10,1 mg/l) barglarida yuqori ko'rsatkichlarni namoyon qildi, foiz konsentratsiyasi mos ravishda 36%

(3.20-rasmga qarang) va 38% (3.23-rasmga qarang) ini tashkil qildi. Xlorofill b miqdorining ko'payishi Xl a/b nisbatining kamayishini ifodalaydi. Adabiyotlar tahlili shuni ko'rsatadiki, o'rmon va bog' sharoitlarida bu ko'rsatkichning pasayishi o'simlik zichligi va barglarning soyalanishi bilan bog'liq bo'lishi mumkin. O'rmonda o'suvchi tol barglarida Ob daryosi tekisligi bilan solishtirganda bu nisbatning pasayishi kuzatildi, bu soyani yaxshi ko'radigan o'simliklarga mos keladi [203; 48-b.].

Botanika bog'i



Magistral



3.20-rasm. *Aesculus hippocastanum* barglarida fotosintez pigmentlari konsentratsiyasi nisbati ($n=20$, $*P<0,05$)

Platanus orientalis, *Styphnolobium japonicum*, *Hibiscus rosa-sinensis* va *Paulownia tomentosa* barglarida xlorofill b ning konsentratsiyasi deyarli bir xil ekanligi qayd etildi. Mavsum so'ngiga kelib *Styphnolobium japonicum* (1,4 mg/l) va *Paulownia tomentosa* (10,6 mg/l) barglarida xlorofill b miqdori oshib borganligi, *Platanus orientalis* barglarida esa, iyun oyiga nisbatan 34% ga, *Aesculus hippocastanum* va *Catalpa bignonioides* o'simligi barglarida ham 38% va 24% ga kamayib ketganligi kuzatildi. Turli o'simliklarda xlorofil b miqdori turlicha bo'lib, Xl a/b nisbati ham turli ko'rsatkichlarga ega. Adabiyotda keltirilgan ma'lumotlarga ko'ra, bu nisbatning o'zgarishi stroma yoki gran tilakoidlar ulushini oshirishga qaratilgan xloroplastlar

ultrastrukturasining qayta tashkil etilishini ko'rsatadi. Birinchisining ustunligi yorug'lik tipidagi xloroplastni hosil qiladi. Tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, yog'ochli o'simliklardagi karotinoidlar va antotsian pigmentlarining miqdori shahar havosining ifloslanishi ortishi bilan ortadi. Fotosintetik pigmentlarning umumiy miqdori o'simliklarning o'sadigan joyiga qarab sezilarli darajada farq qiladi [203; 78–79-b.].

Botanika bog'ida o'suvchi *Platanus orientalis* barglarida karotinoidlar konsentratsiyasi mavsum davomida kamayib borganligi aniqlandi, ya'ni, iyun oyida karotinoidlar miqdori 3,74 mg/l ni tashkil qildi. Iyul va avgust oylariga kelib, bu ko'rsatkich 55% va 47% ga kamayishi kuzatildi. *Aesculus hippocastanum* barglarida boshqacha dinamika kuzatildi, ya'ni, iyun oyida karotinoidlar miqdori 4,41 mg/l ni tashkil qildi, iyul oyida kamayib, avgust oyida biroz oshishi kuzatildi. *Styphnolobium japonicum*, *Hibiscus rosa-sinensis*, *Catalpa bignonioides* va *Paulownia tomentosa* barglarida mavsum davomida karotinoidlar miqdorining oshib borishi kuzatildi (3.1-jadvalga qarang). Adabiyotlardan ma'lum bo'lishicha, havo haroratining oshishi qayin barglarida karotinoidlarning konsentratsiyasi maksimal darajada oshishiga sabab bo'ldi. Qayin o'simliklaridagi karotinoidlar ulushining ortishi ham fotohimoya, ham yorug'lik yig'ish funksiyalari bilan bog'liq. Mualliflarning fikriga ko'ra, fotofil ekin sifatida o'simlik quyosh nurlanishining yuqori darajasini boshdan kechiradi, shuning uchun yashil pigmentlarni ko'proq himoya qilish kerakligi bilan izohlanadi. Shunday qilib, fotosintez pigmentlarining mutlaq va nisbiy tarkibi, shuningdek ular orasidagi nisbat bo'yicha olingan natijalar haroratning o'zgarishiga o'simlik turlarining o'ziga xosligi mavjudligini ko'rsatadi [206; 34–35-b.].

3.4.2-§. Magistral sharoitidagi o‘simliklar bargidagi fotosintetik pigmentlar holatini qiyosiy tahlili

Fotosintezning intensivligiga shahar muhitining antropogen omillari: havo harorati, suvning pastligi, tuproqdagi makro va mikroelementlar katta ta’sir ko‘rsatadi. Shaharlar havosidagi chang va boshqa zarralar o‘simliklarning barglarini zich qatlam bilan qoplaydi va barglarga yorug‘lik kirishini kamaytiradi. Barglarning yoritilishini kamaytirish ularning nafas olish intensivligini oshiradi, fotosintetik faollikni pasaytiradi. Gazsimon moddalar barg hujayralariga kirib, pigmentlar, oqsillar va fermentlarning yo‘q qilinishiga olib keladi, o‘simliklardagi umumiy metabolizm va energiyani buzadi [200; 11–12-b.].

3.2-jadval

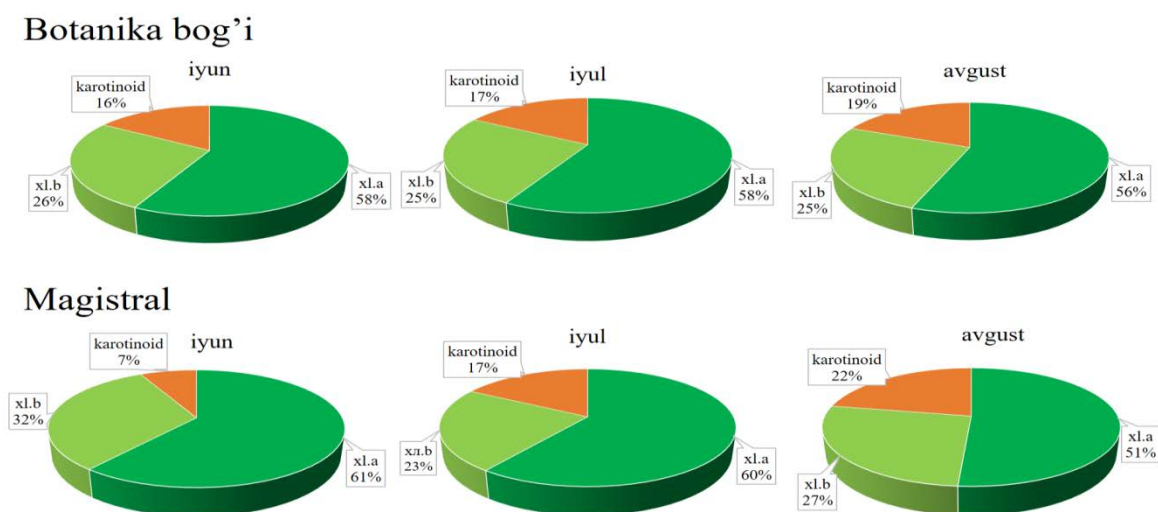
**Ko‘p yillik o‘simlik barglarida fotosintez pigmentlari miqdori, (mg/l)
(n=20, M±m)**

	Ko‘p yillik o‘simlik turlari (Magistral)					
	<i>Platanus orientalis</i>	<i>Aesculus hippocastanum</i>	<i>Styphnolobium japonicum</i>	<i>Hibiscus rosa-sinensis</i>	<i>Catalpa bignonioides</i>	<i>Paulownia tomentosa</i>
Xlorofill a						
iyun	7,62±1	28,6±0,6	16,9±0,03	19,3±0,25	11,4±0,3	23,4±0,8
iyul	15,7±0,01**	13,5±0,3**	27,1±0,4**	16,5±0,1*	11,8±0,01	26,5±0,3*
avgust	15,5±0,2**	24,5±0,2*	28,5±0,2**	18,8±0,15	11,2±0,14	31±0,1**
Xlorofill b						
iyun	5,28±1,5	23,7±1,7	6,73±0,5	10±0,3	5,36±0,08	9,8±0,3
iyul	7,34±0,01*	6,5±0,9**	13,3±0,3**	6,3±0,02*	4,8±0,01	13,4±0,4*
avgust	15,5±0,05**	12,7±0,1**	13,9±0,3**	9,8±0,07	5,1±0,17	16±0,07**
Karotinoidlar						
iyun	1,998±0,17	2,81±0,2	2,55±0,06	2,34±0,1	3,76±0,4	5,7±1,6
iyul	1,58±0,01	4,47±0,2*	6,66±0,1**	4,7±0,01*	4,46±0,01	6,7±0,25
avgust	4,64±0,06*	7,44±0,1**	6,4±0,12**	8,1±0,12*	6,0±0,15*	5,5±0,08

** $P < 0,01$, * $P < 0,05$

O‘simliklarning atrof-muhit sharoitlariga adaptatsiyasi stress ta’sirida ularning fiziologik holatining muhim va sezgir ko‘rsatkichi bo‘lgan fotosintetik pigmentlarning tarkibini o‘zgartirish, moslashuvchanlikni qayta tashkil etish orqali amalga oshirilishi mumkin.

3.2-jadvaldagi ma'lumotlarimizga ko'ra, pigmentlarning konsentratsiyasi ham stress darajasiga bog'liq. Masalan, avtomagistral bo'ylab o'suvchi *Platanus orientalis* barglarida Botanika bog'idagi turlariga nisbatan butunlay boshqacha manzara kuzatildi - iyun oyida 7,62336 mg/l darajasidan fotosintezning yuqori intensivligi tufayli iyul oyida u 2 baravar ko'payib, 15,74169 mg/l ga etdi va mavsum oxirigacha deyarli o'zgarmadi (avgust - 15,54233 mg/l). Iyun oyida *Aesculus hippocastanum* (28,6 mg/l) barglarida esa xlorofill a ning eng yuqori ko'rsatkichlari namoyon bo'ldi va mavsum davomida 2 barobar kamayib (13,5 mg/l), avgust oyida (24,5 mg/l) sezilarli darajada oshishi kuzatildi. *Styphnolobium japonicum* (16,9-28,5 mg/l) va *Paulownia tomentosa* (23,4-30.5 mg/l) barglarida xlorofill a ning mavsum davomida oshib borganligi aniqlandi, bu esa o'simlik barglarida fotosintez jadalligidan dalolat beradi.



3.21-rasm. *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida fotosintez pigmentlari konsentratsiyasi nisbati ($n=20$, $P<0,01$, $*P<0,05$)**

Magistral sharoitda o'suvchi *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida esa botanika bog'ida kuzatilgan dinamikaning aksi kuzatildi, ya'ni, mavsum boshida xlorofill a miqdori yuqori bo'ldi (19,34 mg/l) va bu barcha pigmentlarning 61% ini tashkil qildi (3.21-rasmga qarang). Iyul oyida xlorofill a konsentratsiyasi

16,53 mg/l ni tashkil qildi, bu ko'rsatkich mavsum boshidagi qiymatdan past bo'lishiga qaramasdan barcha pigmentlarning 60% ini tashkil qildi. Bu esa iyul oyida umumiy pigmentlar soni iyun oyiga nisbatan kam ekanligini ko'rsatadi. Avgust oyida aksincha holat kuzatildi, ya'ni, xlorofill a miqdori 18,8 mg/l bo'lsada, umumiy pigmentlarning 51% ini tashkil qildi. Adabiyotlardan ma'lumki, sanoat korxonalari va avtomobil transportining zararli chiqindilari ta'sirida yog'ochli o'simliklarning barglarida pigmentlarning miqdoriy tarkibi va individual shakllar nisbati o'zgaradi [203; 13–14-b.].

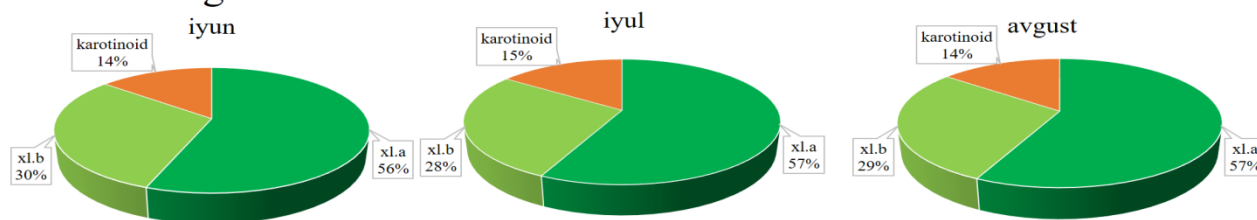
Catalpa bignonioides barglarida butunlay boshqacha dinamika kuzatildi, xlorofill a miqdori yoz mavsumi davomida bir xil ko'rsatkichlarni namoyon qildi (o'rtacha 11,64 mg/l). Adabiyotlardan ma'lumki havoning chiqindi gazlar bilan ifloslanishi tuproqda og'ir metallarning to'planishiga sabab bo'ladi. Og'ir metallarning o'simliklarga ta'sirining eng ko'p uchraydigan ko'rinishlari fotosintezni ingibirlash, assimilyatsiya va mineral oziqlanishni tashishning buzilishi, organizmning suv va gormonal holatidagi o'zgarishlar va o'sishni ingibirlashidir. Og'ir metallar xloroplastlarning ultrastrukturasini buzgan holda fotosintezni, fotosintetik fermentlar sintezini ingibirlab, xlorofill va karotinoidlar miqdorini kamaytiradi, barg og'izchalarining yopilishi tufayli CO₂ yetishmovchiligini keltirib chiqaradi [207; 18–19-b.].

O'simliklar tarkibidagi xlorofill b miqdorini o'rganganimizda iyun oyida chinor (5,28 mg/l), *Styphnolobium japonicum* (6,73 mg/l) va *Catalpa bignonioides* (5,36 mg/l) barglarida deyarli bir xil ko'rsatkichlar namoyon bo'ldi. *Platanus orientalis* va *Styphnolobium japonicum* barglarida mavsum davomida xlorofill b konsentratsiyasi oshib bordi. *Styphnolobium japonicum* barglarida bu ko'rsatkich botanika bog'i o'simliklariga nisbatan yuqori bo'lsada, umumiy pigmentlar miqdorini o'rganganimizda ikkala sharoitda ham xlorofill b foiz konsentratsiyasi o'rtacha 28-29% ini tashkil qildi (3.22-rasmga qarang).

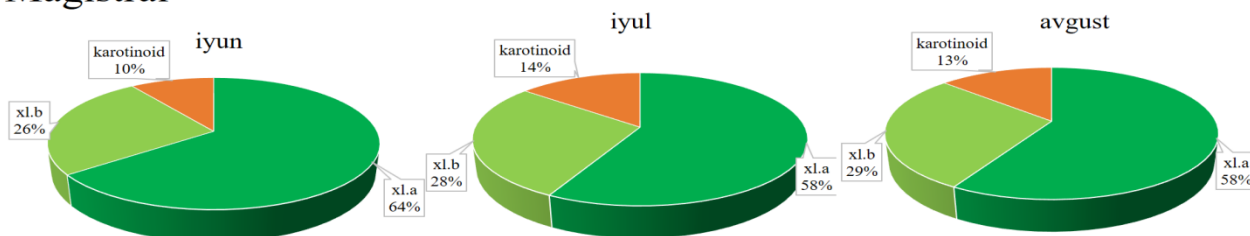
Adabiyotlar tahlili shuni ko'rsatdiki, shahar muhitida sanoat korxonalari

va transport vositalarining turli xil ifloslanishiga javoban, bargli daraxtlardagi umumiy xlorofill miqdori kamayadi [208; 13–14-b.]. Hujayralarga kiradigan gazsimon moddalar oksidlanish jarayonlarining kuchayishiga, xlorofillning oqsil-lipid kompleksi bilan labil bog‘lanishining buzilishiga, monomer va molekulyar shakllarning paydo bo‘lishiga olib keladi [203; 25–26-b.].

Botanika bog‘i



Magistral

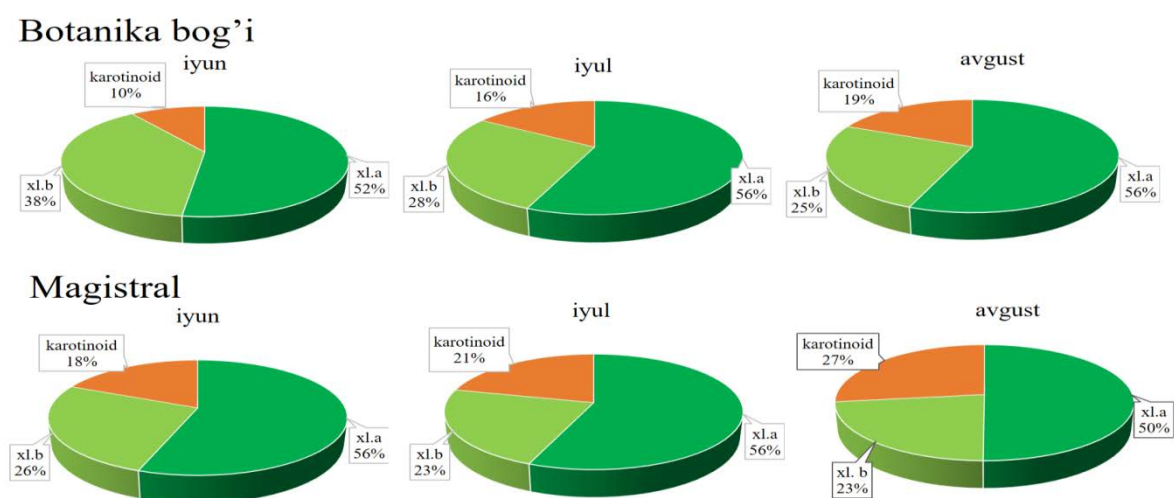


3.22-rasm. *Styphnolobium japonicum* barglarida fotosintez pigmentlari konsentratsiyasi nisbati ($n=20$, $**P<0,01$, $*P<0,05$)

Avgust oyida *Hibiscus rosa-sinensis* (6,33–9,8 mg/l) va *Paulownia tomentosa* (13,4–16 mg/l) o‘simliklarida ham xlorofill b miqdori iyul oyiga nisbatan oshib borishi kuzatildi. Adabiyotda keltirilgan ma’lumotlarga ko‘ra, havoni ifloslantiruvchi moddalar turli xil o‘simliklardagi pigmentlarga turli xil ta’sir ko‘rsatadi. A.N.Nikitina ishlarida antropogen ta’sir sharoitida o‘simliklarning barglarida xlorofill miqdorining ko‘payishi ko‘rsatilgan. Muallif xlorofilning ko‘payishini hujayra tuzilmalarining intensiv yangilanishini ta’minlaydigan funktsiya deb hisoblaydi [209; 12–13-b.].

Ko‘p yillik o‘simliklarning mahalliy va introduksiya turlarining barglaridagi karotinoidlar tarkibidagi o‘zgarishlarning tabiati boshqacha bo‘lib chiqdi. O‘rganilgan barcha o‘simlik barglarida karotinoidlar miqdorining

mavsum davomida oshib borishi kuzatildi. Bu esa, karotinoidlarning xloroplastlarda katta himoya ahamiyatiga ega ekanligidan dalolat beradi. Introduksiya qilingan *Catalpa bignonioides* o'simligining barglaridagi karotinoidlarning miqdorini tahlil qilib shuni aytish mumkinki, o'simlik barglarida fotosintetik pigmentlarning asosiy guruhlari umumiy tarkibining statistik jihatdan muhim va sezilarli darajada yuqori darajasi aniqlandi, avgust oyida karotinoidlar umumiy pigmentlarning 27% ini tashkil qildi (3.27-rasmga qarang). Bu botanika bog'i o'simliklari ko'rsatkichlariga nisbatan deyarli 1,5 barobar yuqori edi. Nafaqat *Catalpa bignonioides*, balki *Hibiscus rosa-sinensis* (22%) o'simligida ham shu holat kuzatildi (3.21-rasmga qarang). Magistral yaqinida o'suvchi *Platanus orientalis* va *Aesculus hippocastanum* barglarida karotinoidlar mos ravishda umumiy pigmentlarning 20% va 17% ini tashkil etgani aniqlandi.

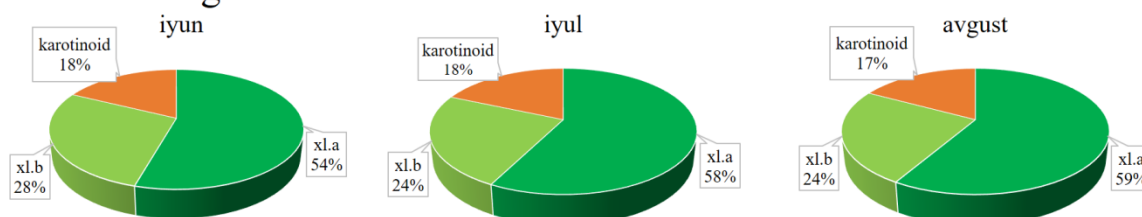


3.23-rasm. *Catalpa bignonioides* barglarida pigmentlar konsentratsiyasi nisbati ($n=20$, $P<0,01$, $*P<0,05$)**

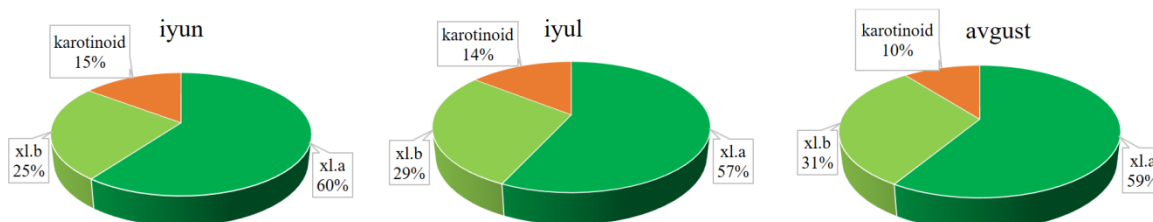
Styphnolobium japonicum barglarida iyun oyida karotinoidlar miqdori 2,55 mg/l ni tashkil qildi va mavsum davomida 2,5 barobar oshib borganligi kuzatildi. Bu ko'rsatkichlar Botanika bog'idagi *Styphnolobium japonicum* barglari tarkibidagi karotinoidlar konsentratsiyasidan yuqori bo'lsada,

pigmentlarning umumiy hajmiga nisbatan karotinoidlar foiz nisbatining botanika bog‘i ko‘rsatkichlari bilan deyarli bir xil ekanligi aniqlandi. *Paulownia tomentosa* o‘simligi barglaridagi karotinoidlar miqdori umumiy pigmentlarning 10-15% ini tashkil qildi. Bu Botanika bog‘i ko‘rsatkichlaridan 3-7% ga kam ekanligi aniqlandi (3.24-rasmga qarang).

Botanika bog‘i



Magistral



3.24-rasm. *Paulownia tomentosa* barglarida fotosintez pigmentlari konsentratsiyasi nisbati ($n=20$, $M\pm m$)

Ko‘p yillik o‘simliklar barglaridagi karotinoidlarning tahlili shuni ko‘rsatadiki, magistral sharoitda o‘sovchi *Platanus orientalis* barglarida (1,99 – 4,64 mg/l) Botanika bog‘idagi turlariga nisbatan sezilarli darajada oshdi. Shunga o‘xshash ma’lumotlar I.L.Buxarina va boshqalarning tadqiqotlarida ham olingan bo‘lib, magistral sharoitda o‘sovchi Norvegiya chinorida karotinoidlar miqdori nazorat plantatsiyalariga nisbatan yuqori ko‘rsatkichlarni namoyon qilgan [135; 23-b.]. Turli tadqiqotlarda stressli antropogen sharoitlarda karotinoidlarning ko‘payishi qayd etiladi. Mualliflarning fikriga ko‘ra, antropogen ta’sir fitotsenozlarning tur xilma-xilligiga ta’sir qiladi. Antropogen ta’sir yuqori bo‘lgan hududlarda turlar sonining kamayishi kuzatiladi. Xlorofill a, b va karotinoidlarning konsentratsiyasi o‘sish sharoitiga

qarab o'zgarib turishi ko'rsatilgan. Xlorofill a va b ning maksimal miqdori kamroq ifloslangan joylarda kuzatiladi. Karotinoidlarning ko'payishi, bir tomondan, stress ta'sirini kamaytiradi, boshqa tomondan, xlorofill molekulalarini va boshqa organik moddalarni yo'q qilishdan himoya qiluvchi himoya funksiyasini bajaradi [210; 110–111-b.]. Olingan natijalar ko'plab o'simlik turlarining fotosintetik apparatlarining aniq moslashuvchan qobiliyatidan dalolat beradi, bu antropogen hududlarni aniqlash va monitoring ishlarini olib borish uchun ushbu tadqiqot usulini tavsiya qilish uchun asos bo'lib xizmat qiladi.

Xulosa qilib shuni aytish mumkinki, urbanlashgan muhitning turli ekotoplarida o'sadigan yog'ochli o'simliklarning barglaridagi fotosintetik pigmentlarning holati antropogen ta'sir darajasining o'zgarishi bilan bog'liq. Fotosintetik pigmentlarning asosiy guruhlarining optimal nisbati park hududlaridagi daraxt turlarini tavsiflaydi. Fotosintetik pigmentlarning eng kam umumiy tarkibi va ularning asosiy guruhleri nisbatidagi siljishlar transport vositalarining chiqindilaridan ta'sirlangan ekotoplarda o'sadigan daraxt turlarining vegetativ biomassasida kuzatiladi. Pigmentlarning umumiy miqdorining kamayishi va ularning nisbati o'zgarishiga barglarda to'planib, o'simliklarning fotosintetik funksiyalariga ingibitor ta'sir ko'rsatadigan og'ir metallar ionlari ham (sink, strontsiy, mis va boshqalar) sabab bo'ladi.

III bob bo'yicha xulosa. O'simliklarda turli stress sharoitlarda metabolik jarayonlarda sezilarli o'zgarishlar ro'y beradi, to'yinmagan yog' kislotalarning oksidlanishi bilan bog'liq LPO jarayonlarining tezligi o'zgaradi. Stressorlar ta'sirida o'simlik hujayralarida KFSH ning har xil turlari, masalan, superoksid anion radikali, gidroperoksid radikali, vodorod peroksid, gidroksil radikali va boshqalarning hosil bo'lishi hujayraning stressga dastlabki javoblaridan biridir. KFSH ning ham ijobiy, ham salbiy tomonlari ma'lum. Bir tomondan, KFSH ning haddan tashqari ortiqcha konsentratsiyasi turli xil

hujayra tuzilmalarining buzilishiga, fermentlar faolligini ingibirlanishiga va membrana shikastlanishiga olib kelishi mumkin. KFSH ning yuqori faolligi ularga hujayralarning funksional va strukturaviy komponentlari, shuningdek hujayra metabolitlari bilan reaksiyaga kirishish imkonini beradi. Boshqa tomondan, KFSH hujayralardagi signal vazifasini bajaradi va o'sish va rivojlanish jarayonlarini boshqarishda ishtirok etadi. Atrof-muhitdagi kislorod konsentratsiyasining o'zgarishi haqidagi signallarni sezgan holda, turli xil KFSH ikkilamchi messenjer sifatida organizmlarga turli xil stress omillari ta'siriga moslashish mexanizmlarini shakllantirish imkonini beradi. O'simliklarning stress sharoitga moslashishi nafaqat anatomik va morfologik, balki o'simliklarning o'zgaruvchan muhit sharoitlariga moslashishiga imkon beruvchi fiziologik va metabolik mexanizmlarni ham o'z ichiga oladi. O'simliklarning adaptatsiya mexanizmlarini o'rganish ularning stress sharoitida rivojlanish xususiyatlarini aniqlash uchun muhimdir.

Tadqiqotlarimiz davomida olingan natijalarimizga asoslanib, ko'p yillik o'simlik turlari stress omillari ta'sirida antioksidant tizimning himoya ta'sirini amalga oshirish bir nechta yoki ko'plab antioksidant reaksiyalarni faollashtirishni talab qiladi, deb xulosa qilishimiz mumkin. Bunday holda, oksidlovchi stressdan himoya qilishni ta'minlaydigan o'ziga xos biokimyoviy reaksiyalarni faollashtirishdagi selektivlik nafaqat o'simlik turlarining konstitutsiyaviy xususiyatlari, balki ta'sir etuvchi stressorning tabiati bilan ham belgilanadi. Antioksidant tizimning bir xil stress omiliga javobi, o'simlik turiga, stress darajasi va davomiyligiga, stress omilining tabiatiga, antioksidant faollikning boshlang'ich darajasiga, o'simlikning yoshiga va ularning o'sish sharoitlariga bog'liq.

YAKUNIY QISM

So'nggi yillarda ishlab chiqarishning sezilarli rivojlanish sur'atlari, avtotransport vositalari sonining ko'payishi va insonning atrof-muhitga ta'sirining tobora ortib borishi havoning sezilarli darajada ifloslanishiga olib keladi. Yuqori urbanizatsiya bu jarayonni yanada kuchaytiradi. Statistika ma'lumotlariga ko'ra, bugungi kunga kelib urbanizatsiya darajasi 1950-yillarga nisbatan 20% ga oshgan. Havo sifatini monitoring qiluvchi IQAir Visual ma'lumotlariga ko'ra 2021-yilda ifloslangan havoga ega davlatlar reytingida O'zbekiston 12-o'rinni egalladi. O'zbekiston bo'yicha yiliga atmosferaga chiqarilayotgan umumiy chiqindilar o'rtacha 2,5 mln tonnani tashkil etadi, shundan 60% i avtomobillar hissasiga to'g'ri keladi. Bu esa rivojlangan va rivojlanayotgan mamlakatlarda belgilangan me'yorlardan 3 baravar yuqori. Shu munosabat bilan shaharlarda inson hayoti uchun noqulay sharoitlar vujudga keladi. Bu muammoning yechimining bir qismi sifatida shaharlarni ko'kalamzorlashtirish va buning uchun samarali "yashil filtrlar" yaratish uchun har xil turdagi o'simliklardan foydalanish zarur. Turli abiotik omillar, jumladan, yorug'lik, sho'rlanish, ortiqcha suv, yuqori va quyi harorat, nutriyentlar, ifloslantiruvchi moddalar, og'ir metallar o'simliklarning o'sish va rivojlanishiga salbiy ta'sir ko'rsatadi. Chunki, metabolizmga yot bo'lgan birikmalarning so'rilishi hayotiy jarayonlarda turli xil buzilishlarga olib keladi, bu esa o'z navbatida dekorativ xususiyatlarning yomonlashishiga va o'simliklarning o'limiga olib kelishi mumkin. O'simlik barglarida stress sharoitlarda molekulyar kilorodning suvgacha qaytarilmasligi kislorodning faol shakllarini hosil bo'lishiga sabab bo'ladi va o'simlik hujayralarida ortiqcha KFSH to'planishi natijasida, antioksidantlar va ular o'rtasida nomutanosiblik yuzaga keladi.

Atrof-muhitga antropogen ta'sir kuchayishi munosabati bilan ekologik omillarning tirik organizmlarga, ayniqsa o'simliklarga ta'sirini o'rganish

muhim ahamiyatga ega. Salbiy muhit omillari o'simlik hayotiga doimiy yoki davriy ta'sir ko'rsatadi [210; 1091–1092-b.]. Bizning tadqiqotlarimiz shuni ko'rsatdiki, turli stress omillarining o'simliklarga ta'siri ularning ushbu stress omillariga qarshilik darajasiga bog'liq. Botanika bog'i va magistral sharoitda o'suvchi o'simliklarda erkin radikallar bilan bog'liq oksidlanish jarayonlarida, turli xil KFSH ning hosil bo'lishi va ferment faolligida turli xil o'zgarishlar yuz berdi. Magistral sharoitdagi o'simliklar bargalarida LPO jarayoni botanika bog'ida o'suvchi o'simliklar bilan solishtirganda sezilarli darajada kuchaygan. Barcha o'simliklar orasida magistral sharoitida o'suvchi *Catalpa bignonioides* barglaridagi MDA miqdori yuqori bo'ldi, botanika bog'idagi turga nisbatan iyun oyida 1,2 marta, iyul oyida 4 barobar, avgust oyida 2 barobar yuqori ekanligi qayd etildi. Bu o'simlik hujayralarida LPO jadalligi ortganligidan dalolat beradi. *Aesculus hippocastanum* barglarida esa iyul oyida magistral sharoitida MDA miqdori Botanika bog'iga nisbatan 7 martagacha kamayganligi kuzatildi. MDA miqdorining kamayishi o'simlik hujayralarida adaptatsiya mexanizmlarini samarali faollashganini anglatadi.

O'simliklarning namlik yetishmovchiligi va yuqori havo haroratiga chidamliligi fiziologik va biokimyoviy reaksiyalari orqali ta'minlanadi. Ekstremal sharoitlarda qarshilikning muhim tarkibiy qismi antioksidant himoya tizimining faollashishi hisoblanadi. Hujayraning tartibga solish faoliyatidagi asosiy funksiyalarni ikkita ferment - SOD va katalaza bajaradi, ular turli xil salbiy omillar ta'sirida oksidlanish jarayonlarining normal borishini ta'minlaydi. Xuddi shu katalitik funktsiyani bajaradigan bir nechta fermentlarning mavjudligi organizmning moslashish qobiliyatini oshiradi va bu o'simlik hayoti uchun ayniqsa muhim hisoblanadi. Urbanizatsiya muhit sharoitlari o'simliklarning holati, o'sishi va rivojlanishiga, shuningdek, ularning funksional faolligiga salbiy ta'sir ko'rsatadi. O'simliklarning antropogen ta'sirga biokimyoviy va fiziologik javoblarini antioksidant

fermentlar faolligining o'zgarishi bilan kuzatish mumkin. O'simlik hujayralarida reaktiv kislorod turlarining shakllanishi kuchayadi, bu kelajakda oksidlanish jarayonlarining kuchayishiga, oksidlovchi stressga olib kelishi mumkin. Atrof-muhit ta'siriga javoban o'simliklarning himoya reaksiyasida alohida o'rin superoksiddismutazaga tegishli bo'lib, o'simliklardagi stress sharoitida ularning faolligi sezilarli darajada oshadi. O'simlik barglaridagi SOD faolligini qiyoslash orqali ferment faolligi o'simlik turiga, o'sish sharoitiga, introduksiya qilingan vaqtiga bog'liq bo'lmagan holda turlicha ekanligi aniqlandi. Magistr sharoitida *Catalpa bignonioides* barglarida SOD faolligi butun yoz davomida botanika bog'iga nisbatan yuqori bo'lganligini ko'rishimiz mumkin. Bunda magistr sharoitida *Catalpa bignonioides* barglarida ferment faolligining maksimal qiymati 3,5-4 μM ni tashkil qildi. Bu botanika bog'idagi katalpa barglaridagi faollikdan iyul oyida 50% ga, avgust oyida 80% gacha yuqori ekanligini ko'rsatdi. Shuningdek magistr sharoitida *Paulownia tomentosa* o'simligida faollik botanika bog'iga nisbatan iyun oyida 57%ga, iyul oyida esa 22% ga oshganligi kuzatildi.

Yana bir antioksidant ferment katalaza faolligini aniqlaganimizda, aynan *Catalpa bignonioides* o'simligida botanika bog'iga nisbatan magistr sharoitida katalaza ferment faolligi 1.5-3 barobarga past ekanligi kuzatildi. Fermentning eng yuqori ko'rsatkichi iyun oyida Botanika bog'ida o'suvchi *Platanus orientalis* (126,1%) barglarida kuzatildi. Magistr sharoitda o'suvchi *Paulownia tomentosa* barglarida esa iyun oyida botanika bog'iga nisbatan ferment faolligi 2 barobar yuqori bo'ldi va mavsum so'ngigacha shu ko'rsatkichlarni saqlab qoldi. Tadqiqotlarimiz davomida har bir o'simlikning fermentlar tizimida o'zi uchun xos bo'lgan moslashish mexanizmlari aniqlandi. Tanlangan fermentlar shunchaki antioksidant fermentlar emas, ular doimo bir biriga bog'liq holda faollik ko'rsatuvchi fermentlar hisoblanadi. SOD ning mahsuloti katalazaning substrati hisoblanadi. Qachonki SOD ning

faolligi oshganda, hujayrada vodorod peroksid ko'payib ketadi va katalaza faolligiga substrat ingibitor sifatida ta'sir qiladi. SOD ning faollashishi va natijada vodorod peroksidning hujayrada ko'payishi signal sistemasini ishga tushiradi va adaptatsiya mexanizmlari shakllanadi. Ma'lumki, vodorod peroksid hujayradan boshqa hujayraga akvoporalor orqali o'tish qobiliyatiga ega. Fermentlarning klassik ravishdagi faolligini biz botanika bog'ida o'suvchi *Platanus orientalis* barglarida aniqladik. Aynan *Aesculus hippocastanum* va *Hibiscus rosa sinensis* o'simliklarida avtomagistral sharoitga moslashish jarayonida ushbu kinetika aniqlandi. Botanika bog'ida o'suvchi *Aesculus hippocastanum* barglarida kuzatilgan fermentlar kinetikasi magistral sharoitda o'zgarib, fermentlarning klassik uyg'unlikdagi evolyutsion faolligiga qaytdi, ya'ni signal sistemasini ishga tushirish uchun kerak bo'ladigan vodorod peroksidni hosil qilish uchun SOD faollashib, katalaza faolligi pasaydi. Mavsumning ikkinchi yarmiga kelib, katalaza fermenti faollashdi.

Tajribalarimizda ikkilamchi messenjer bo'lgan vodorod peroksidni Fenton reaksiyasi orqali gidroksil radikaliga aylantiruvchi hujayradagi metall ionlarini zararsizlantirish uchun prolin va karotinoidlar konsentratsiyasi ortgani aniqlandi. Ma'lumki, prolinning antioksidant ta'sirining alohida sababi sifatida uning metall ionlarini o'zgaruvchan valentlik bilan bog'lash va shu bilan fermentativ bo'lmagan erkin radikal jarayonlarni cheklash qobiliyati bilan tavsiflanadi. O'rganilgan barcha o'simlik barglarida karotinoidlar miqdorining mavsum davomida oshib borishi kuzatildi. Bu esa, karotinoidlarning xloroplastlarda katta himoya ahamiyatiga ega ekanligidan dalolat beradi. Introduksiya qilingan *Catalpa bignonioides* o'simligining barglaridagi karotinoidlarning miqdorini tahlil qilib shuni aytish mumkinki, o'simlik barglarida fotosintetik pigmentlarning asosiy guruhlar umumiy tarkibining statistik jihatdan muhim va sezilarli darajada yuqori darajasi aniqlandi, avgust oyida karotinoidlar foiz konsentratsiyasi 27% ini tashkil

qildi. Bu botanika bog'i o'simliklari ko'rsatkichlariga nisbatan deyarli 1,5 barobar yuqori edi. Nafaqat *Catalpa bignonioides*, balki, *Hibiscus rosa-sinensis* (22%) o'simligida ham shu holat kuzatildi.

Olingan ma'lumotlar shuni ko'rsatadiki, atrof-muhitga antropogen ta'sirning ortib borishi munosabati bilan turli omillarning tirik organizmlarga, xususan, o'simliklarga ta'sirini o'rganish dolzarbdir. Qarshilik darajasi individualdir, u o'simlik turiga, yashash sharoitlarining boshqa omillarining ta'siriga qarab ham o'zgaradi. Hatto o'simlikning turli hujayralari, to'qimalari va organlari ham chidamlilik darajasida farq qilishi mumkin. O'rganilgan barcha o'simliklar orasida botanika bog'ida o'suvchi *Hibiscus rosa-sinensis* (2,04%) va *Paulownia tomentosa* (0,06%) barglarida iyul oyida membrananing zararlanish koeffitsiyenti eng quyi ko'rsatkichlarni namoyon qildi. Bu esa o'z navbatida turli abitoik omillar ta'siriga hujayra membranasining chidamli ekanligidan dalolat beradi. Magistr al sharoitda esa, *Paulownia tomentosa* (2,5%) bilan birgalikda *Styphnolobium japonicum* (1,27%) barglari membranasini chidamli ekanligi aniqlandi.

Shu bilan birga, KFSH o'simliklarning stressga moslashuvida qo'shimcha signal rolini o'ynaydi. Ushbu jarayonning mexanizmlarini o'rganish organizmlarni, xususan, shahar o'simliklarini salbiy stress ta'siridan himoya qilishning yangi usullarini ishlab chiqishga imkon beradi. Shuni ta'kidlash kerakki, oksidlovchi stress o'simliklar uchun normal fiziologik jarayon bo'lib, u moslashish jarayonlarini keltirib chiqaradi.

XULOSALAR

1. Gavjum avtomagistral yaqinida o'sish *Aesculus hippocastanum* dan tashqari o'rganilayotgan barcha o'simlik barglarida lipidlarni perikisli oksidlanish jarayonini kuchaytirishi, lekin jarayonning intensifikatsiyasi barglar membranasining zararlanish darajasini aniqlovchi faktor emasligi aniqlandi.

2. Bir vaqtning o'zida qurg'oqchilikka moyil iqlim va urbanizatsiyalashgan muhitning noqulay sharoitlariga moslashish jarayonida o'simlik barglarida, ayniqsa *Catalpa bignonioides* da (2-2,5 marta) superoksiddismutaza fermentativ faolligi oshishi aniqlandi, bu holatda oksidlovchi stress prolin sintezining yuqori darajasi va karotinoidlar foizini oshirish orqali boshqariladi va antioksidant tizimning boshqa komponentlari ishtirokini istisno qilmaydi.

3. Katalaza va superoksiddismutazaning klassik uyg'unlikdagi faolligi Botanika bog'ida o'suvchi *Platanus orientalis* barglarida, shuningdek *Aesculus hippocastanum* va *Hibiscus rosa-sinensis* barglarida avtomagistral sharoitga adaptatsiyasida aniqlandi, shu bilan birga katalazaning boshlang'ich faolligi birinchi navbatda o'simlik turiga bog'liq bo'lmasdan, o'sish sharoitlari bilan belgilanadi.

4. Urbanizatsiya muhit sharoitiga moslashishning eng keng tarqalgan mexanizmi yetakchi fermentning almashinishi ekanligi aniqlandi: botanika bog'i sharoitida katalaza faollashuvi avtomagistral yaqinida o'suvchi o'simliklar barglarida superoksiddismutaza faolligining oshishi bilan almashtiriladi.

5. Toshkent shahri sharoitida avtomagistralga yaqin joylashuvning salbiy ta'siriga *Platanus orientalis* va *Styphnolobium japonicum* barglari membranasini eng chidamli ekanligi, bu holat *Platanus orientalis* barglarida superoksiddismutazaning boshlang'ich faolligi, *Styphnolobium japonicum* da

fermentativ faollikning umumiy pasayishi, hamda prolin sintezining oshishi orqali amalga oshishi aniqlandi. Magistral yaqinida o'suvchi *Hibiscus rosa-sinensis* barglari membranasining zararlanish ko'effitsiyentining yuqori ekanligi, prolin sintezining kamayishi membrana holatiga salbiy ta'sir qilishini ko'rsatadi.

6. Avtomagistral sharoitida faqat *Hibiscus rosa-sinensis* va *Catalpa bignonioides* barglardagi karotinoidlar miqdorining oshishi nafaqat xlorofill b, balki xlorofill a ning asta-sekin kamayishiga bog'liq ekanligi, qolgan o'simliklarda esa faqat xlorofill b kamayishiga bog'liq ekanligi aniqlandi.

FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR RO'YXATI

1. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. учеб.пособ. // Изд-во СПбГУ, – Санкт-Петербург. – 2002. – 244с.
2. Чупахина Г.Н., Масленников П.В., Скрышник Л.Н. Природные антиоксиданты (экологический аспект): монография. — Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта. – 2011. – 111с.
3. Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Parvin K., Bhuiyan T.F., Anee T.I., Nahar K., Hossen M.S., Zulfiqar F., Alam M.M., Fujita M. Regulation of ROS Metabolism in Plants under Environmental Stress: A Review of Recent Experimental Evidence // Int. J. Mol. Sci.– 2020. – V.21. № 22.– P.1-44.
4. Еникеев А.Р., Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф. Протекторная и регуляторная роль аскорбиновой кислоты при действии тяжелых металлов на растения пшеницы // Вестник Башкирского университета. – 2013. – № 1. – С.63-66.
5. Chen Y., Jiang J., Chang Q., Gu C., Song A., Chen S., Dong B., Chen F. Cold acclimation induces freezing tolerance via antioxidative enzymes, proline metabolism and gene expression changes in two chrysanthemum species // Molecular Biology Reports. – 2014. – V.41. № 2. – P.815-822.
6. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology // Environmental and Experimental Botany. – 2015. – V.109. – P. 212-228.
7. Fryzova R., Pohanka M., Martinkova P., Cihlarova H., Brtnicky M., Hladky J., Kynicky J. Oxidative Stress and Heavy Metals in Plants // Rev. Environ. Contam. Toxicol. – 2018. – V.245. – P.129-156.
8. Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М.: Изд-во КДУ, 2007. 139с.
9. Calabrese V., Dattilo S., Petralia A., Parenti R., Pennisi M., Koverech G., Calabrese V., Graziano A., Monte I., Maiolino L., Ferreri T., Calabrese J. Analytical approaches to the diagnosis and treatment of aging and aging-related disease: redox status and proteomics // Free Radic. Res. – 2015. – V.49. № 5. – P.511-24.
10. Mazid M., Khan T.A., Mohammad F. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants // Biology and Medicine. – 2011. – № 3. – P.232-249.
11. Yang Y., Guo Y. Unraveling salt stress signaling in plants // Journal of Integrative Plant Biology. – 2018. – V.60. № 9. – P.796-804.

12. Пожилова Е.В., Новиков В.Е., Левченкова О.С. Активные формы кислорода в физиологии и патологии клетки // Вестник Смоленской государственной медицинской академии. – 2015. – Т.14. № 2. – С.13-22.

13. Гребенчиков О.А., Забелина Т.С., Филипповская Ж.С. Молекулярные механизмы окислительного стресса // Вестник интенсивной терапии имени А.И. Салтанова. – 2016. – № 3. – С.13-21.

14. Абилова Г.А. Влияние салициловой кислоты на формирование окислительного стресса, индуцированного CdSO_4 в проростках пшеницы сорта "Краснодарская 99" / /Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. – 2018. – Т.3. № 26. – С.55-60.

15. Liang W., Ma X., Wan P, Liu L. Plant salt-tolerance mechanism: A review // Biochemical and Biophysical Research Communication. – 2018. – V.495. № 1. – P.286-291.

16. Nishiyama Y., Allakhverdiev S.I., Murata N. Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II // *Physiol. Plant.* – 2011. – V.142. № 1. – P.35-46.

17. Pitzschke A., Hirt H. Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species signaling in plants // *Plant Physiology.* – 2006. – V.141. – P.351-356.

18. Креславский В.Д., Лось Д.А., Аллахвердиев С.И., Кузнецов Вл.В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // *Физиология растений.* – 2012. – Т. 59. № 2. – С. 163-178.

19. Mubarakshina M.M., Ivanov B.N. The production and scavenging of reactive oxygen species in the plastoquinone pool of chloroplast thylakoid membranes // *Physiol Plant.* – 2010. – V.140. № 2. – P.103-10.

20. Mullineaux P.M., Karpinski S., Baker N.R. Spatial dependence for hydrogen peroxide-directed signaling in light-stressed plants // *Plant Physiol.* – 2006. – V.141. № 2. – P.346-350.

21. Gadjev I., Vanderauwera S., Gechev T.S., Laloi C., Minkov I.N., Shulaev V., Apel K., Inze D., Mittler R., Van Breusegem F. Transcriptomic footprints disclose specificity of reactive oxygen species signaling in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2006. – V.141. № 2. – P.436-445.

22. Лапикова В.П., Гайворонская Л.М., Аверьянов А.А. Возможное участие активных форм кислорода в двойной индукции

противоинфекционных реакций растений // Физиология растений. – 2000. – Т.47, № 1. – С.160-162.

23. Gapper C., Dolan L. Control of plant development by reactive oxygen species // Plant Physiol. – 2006. – V.141. № 2. – P.341-345.

24. Hobo T., Iwabuchi M., Ogawa K. Role of reactive oxygen species generated during the germination of Arabidopsis seeds // Plant and Cell Physiol. – 2005. – V.46. – P.81.

25. Козел Н.В., Шальго Н.В. Антиоксидантная система листьев ячменя при фотоокислительном стрессе, индуцированном бенгальским розовым // Физиология растений. – 2009. – Т.56. № 3. – С. 351-358.

26. Liskay A., van der Zalm E., Schopfer P. Production of reactive oxygen intermediates ($O_2^{\bullet-}$, H_2O_2 and $OH^{\bullet}$) by maize roots and their role in wall loosening and elongation growth // Plant Physiol. – 2004. – V.136. № 2. – P.3114-3123.

27. Moller I.M., Jensen P.E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants // Annu Rev. Plant Biol. – 2007. V.58. – P.459-481.

28. Перковская Г.Ю., Кравчук Ж.Н., Гродзинский Д.М., Дмитриев А.П. Индукция активных форм кислорода и фитоалексинов в культуре клеток лука (*Allium cepa*) биогенными элиситорами из гриба *Botrytis cinerea* // Физиология растений. – 2004. – Т.51, № 5. – С.680-685.

29. Dynowski M., Schaaf G., Loque D., Moran O., Ludewig U. Plant plasma membrane water channels conduct the signalling molecule H_2O_2 // Biochem J. – 2008. – V.414. № 1. – P.53-61.

30. Foyer C.H., Noctor G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria // Physiol. Plant. – 2003. – V.119. – P.355-364.

31. Jung M., Park Ky Young // Plant hormone-induced biphasic accumulation of ethylene and reactive oxygen species (ROS) / Abstract Book. FESPB Congress, – Valencia. 2010, 4-9 July. – P.66.

32. Колупаев Ю.Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вестник Харьковского национального аграрного университета. Сер. Биология. – 2007. – Т.3. № 12. – С. 6-26.

33. Шоринг Б.Ю., Смирнова Е.Г., Ягужинский Л.С., Ванюшин Б.Ф. Необходимость образования супероксида для развития этиолированных проростков пшеницы // Биохимия. – 2000. – Т.65. № 12. – С.1612-1618.

34. Прадедова Е.В., Нимаева О.Д., Саяев Р.К. Редокс-процессы биологических систем (Обзор) // Физиология растений. – 2017. – Т.64. № 6. – С.433–445.

35. Mittler R. ROS are good // Trends Plant Sci. – 2017. – V.22. – P.11–19.

36. Demidchik V., Maathuis F., Voitsekhovskaja O. Unravelling the plant signalling machinery: an update on the cellular and genetic basis of plant signal transduction // Functional Plant Biology. – 2018. – V.45. № 2. – P.1–8.

37. Kunstler A., Bacso R., Hafez Y.M., Kiraly L. Reactive oxygen species and plant disease resistance // – In: Reactive oxygen species and oxidative damage in plants under stress. D.K. Gupta, J.M. Palma, F.J. Corpas (eds.). – Switzerland: Springer International Publishing. – 2015. – P. 269–303.

38. Шарова Е.И., Медведев С.С. Редокс-реакции в апопласте растущих клеток // Физиология растений. – 2017. – Т.64. № 1. – С.3–18.

39. Passardi F., Penel C., Dunand C. Performing the paradoxical: how plant peroxidases modify the cell wall // Trends in plant science. – 2004. – V.9. № 11. – P.534-540.

40. Ткачук В.А., Тюрин-Кузьмин П.А., Белоусов В.В., Воротников А.В. Пероксид водорода как новый вторичный посредник // Биологические мембраны. – 2012. – Т.29, № 1–2. – С.21–37.

41. Gomes M.P., Garcia Q.S. Reactive oxygen species and seed germination // Biologia. – 2013. – V.68. – P.351–357.

42. Torres M.A. ROS in biotic interactions // Physiol. Plant. – 2010. – V.138. – P.414–429.

43. Шишова М.Ф., Танкелюн О.В., Емельянов В.В., Полевой В.В. Рецепция и трансдукция сигналов у растений. учеб.пособ. // Изд-во СПбГУ, – Санкт-Петербург. – 2008. – 263 с.

44. Razavi F. Salicylic acid treatment of peach trees maintains nutritional quality of fruits during cold storage // Adv. Hort. Sci. – 2018. – V.32. № 1. – P.33–40.

45. Razavi F., Hajilou J., Aghdam M.S. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // J. Bot. – 2012. – Article ID 217037. – P.1–26.

46. Прадедова Е.В., Ишеева О.Д., Саяев Р.К. Классификация системы антиоксидантной защиты как основа рациональной организации экспериментального исследования окислительного стресса у растений // Физиология растений. – 2011. – Т.58, № 2. – С.177-185.

47. Романова Е.В. Ферменты в антиокислительной системе растений: супероксиддисмутаза // АгроXXI. – 2008. – № 7-9. – С.27-30.

48. Бараненко В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. – 2006. – № 6. – С.465—474.

49. Gomez J., Jimenez A., Olmos E., Sevilla F. Location and effects of long-term NaCl stress on superoxide dismutase and ascorbate peroxidase isoenzymes of pea (*Pisum sativum*, cv. Puget) chloroplasts // J. Exp. Bot. – 2004. – V. 55. – P. 119-130.

50. Mittova V., Tal M., Volokita M., Guy M. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii* // Plant, Cell Envir. – 2003. – V.26. – P.845-856.

51. Moran J.F., James E.K, Rubio M.C., Sarath G, Klucas R.V., Becana M. Functional characterization and expression of a cytosolic iron-superoxide dismutase from cowpea root nodules // Plant Physiol. – 2003. – V.133. – P.773-782.

52. Ху Ц.Ц., Ши Г.С., Су Ц.С. и др. Воздействие Pb^{2+} на активность антиоксидантных ферментов и ультраструктуру клеток листьев *Potamogeton crispus* // Физиология растений. – 2007. – № 3. – С.469-474.

53. Ху Ю.Ф., Лиу Ж.П. Ферменты антиоксидантной защиты и физиологические характеристики двух сортов топинамбура при солевом стрессе // Физиология растений. – 2008. – № 6. – С.863—868.

54. Карташов А.В., Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В. и др. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу // Физиология растений. 2008. № 4. С. 516—522.

55. Regelsberger G., Jakopitsch C., Plasser L., Schwaiger H., Furtmüller P.G., Peschek G.A., Zaamocky M., Obinger C. Occurrence and biochemistry of hydroperoxidases in oxygenic phototrophic prokaryotes (cyanobacteria) // Plant Physiology and Biochemistry. – 2002. – V.40. № 6-8. – P.479-490.

56. Zaamocky M., Furtmüller P.G., Obinger C. Evolution of catalases from bacteria to humans // Antioxidants & redox signaling. – 2002. – V.10. № 9. – P.1527-1548.

57. Blackman L.M., Hardham A.R. Regulation of catalase activity and gene expression during *Phytophthora nicotianae* development and infection of tobacco // *Molecular plant pathology*. – 2008. – V.9. № 4. – P.495-510.

58. Chelikani P., Fita I., Loewen P. C. Diversity of structures and properties among catalases // *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*. – 2004. V.61. № 2. – P.192-208.

59. Донцов В.И., Крутько В.Н., Мрикаев Б. М., Уханов С. В. Активные формы кислорода как система: значение в физиологии, патологии и естественном старении // *Труды института системного анализа российской академии наук*. – 2006. Т.19. – С.50-69.

60. Кордюм, Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. К.: Наукова думка, 2003. 277 с.

61. Yang T.P., Poovaiah B.W. Hydrogen peroxide homeostasis: activation of plant catalase by calcium/calmodulin // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2002. – V.99. № 6. – P.4097-4102.

62. Gechev T., Willekens H., Van Montagu M., Inze D., Van Camp W., Toneva V., Minkov I. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress // *Journal of Plant Physiology*. – 2003. – V.160. № 5. – P.509-515.

63. Passardi F., Cosio C., Penel C., Dunand C. Peroxidases have more functions than a Swiss army knife // *Plant cell reports*. – 2005. – V.24. № 5. – P.255-265.

64. Максимов И.В., Черепанова Е.А., Бурханова Г.Ф., Сорокань А.В., Кузьмина О.И. Структурно-функциональные особенности изопероксидаз растений // *Биохимия*. – 2011. Т.76. № 6. – С.749-764.

65. Kim Y.H., Kim C.Y., Song W.K., Park D.S., Kwon S.Y., Lee H.S., Bang J.W., Kwak S.S. Overexpression of sweetpotato swpa4 peroxidase results in increased hydrogen peroxide production and enhances stress tolerance in tobacco // *Planta*. – 2008. – V.227. № 4. – P.867-881.

66. Lariguet P., Ranocha P., De Meyer M., Barbier O., Penel C., Dunan C. Identification of a hydrogen peroxide signalling pathway in the control of light-dependent germination in *Arabidopsis* // *Planta*. – 2013. – V.238. № 2. – P.381-395.

67. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // *Ann. Bot.* – 2003. – V.91. – P.179–194.

68. Akram N.A., Shafiq F., Ashraf M. Ascorbic acid-a potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance // *Front Plant Sci.* – 2017. – V.8. – P.613.

69. Войтехович М.А., Кучинская В.А., Новосельский И.Ю., Гриусевич П.В., Самохина В.В., Мацкевич В.С., Соколик А.И., Демидчик В.В. L-аскорбиновая кислота как антиоксидант и сигнально-регуляторный агент в клетках высших растений // *Журнал Белорусского государственного университета. Биология.* – 2018. – Т.2. – С.27-38.

70. Khan T.A., Mazid M., Mohammad F. Role of ascorbic acid against pathogenesis in plants // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2011. – V.7. № 3. – P.222–234.

71. Noctor G., Lelarge-Trouverie C., Mhamdi A. The metabolomics of oxidative stress // *Phytochemistry.* – 2015. – № 112. – P.33-53.

72. Smirnoff N. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multifaceted molecule // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2000. – V.3. – P.229-235.

73. Радюк М.С., Доманская И.Н., Щербаков Р.А., Шалыго Н.В. Влияние низкой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в зеленых листьях ячменя // *Физиология растений.* – 2009. – Т.56. – С.193–199.

74. Cao Y.Y., Yang M.T., Li X., Zhou Z.Q., Wang X.J., Bai J.G. Exogenous sucrose increases chilling tolerance in cucumber seedlings by modulating antioxidant enzyme activity and regulating proline and soluble sugar contents // *Sci. Horti.* – 2014. – V.179. – P.67-77.

75. Yu J., Cang J., Li Y., Huang R., Lu Q., Wang X., Liu L., Xu Q., Zhang K. Salicylic acid-induced antioxidant protection against low temperature in cold-hardy winter wheat // *Acta Physiol. Plant.* – 2016. – V.38. – P.261.

76. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem.* – 2010, – V.48. – P.909-930.

77. Репкина Н.С. Эколого-физиологическое исследование механизмов адаптации растений пшеницы к раздельному и совместному

действию низкой температуры и кадмия: дис...канд. биол. наук. – Петрозаводск. 2014. – С.10-58.

78. Cui C., Zhou Q.Y., Zhang C.B., Wang L.J., Tan Z.F. Effects of chilling stress on membrane lipid peroxidation and antioxidant system of *Nicotiana tabacum* L. seedling // *Afr. J. Agric. Res.* – 2013. – V.8. № 47. – P.6079–6085.

79. Lushchak V.I., Semchuk N.M. Tocopherol biosynthesis: chemistry, regulation and effects of environmental factors // *Acta Physiol. Plant.* – 2012. – V.34. – P.1607–1628.

80. Maeda H., Song W., Sage T.L., DellaPenna D. Tocopherols play a crucial role in low-temperature adaptation and phloem loading in *Arabidopsis* // *The Plant Cell.* – 2006. – V.18. – P.2710–2732.

81. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений в 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата /. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Издательство Юрайт, 2016а. – 437 с.

82. DellaPenna D., Pogson B.J. Vitamin synthesis in plants: tocopherols and carotenoids // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2006. – V.57 № 1. – P.711–738.

83. Медведев С.С. Физиология растений: учебник //– СПб.: БХВ-Петербург, 2012. – 512 с.

84. Нохсоров В.В., Дудурева Л.В., Перк А.А., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верхотуров В.В., Петров К.А. Роль липидов и каротиноидов в адаптации проростков пшеницы к холодovому шоку // *Технология и товароведение инновационных пищевых продуктов.* – 2014. – Т.5. №28. – С.79–86.

85. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Шерудило Е.Г. Кратковременная гипотермия и растение // Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2013. – 194 с.

86. Загоскина Н.В., Назаренко Л.В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // *Вестник Московского городского педагогического университета. Серия: Естественные науки.* – 2016. – Т.2. № 22. – С.9-23.

87. Олениченко Н.А., Загоскина Н.В., Астахова Н.В., Трунова Т.И., Кузнецов Ю.В. Первичный и вторичный метаболизм озимой пшеницы при холодovом закаливании и действии антиоксидантов // *Прикл. биохимия и микробиология.* – 2008. – Т.44. № 5. – С.589-594.

88. Загоскина Н.В., Олениченко Н.А., Назаренко Л.В. Влияние кратковременного действия гипотермии на активность антиоксидантных ферментов и содержание фенольных соединений в листьях проростков яровой и озимой пшеницы // Вест. Харьк. нац. аграр. универ. – 2011. – Т.3. № 24. – С.25-34.

89. Sayyari M., Babalar M., Kalantari S., Martínez-Romero D., Guillen F., Serrano M., Valero D. Vapour treatments with methyl salicylate or methyl jasmonate alleviated chilling injury and enhanced antioxidant potential during postharvest storage of pomegranates // Food Chem. – 2011. – V.124. – P.964-970.

90. Razavi F., Hajilou J., Aghdam M.S. Salicylic acid treatment of peach trees maintains nutritional quality of fruits during cold storage // Adv. Hort. Sci. – 2018. – V.32. № 1. – P.33–40.

91. Филимонихина Е.Г., Лихолат Ю.В. Устойчивость растений подтапливаемых территорий в условиях засухи в г. Кировоград // Вюн. Дншропетровсь-кого ун-ту. Бюлопя. Еколопя. – 2011. – Т.2. № 19. – С.132-135.

92. Kaznacheeva M.S., Tsebrzhinsky I. Able of contents of malondialdehyde in sorts of plants different on level of stability to the diseases // Вюн. Одеського національного ун-ту. Бюлопя. –2011. – Т.16. № 24. – С.12-17.

93. Hu Sh., Li Yu., Wang W., Jiao Ju., Kou M., Yin Q., Xu H. The antioxidation-related functional structure of plant communities: Understanding antioxidation at the plant community level // Ecological Indicators. – 2017. V.78. – P.98-107.

94. Su B., Zhou M., Xu H., Zhang X., Li Yo., Su H., Xiang B. Photosynthesis and biochemical responses to elevated O₃ in *Plantago major* and *Sonchus oleraceus* growing in a lowland habitat of northern China // J.of Environmental Sciences. – 2017. V.53. – P.113-121.

95. Гончарова Н.В., Ковалев В.Ф., Сермакшева Е.В. Липидные компоненты фотосинтетических мембран растений как тест-система оксидного стресса и устойчивости агроценозов // Экол. вестн. – 2014. – Т.1. № 27. – С.13-22.

96. Ерофеева Е.А., Шаповалова К.В. Многолетний сравнительный анализ устойчивости *Betula pendula* (Betulaceae, fagales) и *Tilia cordata*

(Malvaceae, malvales) к автотранспортному загрязнению // Поволжский экол. журн. – 2015. – № 4. – С.390-399.

97.Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant // Functional Plant Biol. – 2003. – V.30. – P.239-264.

98.Miller R., Suzuki N., Cifci-Yilmaz S., Mittler R. Reaktive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses // Plant Cell Environ. – 2010. – V.33. – P.453-467.

99.Zhou F.R., Wang, J. X. & Yang, N. Growth responses, antioxidant enzyme activities and lead accumulation of *Sophora japonica* and *Platycladusorientalis* seedlings under Pb and water stress // Plant Growth Regulation. – 2015. – V.75. – P.383–389.

100.Jbir-Koubaa R.S., Safa Ch., Wiem E., Najib S.M. Investigation of the response to salinity and to oxidative stress of interspecific potato somatic hybrids grown in a greenhouse. Plant Cell Tissue and Organ Culture – 2015. – V.120. – P.933–947.

101.Yamamoto Y., Kobayashi Y., Matsumoto H. Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots // Plant Physiol. – 2001. – V.125. № 1. – P.199-208.

102.Saha B., Mishra S., Awasthi J.P., Sahoo L., Panda S.K. Enhanced drought and salinity tolerance in transgenic mustard [*Brassica juncea* (L.) Czern& Coss.] overexpressing Arabidopsis group 4 late embryogenesis abundant gene (AtLEA4-1) // Environ Exp Bot. – 2016. – V.128. – P.99-111.

103.Carvalho K., Campos M.K., Domingues D.S., Perei-ra L.F., Vieira L.G. The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrumelo // Mol. Biol. Rep. – 2013. – V.40. – P.3269-3279.

104.Mattioli R., Costantino P., Trovato M. Proline accumulation in plants: not only stress // Plant Signal. Be-hav. – 2009. – V.4. – P.1016-1018.

105.Liang X., Zhang L., Natarajan S.K., Becker D.F. Proline mechanisms of stress survival // Antioxid. Redox Signal. – 2013. – V.19. – P.998-1011.

106.Armengaud P., Thiery L., Buhot N., Grenier-De March G., Savoure A. Transcriptional regulation of proline biosynthesis in *Medicago truncatula*

reveals developmental and environmental specific features // *Physiol. Plant.* – 2004. – V.120. – P.442-450.

107. Szabados L., Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid // *Trends Plant Sci.* – 2010. – V.15. № 2. – P.89-97.

108. Sharma S., Verslues P.E. Mechanisms independent of abscisic acid (ABA) or proline feedback have a pre-dominant role in transcriptional regulation of proline metabolism during low water potential and stress recovery // *Plant Cell Environment.* – 2010. – V.33. – P.1838-1851.

109. Герасимова С.В., Кочетов А.В., Ибрагимова С.С., Шумный В.К. Функции дельта-орнитинаминотрансферазы у растений/Успехи соврем. биологии. – 2011. – Т.131. № 6. – С.531-542.

110. Diaz P., Betti M., Sanchez D.H., Udvardi M.K., Monza J., Marquez A.J. Deficiency in plastidic glutamine synthetase alters proline metabolism and transcriptomic response in *Lotus japonicus* under drought stress // *New Phytol.* – 2010. – V.188. – P.1001-1013.

111. Arentson B.W., Sanyal N., Becker D.F. Substrate channeling in proline metabolism // *Front Biosci.* – 2012. – V.17. – P.375-388.

112. Phang J.M., Liu W., Zabirnyk O. Proline metabolism and microenvironmental stress // *Annu. Rev. Nutr.* – 2010. – V.30. – P.441-463.

113. Тищенко Е.Н. Генетическая инженерия с использованием генов метаболизма L-пролина для повышения осмотолерантности растений// *Физиология растений и генетика.* – 2013. – Т. 45, № 6. – С.488-500.

114. Радюкина Н.Л., Карташов А.В., Иванов Ю.В., Шевякова Н.И., Кузнецов Вл.В. Сравнительный анализ функционирования защитных систем у представителей галофитной и гликофитной флоры в условиях прогрессирующего засоления // *Физиология растений.* – 2007. – Т.54. № 6. – С.902-912.

115. Kavi Kishor P.B., Sreenivasulu N. Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? // *Plant Cell Environ.* – 2014. – V.37. – P.300-311.

116. Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Обозный А.И. Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // *Вестник Харьковского национального аграрного университета.* – 2014. – Т.2. № 32. – С.6-22.

117. Samuel D., Kumar T.K., Ganesh G., Jayaraman G., Yang P.W., Chang M.M., Trivedi V.D., Wang S.L., Hwang K.C., Chang D.K., Yu C. Proline inhibits aggregation during protein refolding // *Protein Sci.* – 2000. – V.9. – P.344-352.

118. Rajendrakumar C.S., Reddy B.V., Reddy A.R. Proline-protein interactions: protection of structural and functional integrity of M4 lactate dehydrogenase // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 1994. – V.201. – P.957-963.

119. Saibi W., Brini F. Proline, a peculiar amino acid with astucious functions in development and salt tolerance process in plants // *Journal of food nutrition and metabolism.* – 2020. – V.3 (2). – P. 1-8.

120. Радюкина Н.Л., Шашукова А.В., Шевякова Н.И., Кузнецов Вл.В. Участие пролина в системе антиоксидантной защиты у шалфея при действии NaCl и параквата // *Физиология растений.* – 2008. – Т.55, № 5. – С.721-730.

121. Сошинкова Т.Н., Радюкина Н.Л., Королькова Д.В., Носов А.В. Проллин и функционирование антиоксидантной системы растений и культивируемых клеток *Thellungiella salsuginea* при окислительном стрессе // *Физиология растений.* – 2013. – Т.60. № 1. – С.47-60.

122. Sairam R.K., Srivastava G.C. Induction of oxidative stress and antioxidant activity by hydrogen peroxide treatment in tolerant and susceptible wheat genotypes // *Biol. Plant.* – 2000. – V.43. – P.381-386.

123. Hoque M.A., Banu M.N., Nakamura Y., Shimoishi Y., Murata Y. Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells // *J. Plant Physiol.* – 2008. – V.165. – P.813-824.

124. Islam M.M., Hoque M.A., Okuma E., Banu M.N., Shimoishi Y., Nakamura Y., Murata Y. Exogenous proline and glycinebetaine increase antioxidant enzyme activities and confer tolerance to cadmium stress in cultured tobacco cells // *J. Plant Physiol.* – 2009a. – V.166. – P.1587-1597.

125. Szekely G., Abraham E., Cseplo A., Rigo G., Zsigmond L., Csisza J., Ayaydin F., Strizhov N., Jasik J., Schmelzer E., Koncz C., Szabados L. Duplicated P5CS genes of *Arabidopsis* play distinct roles in stress regulation and developmental control of pro-line biosynthesis // *Plant J.* – 2008. – V.53. – P.11-28.

126. Foyer C.H., Shigeoka S. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis // *Plant Physiol.* – 2011. – V.155. – P.93-100.

127. Обозный А.И., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Активность супероксиддисмутазы и содержание низкомолекулярных протекторных соединений при формировании перекрестной устойчивости проростков пшеницы к тепловому и осмотическому стрессам // *Агрохимия.* – 2013. – № 8. – С.59-67.

128. Luo Y., Tang H., Zhang Y. Production of reactive oxygen species and antioxidant metabolism about strawberry leaves to low temperatures // *J. Agr. Sci.* – 2011. – V.3. – P.89-96.

129. Kavi Kishor P.B., Sangam S., Amrutha R.N., Laxmi P.S., Naidu K.R., Rao K.R.S.S., Rao S., Reddy K.J., Theriappan P., Sreenivasulu N. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance // *Curr. Sci.* – 2005. – V.88. – P.424-438.

130. Kovacik J., Klejdus B., Babula P., Jarosova M. Variation of antioxidants and secondary metabolites in nitrogen-deficient Barley plantset // *J. Plant Physiol.* – 2014. – V.171. – P.260-268.

131. Илькун, Г.М. Газоустойчивость растений: вопросы экологии и физиологии. – Киев: Наукова думка, 1971. 146 с.

132. Хмелевская И.А. Эколого-физиологические исследования древесных пород в г. Пскове // *Вестник Псковского государственного университета. Серия: Естественные и физико-математические науки.* – 2008. – № 6. – С.37-57.

133. Неверова О.А., Коммогорова Е.Ю. Древесные растения и урбанизированная среда: экологические и биотехнологические аспекты // Новосибирск: Наука, – 2003. 222 с.

134. Чупахина Г.Н., Масленников П.В., Скрыпник Л.Н., Бессережнова М.И. Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды г. Калининграда выбросами автотранспорта // *Вестник Томского государственного университета. Биология.* – 2012. – Т.2. № 18. – С.171-185.

135. Бухарина И.Л. Биоэкологические особенности древесных растений и обоснование их использования в целях экологической оптимизации урбаносреды (на примере г. Ижевска): Автореф. ДИС. Д-

РА. БИОЛ. НАУК. – Тольятти, 2009. – 18 с.

136. Майдебур И.С. Влияние загрязнения воздушного бассейна города Калининграда на анатомо морфологические и биохимические показатели древесных растений: Автореф. ДИС. КАНД. БИОЛ. НАУК. – Калининград, 2006. – 15 с.

137. Кулагин А.А. Реализация адаптивного потенциала древесных растений в экстремальных лесорастительных условиях: Автореф. ДИС. Д-РА. БИОЛ. НАУК. – Уфа-Тольятти, 2006. – 17 с.

138. Станченко Л.Ю. Эколого-геохимическая оценка и типизация урбоэкосистем Калининграда и Светлогорска // Естественные и технические науки. – 2008. – № 6. – С.221-224.

139. Кин О.Н. Растительные сообщества в зоне промышленной разработки газа и аккумуляции ими тяжелых металлов // Экология. – 2008. – № 4. – С.269-275.

140. Зотикова А.П., Бендер О.Г., Собчак Р.О., Астафурова Т.П. Сравнительная оценка структурно-функциональной организации листового аппарата хвойных растений на территории г.Горно-Алтайска // Вестник Томского государственного университета. – 2007. – Т.299. № 1. – С.197—200.

141. Тужилкина В.В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // Экология. – 2009. – № 4. – С.243-248.

142. Krishania S., Dwivedi P., Agarwal K. Strategies of adaptation and injury exhibited by plants under a variety of external conditions // *Comunicata Scientiae*. – 2013. – V. 4, № 2. – P. 103-110.

143. Чиркова Т.В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 9. – С.12-17.

144. Wang W., Vinocur B., Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance // *Planta*. – 2003. – V. 218, № 1. – P. 1-14.

145. He M., He C.Q., Ding N.Z. Abiotic stresses: general defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance // *Front. Plant Sci.* – 2018. – V.9. – P.1-18.

146. Kapustina I. S., Ozolina N.V., Gurina V.V. Protective function of lipid rafts // *Caspian J. of Environmental Sci.* – 2021. – V.19, № 4. – P.685-690.

147. Naudi A., Jove M., Ayala V., Portero-Otín M, Barja G, Pamplona R. Membrane lipid unsaturation as physiological adaptation to animal longevity // *Front. Physiol.* – 2013. – V.4. – P.1.13.

148. Sharma P., Jha A., Dubey R.S. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions [et al.] // *J. Botany.* – 2012. – P. 1-26.

149. Ayala A., Munoz M.F., Arguelles S. Lipid peroxidation: production, metabolism, and signaling mechanisms of malondialdehyde and 4-hydroxy-2-nonenal // *Oxidative medicine and cellular longevity.* – 2014. – V.2014. – P.1-31.

150. Prost I. Evaluation of the antimicrobial activities of plant oxylipins supports their involvement in defense against pathogens / I. Prost, S. Dhondt, G. Rothe [et al.] // *Plant Physiol.* – 2005. – V. 139, N 4. – P. 1902-1913.

151. Mene-Saffrane L. Nonenzymatic oxidation of trienoic fatty acids contributes to reactive oxygen species management in *Arabidopsis* / L. Mene-Saffrane, L. Dubugnon, A. Chetelat [et al.] // *J. Biol. Chem.* – 2009. – V. 284, N 3. – P. 1702-1708.

152. Nalina M., Saroja S., Chakravarthi M. Water deficit-induced oxidative stress and differential response in antioxidant enzymes of tolerant and susceptible tea cultivars under field condition // *Acta Physiol. Plant.* – 2021. – V. 43. – P. 174-181.

153. Van Zelm E., Zhang Y., Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2020. – V.71. – P.403-433.

154. Yuan F., Yang H., Xue Y. OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca^{2+} increases vital for osmosensing in *Arabidopsis* // *Nature.* – 2014. – V. 514, № 7522. – P. 367-371.

155. Валериевна. Г.В. Изменения липидного состава вакуолярной мембраны корнеплодов *Beta vulgaris* L. при абиотических стрессах: дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск., 2022. – С. 13-14.

156. Basu D., Haswell E.S. The mechanosensitive ion channel MSL10 potentiates responses to cell swelling in *Arabidopsis* seedlings // *Curr. Biol.* – 2020. – V.30, № 14. – P. 2716-2728.

157. Белов П.В. Фармакогностическое исследование каштана

конского обыкновенного (*Aesculus hippocastanum* L.) как перспективного источника биологически активных веществ // дис.... канд. биол. наук. – Самара, 2020. – С.10-48.

158. Kong W., Liu F., Zhang C., Zhang J., Feng H. Non-destructive determination of Malondialdehyde (MDA) distribution in oilseed rape leaves by laboratory scale NIR hyperspectral imaging. // Sci.Rep. – 2016. – V.6. – P.1-8.

159. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplast I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // Arch Biochem. and Biophys. – 1968. – V.125. – P.189–198.

160. Majeed S., Malik T.A., Rana I.A., Azhar M.T. Antioxidant and Physiological Responses of Upland Cotton Accessions Grown Under High-Temperature Regimes // Iranian Journal of Science and Technology, Transactions A: Science. – 2019. – V.43. – P.2759 - 2768.

161. Цандекова О.Л., Седельникова Л.Л. Оценка устойчивости травянистых многолетников по уровню малонового диальдегида в условиях урбанизированной среды // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2017. – Т.3-1. № 195-1. – С.56-61.

162. Гончарова Н.В., Жильцова Ю.В., Ковалёв В.Ф., Позняк С.С. Антиоксидантный статус растений как инструмент исследования их устойчивости к антропогенному воздействию // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. – 2018. – № 3. – С.21–33.

163. Joseph E.A., Radhakrishnan V.V., Mohanan, K.V. A study on the accumulation of proline - an osmoprotectant amino acid under salt stress in some native rice cultivars of North Kerala, India // Univ. J. Agr. Res. – 2015. V.3. – P.15-22.

164. Amirjani M.R. Effects of cadmium on wheat growth and some physiological factors // Int. J. Forest Soil Erosion. – 2012. – V.2. № 1. – P.50–58.

165. Гарифзянов А.Р. Образование перекиси водорода и проявления окислительного стресса в листьях древесных растений в условиях промышленного загрязнения // Фундаментальные исследования. – 2012. – № 1. – С.151-155.

166. Сирота Т.В. Способ определения антиоксидантной активности супероксиддисмутазы и химических соединений // Бюлл. – 2000. – № 2. 16с

167. L.Scrypnik, P.Maslennikov, P.Feduraev, A.Pungin, N.Belov. Specific features of the response of the antioxidant system of urban trees to mistletoe infection. – E3S Web of Conferences.291. – 2021.

168. Нурматова М.И, Ахунов А.А, Хашимова Н.Р. Роль активных форм кислорода и антиоксидантных ферментов в повышении устойчивости хлопчатника при гипертермии // Universum: химия и биология. – 2022. – Т.2-1. № 92. – Р.33-39.

169. He Y., Huang B. Differential responses to heat stress in activities and isozymes of four antioxidant enzymes for two cultivars of Kentucky bluegrass contrasting in heat tolerance // J.Am. Soc. Hort. Sci. – 2010. – V.135. – P.116–124.

170. Прудников П.С., Гуляева А.А. Влияние гипертермии на гормональную систему и антиоксидантный статус *Prunus cerasus* L // Современное садоводство. электронный журнал. – 2015. – № 3 (15). – С.37-44.

171. Куимова Н.Г., Радомская В.И., Павлова Л.М. Особенности химического и микробиологического состава снежного покрова г. Благовещенска // Экология и промышленность России. — 2007. — № 2. С.30-33.

172. Данченко Е.О., Чиркин А.А., Балаева-Тихомирова О.М., Толкачева Т.А. Методы биохимических исследований, основанные на применении специализированного оборудования: метод. рекомендации для выполнения лабораторных работ // Витебск ВГУ имени П.М. Машерова, 2018. – С.13-28.

173. Петухов А.С., Хритохин Н.А., Кремлева Т.А., Петухова Г.А. Активность каталазы травянистых растений в условиях загрязнения городской среды. Самарский научный вестник. – 2019. – Т.8. № 1(26). – С.90-95.

174. Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л. Изменение активности железосодержащих оксидаз у декоративных растений в условиях урбанизированной среды // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2008. – № 4. – С.70-76.

175. Zeng J., Dong Z., Wu H., Tian Z., Zhao Z. Redox regulation of plant stem cell fate // EMBO J. – 2017 – V.36. № 19. – P.2844-2855.

176. Науменко О.А., Саблина Е.В., Кабышева М.И., Костенецкая Е.А. Исследование механизма повреждающего действия избыточных концентраций кадмия на состояние антиоксидантных ферментов кресссалата // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2013. – Т.159. № 10. – С. 205–207.

177. Зиятдинова Г.К., Будников Г.К., Погорельцев В.Н. Оценка интегральной антиоксидантной емкости плазмы крови по ее реакции с супероксидным анион_радикалом // Клиническая лабораторная диагностика. – 2005. – № 6. – С.12-15.

178. Алехина Е.М., Захарова О.В., Тиньков А.А., Богатов М.А., Шарапова Н.В., Красиков С.И. Влияние химических факторов среды обитания на активность супероксиддисмутазы и каталазы жителей Оренбургской области // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – № 6. – P.471-473.

179. Anjum S.A., Tanveer M., Hussain S., Bao M., Wang L., Khan I. Cadmium toxicity in maize (*Zea mays* L.): consequences on antioxidative systems, reactive oxygen species and cadmium accumulation // Environmental Science and Pollution Research. – 2015. – № 21. – P.17022–17030.

180. Devi Chinmayee M., Anu M.S., Mahesh B., Mary Sheeba A., Mini I., Swapna T.S. A comparative study of heavy metal accumulation and antioxidant responses in *Jatropha curcas* L. // Journal of Environmental Science, Toxicology and Food Technology. – 2014. – V.8. № 7. – P.58–67.

181. Ясар Ф., Элиальтиглу С., Ильдис К. Действие засоления на антиокислительные защитные системы, перекисное окисление липидов и содержание хлорофилла в листьях фасоли // Физиология растений. – 2008. – Т.55. № 6. – С.869–873.

182. Petukhov A.S., Khritokhin N.A., Petukhova G.A., Kudryavtsev A.A. Biochemical response of the oat to accumulation of iron and manganese // Pollution Research. – 2017. – V.36. № 1. – P.1–7.

183. Еремченко О.З., Кусакина М.Г., Голева Т.Н. Активность компонентов антиоксидантной защиты *Raphanus sativus* L. при выращивании на почве, загрязненной сульфатами свинца и кадмия // Вестник Пермского университета. Биология. – 2014. № 1. – С.10–16.

184. Bates L., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // *Plant Soil*. – 1973. – V. 39. – P. 205-207.

185. Кириллов А.Ф., Козьмик Р.А., Даскалюк А.П., Кузнецова Н.А., Харчук О.А. Оценка содержания пролина в растениях сои при воздействии засухи и засоления // *Доклады по экологическому почвоведению*. – 2013. – Т.18. № 1. – С.194-201.

186. Хэйр П.Д., Кресс В.А. Метаболические последствия стресс-индуцированного накопления пролина в растениях // *Регулятор роста растений*. – 1997. № 21. – С.79–102.

187. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Акинина Г.Е. Влияние салициловой кислоты и перекиси водорода на содержание пролина в coleoptilyakh пшеницы при тепловом и солевом стрессах // *Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія*. – 2005. – Т. 1. № 6. – С.51-56.

188. Yang S.L., Shan-Shan L., Gong M. Hydrogen peroxide-induced proline and metabolic pathway of its accumulation in maize seedlings // *J. Plant Physiol*. – 2009. – V.166. – P.1694-1699.

189. Г.В. Постникова, О.В. Жушман, О.В. Хромых. Изменения содержания пролина и триптофана у проростков декоративных травянистых растений в условиях действия кобальта и марганца // *Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов: сборник докладов IX Международной научной конференции аспирантов и студентов. ДонНТУ, ДонНУ*. – Донецк: ГВУЗ «ДонНТУ», 2015. – С. 260-262.

190. О.В.Фрунзе. Повышение экологической безопасности урбанизированных территорий фитореставрацией почв с получением биотоплива: дис.... канд. тех. наук. – Донецк. 2020. – С.1-45.

191. Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов В.В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // *Физиол. раст.* – 2005. – Т.52. № 6. – С.848–858.

192. Yan C.L., Wei L.L. Влияние кадмиевого стресса на содержание таннина в проростках *Vandelia candel* // *Acta Ecol. Sin.* – 2006. – V.26. № 10. – P.3366-3371.

193. Сошинкова Т.Н. Проксидантные и антиоксидантные свойства пролина у растений и культивируемых клеток *Tellungiella salsuginea*: дис.... канд. биол. наук. – Москва. – 2013. – С.1-45.

194.Осколок Л.Н., Порядин Г.В. Основные механизмы повреждения клеток: учебное пособие для самостоятельной работы студентов медицинских вузов. // ФГБОУ ВО РНИМУ имени Н. И. Пирогова Минздрава России, Москва. – 2016. – С.13-20.

195.Симонова З.А., Тихомирова Е.И., Шайденко И.С. Роль железосодержащих оксидаз в адаптации древесных растений к факторам городской среды (на примере городасаратова) // Известия Самарского научного центра РАН. – 2016. – № 2-3. – С.801–805.

196.Спивак Е. Генерация активных форм кислорода, перекисное окисление липидов и проницаемость клеточных мембран в листьях проростков ячменя (*Hordeum vulgare* L.) при засухе // Вестник Белорусского государственного университета. – 2010. – № 1. – С.51-54.

197.Sairam R.K., Deshmukh P.S., Shukla D.S. Tolerance of Drought and Temperature Stress in Relation to Increased Antioxidant Enzyme Activity in Wheat // *Journal of Agronomy and Crop Science*. – 1997. – V.178. – P.171-178.

198.Dwivedi S.K., Arora A., Singh V.P. Induction of water deficit tolerance in wheat due to exogenous application of plant growth regulators: membrane stability, water relations and photosynthesis // *Photosynthetica*. – 2018. – V.56. – P.478–486.

199.Берников Л.Р., Роньжина Е.С. Анализ индуцированного свинцом умеренного биологического стресса проростков яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Вестник Российского университета дружбы народов. – 2014. № 1. – С.15-24.

200.Павлова Л.М., Котельникова И.М., Куимова Н.Г., Леусова Н.Ю., Шумилова Л.П. Состояние фотосинтетических пигментов в вегетативных органах древесных растений в городской среде // Вестник Российского университета дружбы народов. – 2010. – № 2. – С.11-19.

201.Мазец Ж.Э., Грицкевич Е.Р., Жукова И.И., Суленко Д.М. Учебно-полевая практика по физиологии растений: практикум // Минск: БГПУ, 2012. – С.10-55.

202.Максимова Е.В., Косицина А.А., Макурина О.Н. Влияние антропогенных факторов химической природы на некоторые эколого-биохимические характеристики растений // Вестник СамГУ. Естественно-научная серия. – 2007. – № 8 (58). — С. 146—152.

203.Иванова Н.А., Костюченко Р.Н. Эколого-физиологические механизмы адаптации некоторых видов ив в различных условиях обитания на территории среднего Приобья: Монография. – Издательство НГГУ, 2011. – 1-63.

204.Бухарина И.Л. Кузьмин П.А., Гибадулина И.И. Анализ содержания фотосинтетических пигментов в листьях древесных растений в условиях городской среды (на примере г. Набережные Челны) // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». – 2013. – №1. – С.20-25.

205.Брагина Т.В., Пономарева Ю.В., Дроздова И.С., Гринева Г.М. Фотосинтез и темновое дыхание листьев разного яруса проростков кукурузы при частичном затоплении // Физиология растений. – 2004. – Т.51. № 3. – С. 383-389.

206.Белова Т.А., Бабкина Л.А. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях древесных растений средней полосы России // Auditorium. – 2017. – Т.2. № 14. – Р.34-38.

207.Федулов Ю.П., Котляров В.В., Доценко К.А. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды: учеб. пособ. – Краснодар. КубГАУ. – 2015. – С.12-26.

208.Соловьева О.С. Функциональные и физиологические особенности древесных растений в условиях городской среды (на примере г. Йошкар-Олы): Автореф. ДИС.КАНД.С.-ХОЗ.НАУК. – ЙОШКАР-ОЛА, 2003. – 22 с.

209.Никитина Н.Н. Водный режим луговых сообществ Приишимья. Результаты научных исследований / Ишим: Изд-во ИГПИ им. П. П. Ершова, 1998. – 36с.

210.Попова Е.И. Содержание пигментов фотосинтеза в антропогенных фитоценозах города Тобольска // Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture. – 2016. – V.10. № 82. – Р.110-120.

MUNDARIJA

SHARTLI BELGILAR VA ATAMALAR RO‘YXATI	5
KIRISH	6
I - BOB. O‘SIMLIKLARDA OKSIDLOVCHI STRESSGA MOSLASHISH MEXANIZMLARI	9
1.1-§. Oksidlovchi stress mexanizmi.....	9
1.1.1-§. O‘simliklardagi faol radikallarning biologik roli.....	16
1.1.2-§. Antioksidant tizimda fermentlar va quyi molekulyar birikmalarning roli.....	19
1.1.3-§. Stressning molekulyar markerlari (malondialdegid va prolin)	27
1.2-§. O‘simliklarda oksidlovchi stressga moslashish mexanizmi	35
1.2.1-§. Shahar sharoitida o‘simliklarning moslashish mexanizmiga antropogen omillar ta’siri.....	37
II - BOB. SHAXSIY NATIJALAR TAVSIFI VA ULARNING TAHLILI	49
2.1-§. Toshkent shahri hududidagi ko‘p yillik o‘simliklar bargidagi oksidlovchi stress darajasini baholash	52
2.1.1-§. Stress omillarining Botanika bog‘i sharoitida o‘suvi ko‘p yillik o‘simliklar bargidagi lipidlarni perikisli oksidlanish jarayoniga ta’siri.....	52
2.1.2-§. Magistral sharoitdagi o‘simlik barglarida malondialdegid hosil bo‘lishiga stress omillarining ta’siri	56
III - BOB. KO‘PYILLIK O‘SIMLIKLAR BARGIDAGI ANTIOKSIDANT HIMOYA TIZIMINING BIOKIMYOVIY VA BIOFIZIKAVIY KO‘RSATKICHLARI	61
3.1-§. O‘simlik sharoitlarining antioksidant fermentlar (superoksiddismutaza va katalaza) faolligiga ta’siri.....	61
3.2-§. Turli o‘simlik sharoitlari ta’sirida o‘simlik barglari hujayralaridagi marker prolin miqdorini o‘zgarishini aniqlash.....	74
3.3-§. O‘simlik sharoitiga qarab ko‘p yillik o‘simlik barglari membranasining shikastlanish koeffitsiyentini aniqlash	82
3.4-§. Ko‘kalamzorlashtirishda foydalaniladigan o‘simlik barglaridagi fotosintez pigmentlarning mavsumiy o‘zgarishini o‘simlik sharoitlariga ko‘ra aniqlash.....	91
3.4.1-§. Botanika bog‘idagi ko‘p yillik o‘simliklar bargidagi fotosintetik pigmentlarning holati	91
3.4.2-§. Magistral sharoitidagi o‘simliklar bargidagi fotosintetik pigmentlar holatini qiyosiy tahlili	98
YAKUNIY QISM	106
XULOSALAR	111
FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR RO‘YXATI	113

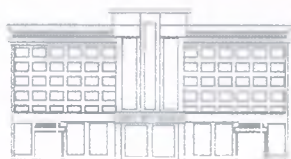
MUXAMEDOVA SEVARA NIGMATULLA QIZI

**SHAHAR SEMIARID ZONASIDAGI KO'P YILLIK
O'SIMLIKLARNI STRESSGA CHIDAMLILIGINING
ASOSIY BIOKIMYOVIY KO'RSATKICHLARI**

Monografiya

*Бош муҳаррир О. Қозлова
Бадиий муҳаррир Ж. Ҳамдамов
Компютерда саҳифаловчи А. Абдурашидов*

NASH.lits. AA № 8798
«TIBBIYOT NASHRIYOTI MATBAA UYI» MЧЖ
Toshkent shahri, Olmazor tumani, Shifokorlar, 21



TIBBIYOT NASHRIYOTI MATBAA UYI

Объем – 5,05 а.л. Тираж – 50. Формат 60х84. 1/16. Заказ № 4261 -2024.
Отпечатано «TIBBIYOTNASHRIYOTIMATBAAUYI» MЧЖ
100109. Ул. Шифокорлар 21, тел: (998 71)214-90-64, e-mail: rio-tma@mail.ru
№ СВИДЕТЕЛЬСТВА: 7716

ISBN 978-9910-02-376-7



9 789910 023767 >